

Ю. А. Захваткин

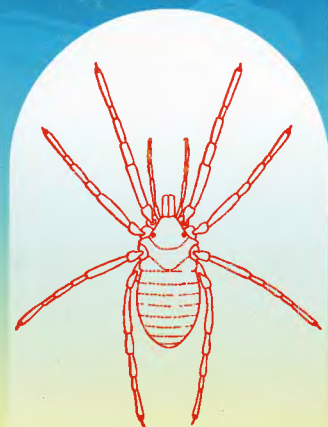
АКАРОЛОГИЯ

НАУКА О КЛЕЩАХ

История развития

Современное состояние

Систематика



URSS

Ю. А. Захваткин

АКАРОЛОГИЯ

НАУКА О КЛЕЩАХ

История развития



Современное состояние



Систематика



URSS

МОСКВА

Захваткин Юрий Алексеевич

Акарология — наука о клещах: История развития. Современное состояние. Систематика: Учебное пособие. — М.: Книжный дом «ЛИБРОКОМ», 2012. — 192 с.

Настоящая книга представляет собой первый учебник по акарологии — науке о клещах, обособившейся от энтомологии благодаря огромному значению этих членистоногих в природе и хозяйственной деятельности человека. Клещи являются активными участниками почвообразовательного процесса, возбудителями аллергических и переносчиками особо опасных болезней человека и животных. Многие представители имеют микроскопические размеры и требуют специальных методов исследования. В книге представлена краткая история развития акарологии и современное состояние этой науки, изложены проблемы систематики клещей. Подробно рассматривается строение клещей, биология их размножения и развития. Описаны три отряда клещей — акариформные и паразитоформные клещи, клещи-сенокосцы. Книга содержит множество рисунков, облегчающих восприятие материала.

Книга предназначена для студентов биологических, экологических и сельскохозяйственных специальностей и призвана к организации диалога между начинающими специалистами и акарологами-профессионалами.

Издательство «Книжный дом «ЛИБРОКОМ»». 117335, Москва, Нахимовский пр-т, 56.
Формат 60×90/16. Печ. л. 12. Бумага офсетная. Зак. № ГУ-80.

Отпечатано в ООО «ЛЕНАНД».

117312, Москва, пр-т Шестидесятилетия Октября, 11А, стр. 11.

ISBN 978–5–397–02126–5

© Книжный дом «ЛИБРОКОМ», 2011

**Содержание**

Предисловие	7
Глава 1. Введение в акарологию	8
§ 1. У истоков акарологии	8
§ 2. Разработка системы клещей	10
§ 3. Современная акарология	10
§ 4. Проблемы систематики клещей	12
Глава 2. Морфология клещей	14
§ 1. Части тела	14
§ 2. Покровы	16
§ 3. Панцирные клещи	18
§ 4. Биология размножения и развития	21
Глава 3. Тип Членистоногие — Arthropoda	23
Глава 4. Подтип Хелицеровые — Chelicerata	28
Глава 5. Класс Паукообразные, или Арахниды — Arachnida	40
§ 1. Определительная таблица паукообразных России	46
§ 2. Положение клещей в системе класса паукообразных	48
§ 3. Надотряд Holactinochitinosi	52
3.1. Отряд Скорпионы — Scorpiones	52
3.2. Отряд Телифоны — Uropygi	57
§ 4. Надотряд Actinochaeta	58
4.1. Отряд Кенении, или Щупальцеходные — Palpigradi	58
4.2. Отряд Сольпуги — Solifugae	60

Все права защищены. Никакая часть настоящей книги не может быть воспроизведена или передана в какой бы то ни было форме и какими бы то ни было средствами, будь то электронные или механические, включая фотокопирование и запись на магнитный носитель, а также размещение в Интернете, если на то нет письменного разрешения владельца.

4.3. Отряд Тартариды, или Схизопелтидии — <i>Tartarides (Schizopeltidia)</i>	61
4.4. Отряд Ложноскорпионы — <i>Pseudoscorpiones (Chelonethi)</i>	62
Глава 6. Отряд Акариформные клещи — <i>Acariformes</i>	66
§ 1. Общая характеристика отряда	66
1.1. Морфология	67
1.2. Биология размножения и развития	71
§ 2. Определительная таблица отряда <i>Acariformes</i>	77
§ 3. Подотряд Саркоптиформные клещи — <i>Sarcoptiformes</i>	95
3.1. Когорта Панцирные клещи — <i>Oribatida (Oribatei)</i>	96
3.1.1. Палеакариды — <i>Palaeacaroida</i>	97
3.1.2. Орибатиды	97
3.2. Когорта Акаридии — <i>Acaridia</i>	104
3.2.1. Тироглифоидные клещи — <i>Tyroglyphoidea</i>	105
3.2.2. Паразитические акаридии	109
§ 4. Подотряд Тромбидиформные клещи — <i>Trombidiformes</i>	111
4.1. Когорта <i>Endeostigmata</i>	115
4.2. Когорта <i>Tarsonemina</i>	116
4.3. Когорта <i>Pterygosomata</i>	117
4.4. Когорта <i>Prostigmata</i>	118
4.5. Когорта <i>Parasitengona</i>	121
4.6. Когорта <i>Tetrapodili</i>	126
§ 5. Надотряд <i>Actinoderma</i>	127
5.1. Отряд Фрины, или Жгутоногие пауки — <i>Amblypygi</i>	127
5.2. Отряд Пауки — <i>Aranei</i>	129
5.3. Отряд Ричинулеи — <i>Ricinulei</i>	135
5.4. Отряд Сенокосцы — <i>Opiliones (Phalangida)</i>	136
Глава 7. Отряд Клещи-сенокосцы — <i>Opilioacarina</i>	139
Глава 8. Отряд Паразитиформные клещи — <i>Parasitiformes</i>	141
§ 1. Общая характеристика отряда	141
1.1. Морфология	142
1.2. Биология размножения и развития	145

§ 2. Определительная таблица подотрядов, семейств и отдельных родов отряда <i>Parasitiformes</i>	149
§ 3. Подотряд <i>Mesostigmata</i> , или Гамазоидные клещи — <i>Gamasoidea</i>	158
3.1. Когорта Гамазовые клещи — <i>Gamasina</i>	158
3.1.1. Семейство <i>Laelaptidae</i>	162
3.1.2. Семейство <i>Dermanyssidae</i>	164
3.2. Когорта Уроподы — <i>Uropodina</i>	169
§ 4. Подотряд <i>Metastigmata</i> , или <i>Ixodoidea</i> — Иксодовые клещи	170
4.1. Когорта Аргазиды, или Аргасовые клещи — <i>Argasidae</i>	175
4.2. Когорта Иксодовые клещи, или Иксодиды — <i>Ixodidae</i>	177
Заключение	180
Методы сбора мелких почвообитающих форм	186
Источники заимствованных рисунков	189

Предисловие

*Светлой памяти моих родителей —
Елизаветы Михайловны Булановой-Захваткиной
и Алексея Алексеевича Захваткина
посвящаю свой труд*

Не довелось мне быть учеником своего отца и слушать его лекции по акарологии. После него остались конспекты и многочисленные труды, опубликованные в «Сборнике научных работ» профессора А. А. Захваткина, посмертно, в 1953 году. Я изучал акарологию под руководством его ученика — Александра Борисовича Ланге и своей мамы. Увлечшись проблемами эмбриологии насекомых и других членистоногих животных, я опубликовал «Эмбриологию насекомых» в 1975 году, включив и свои данные о тироглифидах. Эту книгу хотел написать мой отец, но не успел. Я развил его теорию эмбрионизации до концепции «Преемственность поколений и их интеграции», представив ее в 2008 году в Журнале Общей Биологии. Планируемый отцом учебник «Акарология» так и не был написан.

Учебников по акарологии нет до сих пор. «Введение в акарологию» Э. Бэкера и Г. Уартона (An Introduction to Acarology, 1952; русский перевод — М.: ИЛ, 1955) адресовано профессионалам и не доступно восприятию начинающих. Имея опыт подготовки учебников по энтомологии («Курс общей энтомологии», 1986, 2001; URSS, 2009) и общения с акарологами, я решил написать упрощенную и добросовестную компиляцию, адресованную студентам. Не являясь акарологом, я пытался восполнить пробелы в собственных знаниях о клещах, обращаясь к существующим пособиям и руководствам. Многие из их авторов были учениками моего отца или учениками его учеников. Не требуя снисхождений, надеюсь побудить их к созданию более совершенного пособия, которое необходимо и акарологии, и тем, кто хотел бы приобщиться к изучению клещей. Вместе с тем с позиции стороннего, но заинтересованного наблюдателя, с детских лет внимавшего разговорам родителей о проблемах акарологии, теперь некоторые из вопросов, быть может, представляются мне более зримыми и масштабными. Многие из них уже нашли решения в более близкой мне энтомологии, связанной с акарологией тесными узами.

Профессор **Ю. А. Захваткин**

Глава 1

Введение в акарологию

§ 1. У истоков акарологии

Линнее были известны 30 видов клещей, объединенных им в 1 род *Acarus*; в 1758 году он сам описал 1 вид водного клеща — *Acarus aquaticus*. В 1956 году их уже было описано около 10 000, в 1964 году — 17 500. Сейчас — более 60 000.

Среди клещей преобладают сапрофаги, хищники и фитофаги, питающиеся спорами и мицелием грибов. Встречаются паразиты и разносчики опасных инфекций. Многие вредят пищевым запасам и содействуют развитию дерматозов и аллергии. Значение клещей для человека и их роль в природных сообществах содействовали оформлению науки о клещах — акарологии, по примеру энтомологии — науки о насекомых. Тесные связи этих близких друг другу ветвей зоологии содействуют их взаимному обогащению и прогрессу, но размеры клещей на порядок меньше, чем насекомых.

Клещи отличаются от насекомых тем, что у них не три, а четыре пары ног и нет усиков, и многими другими признаками (рис. 1). Нас предупреждают об опасности встреч с ними в лесу. Речь идет об иксодовых клещах, крупных как насекомые. Присасываясь к коже и раздуваясь до размеров горошины, они могут заразить нас энцефалитом и другими опасными болезнями. Клещи более похожи на пауков, а не на насекомых. Акарология гораздо моложе энтомологии, но не менее интересна. Клещи появились на Земле намного раньше насекомых и многие из них за 400 млн лет мало изменились. Как и насекомые, клещи относятся к типу членистоногих (*Arthropoda*). Они древнее, примитивнее и проще насекомых. Клещи изучены меньше, поскольку почти все они имеют микроскопические размеры и требуют более сложных методов исследования. Между тем есть основания полагать, что они не уступают насекомым по числу и разнообразию видов и превосходят их в изобилии и эффективности собственного существования. При малых размерах и весьма малой плодовитости они освоили все доступные среды. Их много, и они всюду, даже в цветочных горшках и в сметаемой с подоконника пыли, но их просто не видно. Клещей нужно научиться собирать и разглядывать под микроскопом.

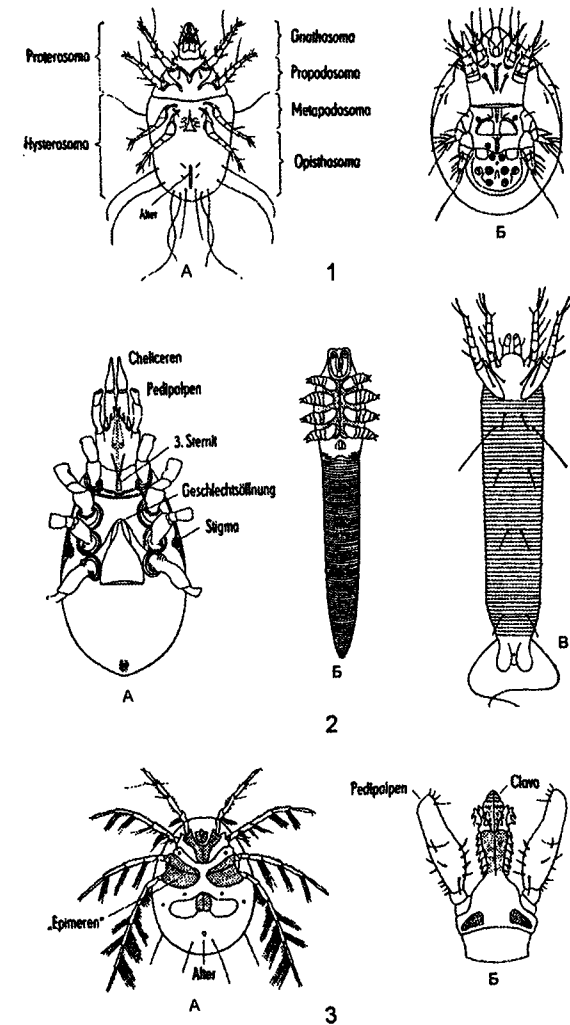


Рис. 1. Разнообразие клещей (по Hennig, 1968):

1. А — расчленение тела мучного клеща *Tyroglyphus siculus*: Proterosoma — протеросома, Hysterosoma — гистеросома, Gnathosoma — гнатосома, Propodosoma — проподосома, Metapodosoma — метаподосома, Opistosoma — опистосома. Б — гипонус *Tyroglyphus unguiculatus*. 2. А — гамазовый клещ *Pergamasus crassipes*. Б — железница угревая *Demodex folliculorum*; Cheliceren — хелицеры; Pedipalpen — педипальпы. В — галловый клещ *Eriophyes piri*. 3. А — водный клещ *Arrenurus conicus* (*Hydrachnellae*): epimeren — эпимеры, after — анальное отверстие; Sternit — стернит 3-го сегмента, Geschlechtsöffnung — половое отверстие, Stigma — стигма. Б — «головка» кровососущего клеща *Ixodes ricinus*: pedipalpen — педипальпы, clava — крючья гипостома

§ 2. Разработка системы клещей

Классификация и разработка системы клещей проходила в соответствии с традицией — от меньших групп к большим — от видов и родов к семействам, надсемействам, отрядам. Предполагалось, что все они принадлежат одному отряду Acari. Предпринятая попытка найти им место среди других членистоногих (тип Arthropoda) обнаружила их принадлежность к независимым друг от друга группам и к разным комплексам отрядов класса паукообразных (Arachnida) подтипа хелицерных (Chelicerata).

Научные основы современной акарологии заложены исследованиями А. А. Захваткина. Введенный им хетологический анализ организации клещей и сравнительно-морфологические реконструкции их онтогенеза привели к разделению клещей на три самостоятельных отряда, тяготеющих к разным группам хелицерных (Chelicerata): Acariformes, Parasitiformes и Opilioacarina. Основные открытия затронули почти все аспекты этой новой зоологической дисциплины. Особенно демонстративно противопоставление отрядов хелицерных в распределении оптически активного актинохитина. У одних он локализован в щетинках, а у других — только в покровах тела. В системе класса хелицерных Chelicerata) клещи принадлежат разным надотрядам: Actinochaeta и Actinoderma (табл. 1, с. 29).

Признавая разделение клещей на 3 разных отряда (Acariformes, Parasitiformes и Opilioacarina), многие акарологи по-прежнему сводят их в общий надотряд Acarina (Acari), противопоставляя всем другим паукообразным. Это имеет основания, поскольку все клещи похожи друг на друга, как вторично измельчавшие Chelicerata. К тому же, все они являются общим объектом акарологии с общими подходами и методами исследования. Крупные кровососущие *Ixodoida* легко выводятся из мелких форм гамазидного комплекса не только по своим внешним признакам, но и по характеру онтогенеза, и по образу жизни. Прежде всего, клещей объединяют очень мелкие размеры, связанные с упрощением организации и соответствующим сокращением морфогенетических процессов. В известном смысле все они подверглись регрессу и вполне освоились с ролью обитателей узких почвенных скважин или образом жизни микроскопических паразитов.

§ 3. Современная акарология

Современная акарология испытывает трудности роста. Разнообразие предлагаемых классификаций и таксономического статуса групп сталкивается с естественным разнообразием инициатив и общими проблемами зоологии, обратившейся к трактовке прогрессивных и регрессивных следствий сокращения размеров тела и новых фрактальных свойств организации.

Накапливая множество фактов, акарология производит ложное впечатление замкнутости удачливого золотоискателя. Первым препятствием для знакомства становится сложность терминов и обилие синонимов. Это касается не только новых диагностических признаков, но и таксономических категорий и приоритетов. Например, открытые Ф. Гранжаном примитивнейшие Endeostigmata, как близкие и Oribatida (подотряд Sarcoptriformes) и Prostigmata (сем. *Pachygnathidae*), выделяются в качестве когорты подотряда Trombidiformes, а сами Prostigmata (Actinedida) объединяют тех клещей отряда Acariformes, которые не похожи ни на Astigmata, ни на Oribatida. Были попытки перевести отдельные семейства из одного отряда в другой, например семейство *Sarcoptidae* и подотряд Astigmata из Acariformes в Parasitiformes.

Реальные сложности акарологии определяются ее объектом, к которому не применимы подходы, стандарты и наборы диагностических признаков, существующие в энтомологии. Например, у насекомых перитремы расположены в глубине дыхалец (стигм), а у клещей окружают их или существуют сами по себе. Клещей с насекомыми сближают малые размеры. Казалось бы, что насекомые достигли совершенства и максимальной эффективности в реализации собственного существования при минимально возможных размерах. Однако клещи в 1000 раз мельче. При сокращении размеров тела его масса сокращается пропорционально квадрату, а поверхность — пропорционально кубу, но при этом уменьшаются не размеры клеток, а их число. Удельная поверхность тела клещей существенно больше, чем у насекомых, но в нем меньше клеток. По ходу развития число митозов сокращается в 10 раз — развитие требует меньше времени, чем у насекомых. Клещи достигли новых рубежей эффективности существования, но при этом сравнимы с насекомыми и другими членистоногими. Клещи — самые мелкие членистоногие, почти такие же, как тихоходки (Tardigrata), достигшие эвтелии (постоянства клеточного состава). Достижение эвтелии позволяет диагностировать разные виды по числу клеток. Клещи оказались на пределе возможностей клеточной организации хелицерных.

В энтомологии лишь недавно (2004 год) был открыт новый отряд насекомых (Mantophasmida), правда, уже известный палеонтологам. Он сразу занял свое место в существующей системе. В акарологии открытие новых форм нередко сопровождается реорганизацией системы или формированием новых ее вариантов, с неизбежным усложнением синонимии и диагностических процедур. Современное состояние акарологии напоминает ранний период экстенсивного развития энтомологии, но располагает приобретенным ею опытом. Описание множества новых для науки видов сопровождается ревизией установленных ранее таксонов, их перегруппировкой и поиском новых диагностических инструментов. Вместе с тем

профессиональных акарологов меньше, чем энтомологов, и совсем мало тех, кто, по примеру энтомологов-любителей, уделяет клещам часы своего досуга. Акарология сознает свои собственные проблемы и стоит перед осознанием проблем, быть может, еще более грандиозных.

§ 4. Проблемы систематики клещей

Систематика дает нам возможность узнавать и различать даже близкие виды, т. е. проводить их идентификацию и дискриминацию. Она вносит порядок в необозримое множество объектов и выстраивает их в соответствии со своими принципами и стремлением к реконструкции филогенеза. Оценивая сходства и различия объектов, систематика не располагает средствами построения генеалогий. Привлечение методов молекулярно-генетического секвенирования, призванных выявить родственные связи организмов, сталкивается с традиционными типологическими подходами, апеллирующими к очевидности. Регистрация родственных связей не дает объяснений сходству и различиям сравниваемых объектов. Проблемы систематики оказались более сложными и более интересными; ведь в общении с ее объектами наличие метрики и паспортных данных вряд ли заменят обаяние собеседника. Проблемы, поднятые современной эволюционной биологией развития (Evo—Dewo), обнаружили реальные сложности и головокружительные перспективы нового уровня исследований. В сфере интересов акарологии заключены и общие проблемы биологической организации.

Клещи разных отрядов — это, прежде всего, сильно измельчавшие хелицеровые. Они реализуют свою организацию при существенно меньшем числе клеток и клеточных делений, не жертвуя самосохранением, воспроизводством и расселением. Соответственно сокращенному объему и массе тела сокращаются и сами морфогенетические процессы. Сокращаются пути реализации генотипа от яйца до имаго и от поколения к поколению. Непосредственность генных и клеточных взаимодействий обеспечивается синцитиальностью делящихся при дроблении ядер. Значение каждой клетки в малоклеточных органах возрастает. Некоторые образованы всего несколькими клетками. У многих форм онтогенез завершается преждевременно, и взрослые сохраняют облик и размеры личинок (*недоморфоз*). При малых, микроскопических, размерах сокращаются возможности формирования, и все клещи приобретают внешнее сходство. Клещи разных отрядов похожи друг на друга прежде всего своей принадлежностью к хелицеровым и малыми размерами тела.

Возможно, клещи, как и все хелицеровые, произошли от форм, обитающих в воде. Развитие стигм и легких происходило при освоении суши.

Легкими у скорпионов и пауков стали преобразованные конечности сегментов. Трахеи и стигмы развиваются как местные впячивания покровов, но именно по их расположению противопоставляются разные группы клещей, такие как Prostigmata, Mesostigmata, Metastigmata, Notostigmata, Astigmata и Endeostigmata. Положение стигм используется как хороший диагностический признак, но значение сегментарного состава тела и его деления на отделы (тагмы) представляется более веским. Правда, у клещей эти признаки проявляются в менее отчетливой форме и подвержены изменениям; они более отчетливы в самом начале развития — при сегментации эмбриона и у вылупившейся из яйца личинки. По ходу развития эти признаки становятся менее явными, но другие, изначально связанные с сегментами и отделами тела в виде щитков или склеритов, набора характерных щетинок (хет) и других производных покровов тела, сохраняются даже при последующем слиянии сегментов друг с другом. Правда, изначально правильное расположение наборов хет (ортотрихия) может искажаться формированием новых щетинок (неотрихия) или их редукцией. Разработанные методы хетологического анализа организации клещей позволяют решить многие важные проблемы реконструкции изначального, исходного состояния.

Глава 2

Морфология клещей

§ 1. Части тела

Для обозначения частей тела клещей пользуются разными терминами: часть тела с ротовыми органами — *гнатосома*; часть тела с двумя первыми парами ног — *проподосома*; с двумя парами задних ног — *метаподосома*; остальная, задняя часть тела — *опистосома*. Гнатосома, сливаясь с проподосомой и метаподосомой, образует *просому*; проподосома с метаподосомой — *подосому*; гнатосома только с проподосомой — *протеросому*; проподосома с метаподосомой и опистосомой образует *идиосому*; только метаподосома с опистосомой — *гистеросому* (рис. 2). Среди современных хелицеровых наиболее полным расчленением тела отличаются

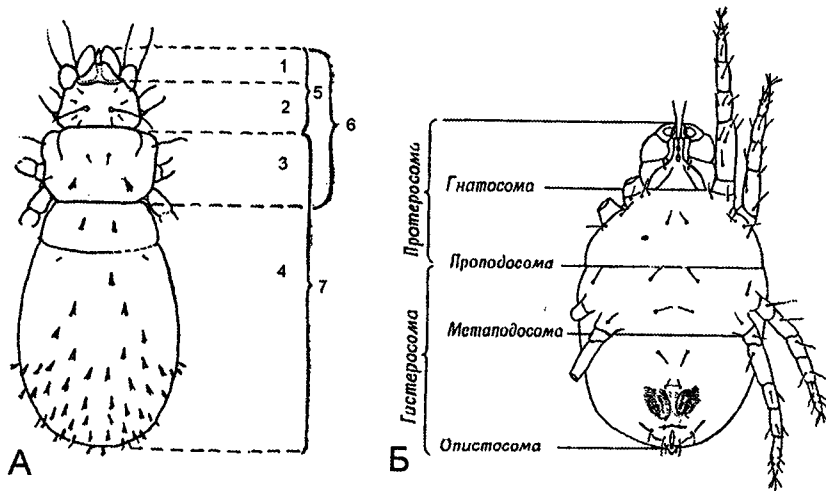


Рис. 2. Части тела клещей (по Захваткину, 1953):

А — номенклатура отделов тела (тагм) у клещей на примере *Spelaorchestes poduroides* (Endeostigmata): 1 — гнатосома, 2 — проподосома, 3 — метаподосома, 4 — опистосома, 5 — протеросома, 6 — просома, 7 — гистеросома; 2 + 3 — подосома; 2 + 3 + 4 — идиосома; Б — схема разделения тела клеща на примере *Schizotetranychus schizopus*

скорпионы. Их сегменты группируются в *просому*, *мезосому* и *метасому*. Клещи в сравнении с ними лишены всех сегментов метасомы.

Расчленение тела у клещей отряда Acariformes приближается к состоянию фаланг (бихорок) схинопельтидий и, в конечном счете, к трилобитам.

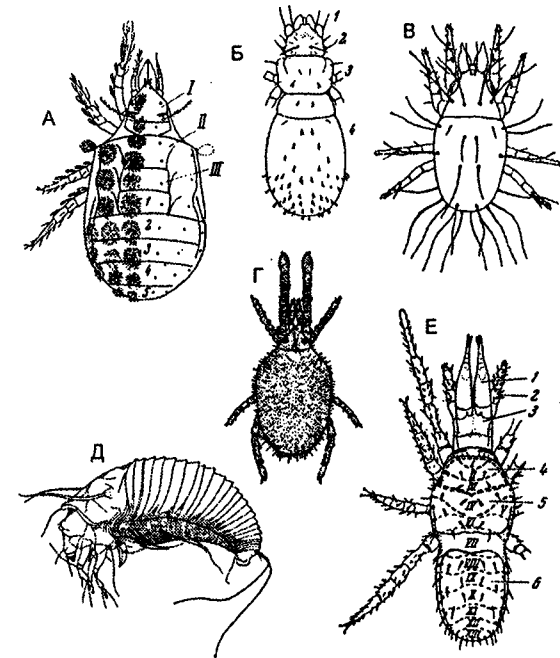


Рис. 3. Примеры расчленений (по Захваткину, 1953 и Беклемишеву, 1964):

А — *Arthrozebaia palmacea* (Acariformes, Endeostigmata), трилобитоидное расчленение: I — пропельтидий; II — мезопельтидий; III — метапелтидий; 1–5 — видимые со спинной стороны сегменты гистеросомы (мезосомы); Б — *Speleorchestes poduroides* (Endeostigmata), тритиреоидное расчленение; 1 — гнатосома, т. е. ротовой аппарат, образованный хелицерами и педипальпами; 2 — проподосома; 3 — метаподосома; 4 — опистосома; В — *Tyrolichus casei* (Acariformes, Tyroglyphoidea), самец; акароидное расчленение; ряды щетинок определяют последовательные сегменты гистеросомы; Г — *Microtrombidium hystricinum* (Acariformes, Parasitengona), утрата видимой сегментации опистосомы; Д — *Phyllocoptes tricerus* (Acariformes, Tetrapodyli), самка сбоку; акароидное расчленение, две задние пары ног редуцированы и вторичная сегментация тела, не соответствующая метамерии зародыша; Е — *Rhodacarus sp.* (Parasitiformes, Rhodacaridae); арахноидное расчленение; пунктир отмечает предполагаемые границы сегментов, установленные хелтологическим анализом: I–IV — сегменты просомы; VII — прегенитальный сегмент; VIII–XIII — сегменты мезосомы; 1 — хелицеры; 2 — педипальпы; 3 — тектум, заканчивающийся спереди копьевидным выступом; 4 — передний отдел спинного щита; 5 — задний отдел спинного щита; 6 — спинной щит мезосомы

Они имеют головную лопасть и 4 первых сегмента протеросомы, покрытые общим щитком (*пропельтидием*), тогда как 2 последних сегмента просомы и все сегменты мезосомы остаются свободными (рис. 3: А).

Трилобитоидному расчленению тела противопоставляется *тритиреоидное* на 3 отдела — на переднюю протеросому, метаподосому из 2-х последних сегментов просомы и опистосому (рис. 3: Б). Далее, за счет слияния метаподосомы с метасомой в гистеросому, выводится *акароидный* тип расчленения Acariformes и арахноидный — при слиянии метаподосомы с протеросомой, т. е. при полной интеграции просомы у Parasitiformes (рис. 3: В, Д, Е). При этом спинной щиток иксодовых клещей гомологичен просоматическому щитку (*карапаксу*) пауков. Среди клещей, обитающих в воде, отмечается *гидрахноидный* тип тагмозиса, когда все отделы тела объединены. У примитивных Acariformes, у *Palaeacaridae*, открытых Ф. Гранжаном, проявляется *рагоидный* (или *фалангоидный*) тагмозис в обособлении загылочного сегмента головы, ограничении сегментов III и IV пары ног друг от друга и от консолидированных сегментов брюшка — опистосомы.

Подавляющее большинство клещей утратило внешнюю сегментацию тела и его разделение на отделы (рис. 3: Г). У Acariformes преобладает акароидное расчленение тела на протеросому и гистеросому; у Parasitiformes — арахноидное, а у Opilioacarina два задних сегмента головогруды и 8 сегментов брюшка разделены бороздами. В этом отношении они сравнимы с примитивными сенокосцами и с Parasitiformes. Однако примитивные представители каждого отряда сохранили обособленность сегментов и их комплексов (тагм). У Acariformes наиболее примитивны для подотряда Sarcoptiformes — *Palaeacaridae*, для подотряда Trombidiformes — *Endeostigmata*. Для отряда Parasitiformes — *Rhodacaridae*, описанные А. Удеммансом и подробно изученные А. Б. Ланге.

§ 2. Покровы

Покровы тела клещей образованы однослойной гиподермой и кутикулой. У *Opilioacaridae* они кожистые, тонко гранулированные, но у многих имеют вид жесткого панциря или отдельных щитков. Некоторые обладают прозрачной эластичной кутикулой. Ее скульптура и орнамент постоянны и видоспецифичны, что особенно наглядно при сканирующей электронной микроскопии.

Структурные образования покровов — различные железы, щетинки, сенсорные органы — частично или целиком формируются отдельными клетками гиподермы. Железы иксодовых клещей выделяют секреты непосредственно на всю поверхность тела. У водных клещей — на отдельные ее участки. Большинство Sarcoptiformes имеют пару жировых желез, вы-

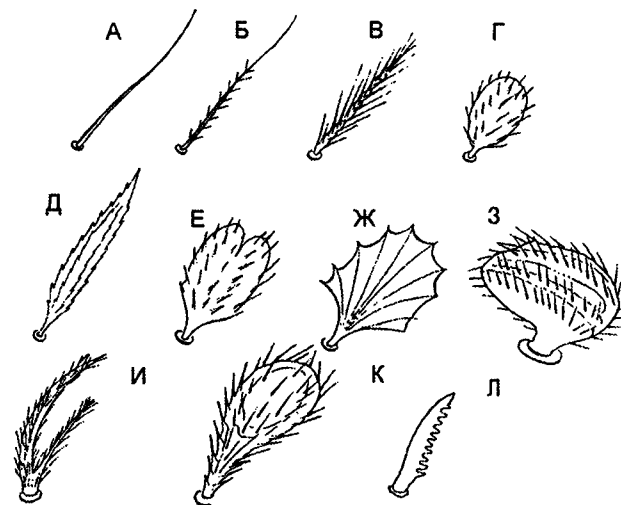


Рис. 4. Типы щетинок на покровах тела клещей (по Бэкеру и Уартону, 1955):

А — простые и Б — опушенные (*Neochelytiella rohveri*); В — перистые (*Euschöngastia peromysci*); Г — булавовидные; Д — ланцетовидные и Е — сердцевидные (*Spathulathrombium maximum*); Ж — перепончатые (*Cheletogenes ornatus*); З — волосистые (*Holcotrombidium securigerum*); И — вильчатые (*Hiotrombidium tubbi*); К — с внутренней камерой (*Camerotrombidium opulentum*); Л — пильчатые (*Acaropsis docta*)

деляющих маслянистую жидкость желтого или коричневого цвета. Щетинки на покровах выполняют разные функции как органы осязания, хеморецепции (вкуса и обоняния), регистрации механических стимулов. Чувствительные (сенсорные) щетинки разнообразны (рис. 4).

Различают *истинные щетинки* с корневой луковицей, внутренним хитиновым стержнем и с поверхностью, покрытой шипиками, чешуйками, волосками. Они обычно имеют полость, не доходящую до корня, и являются органами осязания (рис. 5). *Акантоиды* — видоизмененные щетинки лапок, имеют форму гладкого шипа и служат органами химического чувства — обоняния и вкуса. *Фамулос* — маленький конус с усеченным, заостренным, расширенным или раздвоенным кончиком на спинной стороне лапок первых ног. Внутри него имеется узкий канал, достигающий корня, а под ним — широкое отверстие в покровах. Его функцию обеспечивают многочисленные окончания нервов, но она остается неизвестной. *Соленидии* — тонкостенные трубочки, замкнутые на конце, но открытые в основании. Они всегда имеют гладкую поверхность, сквозь которую просвечивает поперечная исчерченность. Не имея луковицы и с коротким корнем, они проходят сквозь широкое отверстие покровов. Соленидии, расположенные только на коленном членике, голенях и лапках, разли-

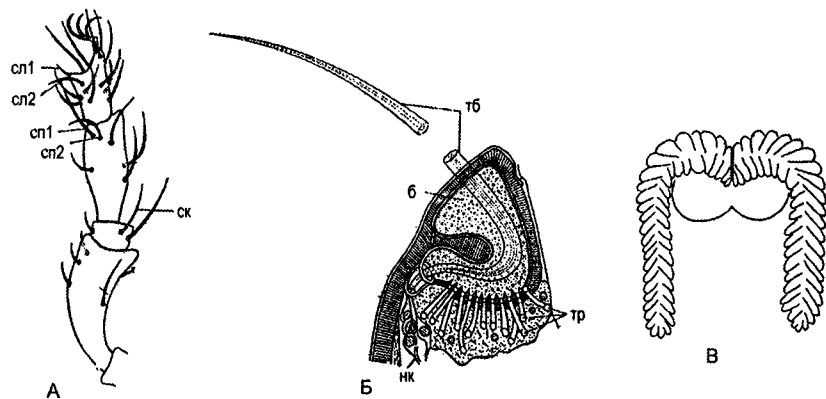


Рис. 5. Сенсиллы и перитремы панцирных клещей (по Булановой-Захваткиной, 1967 и Бэкеру и Уартону, 1955):

А — вооружение первой пары ног и соленидии *Niphoscepeus* sp.: соленидии лапки (сл), голени (сн) и колена (ск); Б — ботридия и трихоботрия *Nothrus biciliatus*: тб — трихоботрия, б — ботридия, тр — трахея, нк — нейроны; В — перитремы *Allothrombium* sp.

чаются как булабовидные, палочковидные, заостренные, волосовидные и бичевидные. Наиболее распространены соленидии на последних члениках ног (рис. 5: А).

Для панцирных клещей характерны булабовидные и торчащие в стороны *трихоботрии* (рис. 5: Б). Их основание погружено, как в бокал, в сложно устроенную *ботридию*. Эти органы воспринимают слабые сотрясения субстрата и движения воздуха. Кроме того, щетинки сообщают телу дополнительную защиту. Они очень разнообразны по величине и форме — шиповидные, перистые, плоские, покрывающие тело как черепица. Иногда щетинки голени и лапок преобразуются в крупные коготки; их называют *амбулакрами*, в отличие от истинных или развившихся на месте расположенного между коготками *эмподия*. Эмподий сам может преобразовываться в щетинку или присоску. На покровах многих клещей имеются стигмы — отверстия, ведущие в трахейную систему. С ними связаны трубочки *перитрем* и *поровые поля* (рис. 5: В). Другие не имеют трахей и дышат всей поверхностью тела.

§ 3. Панцирные клещи

У панцирных клещей — орибатид (*Sarcoptiformes*) спинная поверхность протеросомы (рис. 6: А) покрыта цельным головным щитком, передний край которого нависает козырьком над ротовыми органами (рис. 6: Б). Щиток укреплен продольными киями или листовидными пластинками,

связанными перемычкой. У его задних углов располагается пара подвижных трихоботрий в виде булабовидных или другой формы щетинок. На нижней поверхности протеросомы находится овальная *камеростома*, в которой заключены ротовые органы, а позади него сращенные с телом тазики I и II ног.

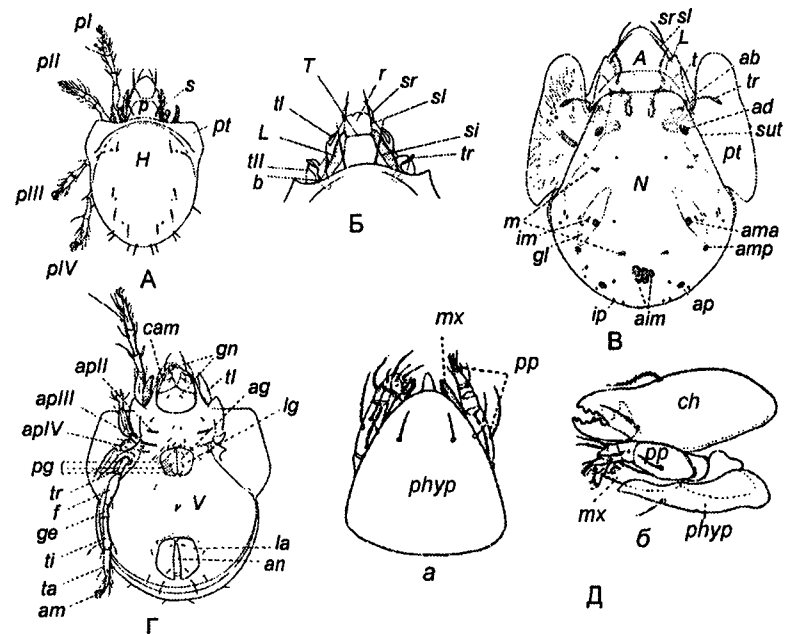


Рис. 6. Панцирные клещи (по Захваткину, 1953):

А — спинная поверхность тела панцирного клеща *Trichoribates* sp. (*Ceratozetidae*): pI—pIV — ноги; p — протеросома; pt — птероморфы; s — сеюгальный шов; Б — протеросома *Sphaerozetes tricuspidatus* (*Ceratozetidae*): b — ботридия; tII — тазик второй пары ног; L — ламеллы (пластинки); tI — тазики первой пары ног; T — тектум; r — рострум; sr — лобные щетинки; sl — килевые щетинки; si — межкилевые щетинки; tr — трихоботрия; В — спинная поверхность тела *Galumna alata*: gl — отверстия жировых желез; ad, ap, aim, ip — поровые поля; pt — птероморфы; ip, im — щелевидные органы; ab — ботридиальные поровые поля; tr — трихоботрии; sut — шов птероморф; ama, amp — поровые поля жировых желез; sr — лобные щетинки; sl — килевые щетинки; L — ламеллы; t — боковые кили; А — головной щит (аспис); N — нотогастр; Г — строение брюшной поверхности тела и ног *Diaptoribates humeralis* (*Ceratozetidae*): V — брюшной щит; половое — ag и анальное — an отверстия с клапанами — lg u la; gn — гнатема; cam — камеростом; генитальные шупальца — pg; аподемы ног — ap II—IV; tr — вертлуг; f — бедро; ge — колено; ti — голень; ta — лапка; am — амбулакра; tI — боковые кили; Д — ротовые органы (гнатосома) *Galumna nervosa* (*Galumnidae*): а — вид снизу, б — вид сбоку; phyp — гипостом; pp — педипальпы; mx — максиллы; ch — хелицеры

Гистеросома сверху покрыта выпуклым спинным щитом (рис. 6: В). Обычно он цельный, но иногда расчленен на 2–5 пластинок. На нем помещаются парные щетинки, развитые в разной степени, несколько пар узких щелевидных органов (ip, im), отверстий жировых желез (gl) и поровых полей (ap, am). По сторонам спинного щита у многих орибатид имеются крыловидные *птероморфы* (pt). Нередко они достигают больших размеров и подвижно сочленены с телом, прикрывая ноги клеща, замершего в танатозе. Снизу гистеросому покрывает брюшной щит (рис. 6: Г) с половым и анальным отверстиями. Первое обычно размещено на уровне тазииков III и IV ног и прикрыто парой подвижных генитальных клапанов (lg), способных раскрываться створками. Под ними у взрослых форм имеется 3 пары генитальных щупалец (pg) и яйцеклад самок или копулятивный орган самцов. Анальное отверстие прикрыто парой более узких створок. Иногда оно почти соприкасается с генитальным отверстием, или между ними остается свободное пространство брюшного щитка.

Головной и спинной щиты панцирных клещей обычно сращены друг с другом и разграничены только сверху поперечной (*сеюгальной*) бороздой. В группе Ptyctima сочленение между ними подвижно, и клещ может сворачиваться в шар, как еж или броненосец, застывая при опасности.

Ротовые органы (*гнатосома*) орибатид (рис. 6: Д) грызущего типа. Они состоят из пары клешневидных *хелицер* (ch) и пары *педипальп* (pp), тазики которых (*гнатококсы* или *кокксэндиты*) образуют нижнечелюстной аппарат, а дистальные щупальца (*пальпы* или *телоподиты*) из 4–5 члеников остаются свободными. Они вместе с *гипостомом* (phyp) несут многочисленные щетинки и другие органы чувств.

На гнатосоме около рта открываются протоки слюнных желез. Их секреты содержат ферменты, а у паутиных клещей выделяют паутинные нити. Пищеварительный тракт образован передней, средней и задней кишками. У Mesostigmata мускулистая глотка ведет в узкий пищевод, переходящий в маленький желудок с большими дивертикулами, увеличивающими контактную поверхность этого отдела. Далее следуют обычно длинная тонкая и более короткая толстая кишка. В месте их перехода впадают мальпигиевы сосуды, исполняющие роль выделительных органов. У Trombidiformes толстая кишка и прямая отсутствуют, а задняя преобразована в экскреторный орган. Кишечник Sarcotiformes ближе к первому типу, чем ко второму. Его отличают более крупный желудок и мелкие дивертикулы.

Кровеносная система клещей лакунарная, у немногих имеется пульсирующий орган. Полостная жидкость — гемолимфа, бесцветная или слабо окрашенная. В ней отмечены гемоциты разных форм и размеров. Нервная система у взрослых форм представлена одним нервным узлом; у личинок и, особенно, у эмбрионов она развивается из сегментарных нейробластов, вблизи от формирующихся зачатков конечностей.

Ноги орибатид — из 5 свободных члеников (рис. 6: Г), образованы *вертлюгом* (tr), *бедром* (f), *коленом* (ge), *голенью* (ti) и *лапкой* (ta). Их тазики, неподвижно сращенные с телом, образуют систему коксальных щитов или, погружаясь под поверхность, сокращаются до *атодем* для прикрепления мышц. Лапка обычно несет пару коготков. Между ними у многих клещей имеется непарный эмподий или присоска. Эмподий может приобретать форму коготка. У основания лапок могут быть *лировидные* (щелевидные) *органы*, содействующие газообмену. На лапках, голени и колене обычно имеются щетинки — соленидии, у основания которых чаще всего расположена маленькая защитная хета. Другие щетинки, покрывающие членики ног, различаются по форме, строению и, вероятно, по функциям. Задние ноги могут видоизменяться для захвата волосков шерсти. У некоторых они приспособлены для прыжков. У личинок всегда 3 пары ног и 4 пары — на всех последующих фазах развития. У некоторых 3 пары ног остаются на всю жизнь (*Podapolipodidae*, *Phytoptipalpidae*), у других развивается только две пары ног (*Tetrapodili*) или только одна.

§ 4. Биология размножения и развития

Клещи, как правило, яйцекладущие. Живорождение отмечено у отдельных видов (*Ameronothrus* из семейства *Camisiidae*), но для Oribatida характерно «*посмертное живорождение*», при котором развивающиеся яйца вообще не откладываются, а остаются в теле матери до ее смерти. Вылупляющиеся личинки вынуждены прогрызать себе путь, выбираясь из ее сошедшего трупа или пользуясь для этого ротовым или анальным отверстиями. Обычно это происходит после зимовки, при которой тело матери обеспечивает зимующим личинкам дополнительную защиту. Размеры эллиптических яиц в отношении тела матери очень велики, и выход личинок из них и из тела матери через половое отверстие невозможен.

Эмбриональное развитие клещей изучено на нескольких примерах и в первом приближении. Вероятно, они испытали эмбрионизацию за счет перехода в эмбриогенез значительной части анаморфного периода развития. У Acariformes только три последних сегмента образуются уже после вылупления из яйца личинки. Эмбрионизация предполагает обогащение яиц желтком и возрастание ядерно-плазменного напряжения. В свою очередь, это нарушает исходную равномерность и синхронность дробления. Расхождение ритмов деления ядер (митозов) и тела яйца (цитотомии) ведет к вырождению тотального дробления в поверхностное, проходящее в состоянии синцития. Между тем, при переходах к живорождению и паразитизму, сопровождаемых значительным сокращением запасов желтка и размеров яиц, возможно вырождение поверхностного дробления в тотальное, за счет сокращения ядерно-плазменного напряжения. Сокращение размеров яиц возможно и при уменьшении размеров формируемой

личинки при неотении и педоморфозе. О вторичном, производном характере тотального дробления такого рода обычно свидетельствуют раннее нарушение ритмов митозов и цитотомии и переход к синцитиальности, независимо от значений ядерно-плазменного отношения и его напряжения. Некоторые факты эмбриологии допускают эту возможность, наряду с предположением, что клещи подверглись значительному измельчанию в сравнении с другими хелицеровыми.

Постэмбриональное развитие в исходном состоянии, сохранившемся у орибатид, включает 5 фаз: личиночную, 3 нимфальные (*прото-, дейто- и тритонимфы*) и взрослого, половозрелого клеща (*имаго*). Личинке обычно предшествует *предличинка* — неподвижная фаза вылупления, использующая остатки эмбрионального желтка, но подвижная у одного вида *Endeostigmata*. В специализированных группах эта фаза сокращается до эмбриональной линьки и кутикулы. Вылупляющаяся из яйца личинка имеет 3 пары ног и лишена даже зачатков гениталий. У нее еще нет трех последних сегментов брюшка и щетинок на покровах тела, но характерны *боковые органы* у оснований ног I и II пары. Протонимфа имеет 4 пары ног, причем появившиеся ноги IV пары имеют бедное вооружение из щетинок — всего по 5–7 на лапках и по одной на других члениках. У нее появляется генитальное отверстие с одной парой *генитальных щупалец* и 1 пара генитальных щетинок. Боковые органы, характерные для личинки, у протонимфы исчезают. Дейтонимфа уже имеет 2 пары генитальных щупалец, три пары генитальных щетинок и уже много щетинок на всех члениках ног IV пары. У тритонимфы развивается третья пара генитальных щупалец и дополнительные пары генитальных щетинок наряду с пополнением осязательного вооружения ног и покровов тела. После линьки на половозрелую фазу (*имаго*) появляются новые наборы щетинок, а у высших орибатид — трахеи, жесткий панцирь и многие другие структуры (пластинки, птероморфы и др.), совершенно преобразующие облик клеща.

У многих клещей половая зрелость наступает на фазе тритонимфы, дейтонимфы, протонимфы и даже личинки. Фаза имаго отпадает за необходимость. Онтогенез сокращается. Сокращаются процессы формирования, число клеточных делений и клеток и размеры тела. Остается только то, что необходимо для реализации самосохранения, воспроизводства и расселения. У *Demodicidae* и у *Tetrapodili (Eriophyidae)* возникают внешне похожие микроскопические формы эндопаразитов животных с 4 парами редуцированных ножек или эндопаразитов растений с двумя парами ножек (рис. 1: 2Б, 2В). И те и другие имеют облик червячков, но сохраняют признаки членистоногих и хелицеровых.

Глава 3

Тип Членистоногие — Arthropoda

Многие свойства клещей определяются их принадлежностью к типу членистоногих животных. Сегментация тела, членистые конечности и внешний скелет из жесткой кутикулы характерны для всех представителей этого типа. Полагают, что предком, общим для всех членистоногих, могли быть примитивные кольчатые черви, тело которых образовано предротовой лопастью с щупальцами, многочисленными и равномерными (гомомонными) сегментами, число которых возрастало в течение жизни (анаморфоз), и хвостовой лопастью.

Было построено много красивых и правдоподобных гипотез о происхождении разных групп членистоногих от кольчатых червей, но современные представления не подтверждают их генетической близости; к тому же кольчатые черви не линяют по мере роста. Тем самым утратила основание теория ларвальной и постларвальной метамерии, в соответствии с которой разные группы членистоногих выводились из разных групп этих примитивных червей. Мы знаем, как много общих свойств возникает параллельно и независимо друг от друга. Их можно трактовать как проявление общих формообразующих сил, своего рода законов, не сводимых к генетическому родству и преемственности. Значит, общий план строения и развития кольчатых червей и членистоногих реализовался независимо и на разных основаниях.

Тип членистоногие (*Arthropoda*) разделяется на две ветви: трилобитов с хелицеровыми (*Trilobita-Chelicerata*) и ракообразных с многоножками и насекомыми (*Crustacea-Atelocerata*). Каждая ветвь начинается формами с длинным, равномерно расчлененным телом, наращивающим новые сегменты уже после вылупления из яйца, по мере взросления и линек. Для трилобитов характерно однообразие всех конечностей, включая окружающие ротовое отверстие и принимающие участие в пережевывании пищи. Лишь нитевидные антенны и хвостовые нити своеобразны. Между тем, их тело разделено на голову из 4 сегментов и туловище, число сегментов которого достигает 42. У самых примитивных ракообразных в состав головы входит только один сегмент, зато конечности первых четырех сегментов различаются между собой, в отличие от всех остальных однообразных конечностей. Сравнение типичных туловищных конечностей у трилобитов и листоногих раков, наряду с их общим сходством,

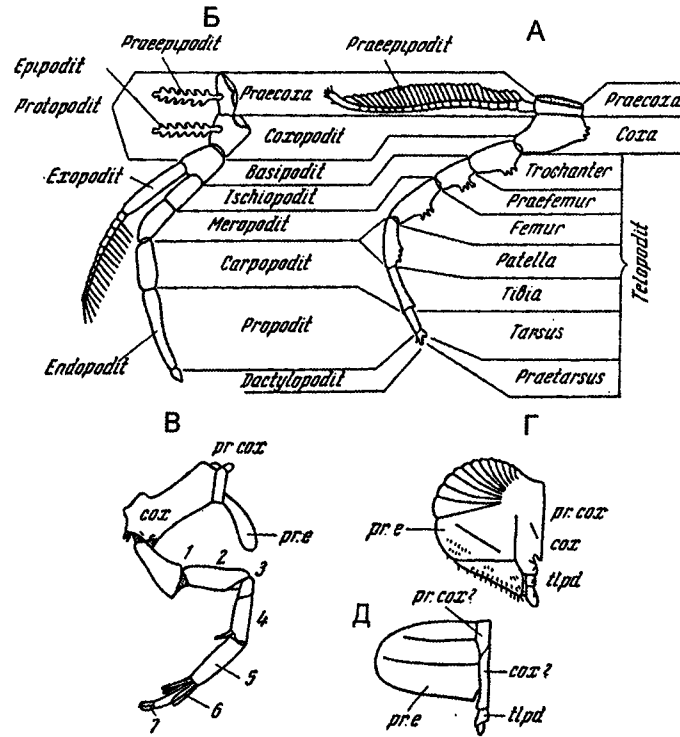


Рис. 7. Сравнение туловищных конечностей трилобитов, хелицеровых и ракообразных (по Беклемишеву, 1964):

А — схема ноги трилобита; Б — схема ноги ракообразного; В — схема задней просоматической конечности и Г — жаберной (мезосоматической) ноги мечехвоста; Д — схема крышечки (первой мезосоматической конечности) *Eurypterus*: *cox* — кокса (тазик), *pr. cox* — прекокса; *pr. e.* — презиподит; 1–7 — членики телоподита (*tlpd*), *Praeepipodit* — презиподит; *Exopodit* — экзоподит; *Endopodit* — эндоподит; *Praecoxa* — предкокса; *Coxopodit* — коксоподит; *Basipodit* — базиподит; *Ischiopodit* — ишиоподит; *Meropodit* — мероподит; *Carpopodit* — карноподит; *Propodit* — проподит; *Dactylopodit* — дактилоподит; *Coxa* — тазик; *Trochanter* — вертлуг; *Praefemur* — префемур; *Femur* — бедро; *Patella* — колено; *Tibia* — голень; *Tarsus* — лапка; *Praetarsus* — предлапка; *Telopodit* — телоподит.

обнаруживает явные различия (рис. 7). Примечательно, что следы этих различий сохраняются и у специализированных потомков тех и других — в структуре конечностей и их производных у паукообразных и насекомых.

Вымершие в силуре трилобиты долгое время рассматривались как возможные предки хелицеровых. Достигая 75 см, они имели тело, разделенное на голову и туловище. На голове, образованной предротовой лопастью (*акроном*), слившейся с четырьмя первыми сегментами тела,

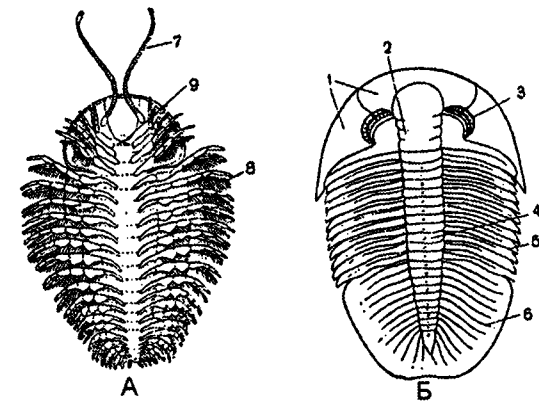


Рис. 8. Трилобит с брюшной (А) и спинной (Б) стороны (по Ланге, 1969):

1 — головной щит; 2 — сегменты головы; 3 — сложные глаза; 4 — рахис; 5 — плевры; 6 — пигидий; 7 — антенны; 8 — ноги; 9 — ротовое отверстие

имелась одна пара антенн и сложные фасеточные глаза. С брюшной стороны — узкая ротовая щель и 4 пары двуветвистых конечностей с обеих сторон от нее. От основания ног отходили жевательные отростки (*коккэндиты*). Туловище включало до 42 сегментов с такими же конечностями и заканчивалось анальной лопастью (тельсоном). От выпуклого посередине тела (*рахиса*) отходили тонкие *плевры* (рис. 8). Из отложенных трилобитами яиц вылуплялись мелкие (до 1 мм) личинки — протасписы только с четырьмя головными сегментами. Туловищные сегменты формировались по одному, после каждой линьки. Такого рода развитие называют *анаморфозом*, противопоставляя *этиморфозу*, при котором вылупляющийся из яйца организм уже имеет полный набор сегментов тела. Трилобиты населяли моря кембрия и силура. Копааясь в грунте на мелководьях, они отыскивали пищу, так же как и внешне похожие на них современные мечехвосты. Вероятно, что трилобиты дали начало крупным (до 2 м) водным ракоскорпионам (*Euryptera*), вымершим вместе с ними, и современным скорпионам, обитающим только на суше.

В последние десятилетия были открыты новые ископаемые формы, близкие членистоногим. Уже известные с раннего кембрия *Aysheaia*, похожие на гусениц и *Onychophora*, имели тело из 10 сегментов с парой кольчатых ног на каждом. Впереди рта, окруженного 6 сосочками, у них находилась пара хватательных придатков. Вероятно, эти существа, достигающие 6 см, укрывались в колониях губок или питались ими. С ними связывают кембрийских *Kerygmachaeta* и *Opabinia*, имевших хоботок впереди рта и 5 глаз на голове. Они были похожи на *Anomalocaris* — крупных (до 2 м) животных, имевших пару хватательных конечностей

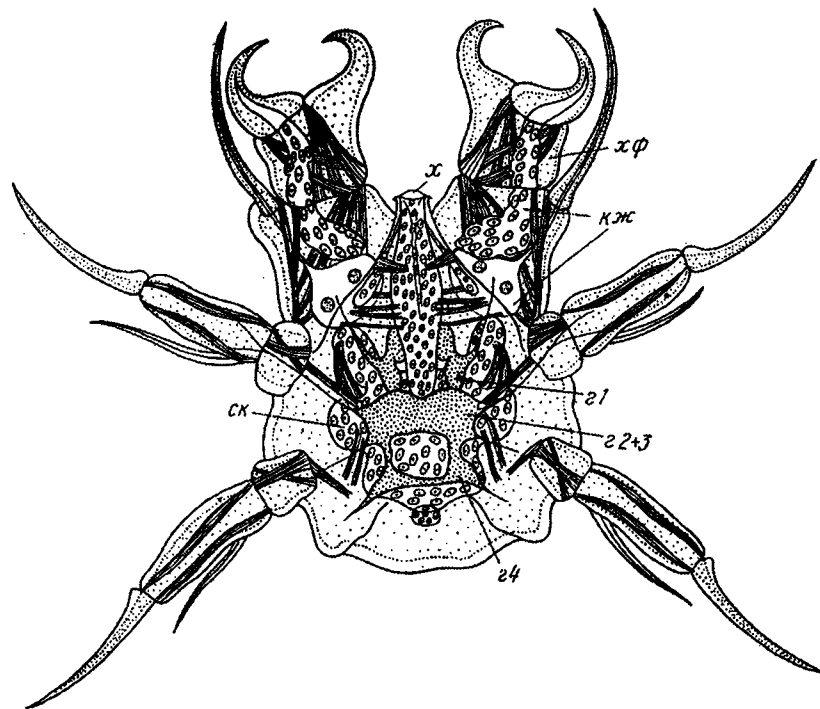


Рис. 9. Протонимф *Ammothera echinata* с брюшной стороны
(по Ивановой-Казас, 1979):

21, 22 + 3, 24 — ганглии брюшной нервной цепочки; кж — кожные железы;
ск — средняя кишка; х — хоботок; хф — хелифоры

на голове с круглым зубастым ртом и большими глазами на коротких стебельках, а также плавательные лопасти по спине и бокам. Позднее, в отложениях раннего девона (400–410 млн лет назад), было обнаружено 10-сантиметровое существо с 2 парами крупных конечностей, представляющее собой переходную форму к настоящим членистоногим. Названное *Schinderhannes* (нем. *живодер*), оно было найдено в отложениях, на 100 млн лет более поздних, чем аномалокарисы, и сохранило крупные передние конечности с длинными шипами, большой рот с острыми зубами по краю и фасеточные глаза. У него было 10 пар коротких двуветвистых конечностей на всех сегментах туловища, кроме двух последних с плоскими, похожими на уropоды ракообразных, лопастями, а последний — с хвостовым шипом, как у мечехвостов. Эти чудовища существовали, когда уже были клещи, похожие на современных. Их отношения с современными Arthropoda остаются проблематичными.

Палеонтология последних десятилетий обогатилась новыми свидетельствами возможной близости хелицеровых к пикногонам (Pantopoda). Силурийский *Haliestes dacos* из окаменевшего вулканического пепла, а также найденные в отложениях нижнего девона *Palaeoispus*, *Palaeothea* и *Palaeorantopus* с длинным, сегментированным брюшком и хвостовой лопастью, паразитирующие, как и современные пикногоны, на губках и кишечнополостных, обнаруживают большее сходство с Chelicerata, чем с другими членистоногими. Примечательно, что их личинка, названная протонимфом, имеет облик личинки некоторых клещей с мощными хелицерами и тремя парами ног. Вероятно, хелицеры гомологичны хелифорам Pantopoda, а три пары следующих за ними конечностей — педипальпам, I и II парам ног. Определенные сходства отмечаются и в развитии дивертикул кишечника, которые у пикногонов заходят в многочленистые конечности.

Молекулярно-генетическое секвенирование, подтвердившее близость насекомых и многоножек с ракообразными и онихофорами, в отношении хелицеровых еще не проводилось. Установлено только, что они генетически близки к мечехвостам. Возможно, хелицеровым предшествовали трилобиты с головой из 4 сегментов и туловищем, сегменты которого наращивались постепенно. Но у трилобитов были хорошо развитые антенны. Все хелицеровые лишены их. У них нет даже зачатков *дейтоцеребрума*, иннервирующего антенны, нет даже нейробластов, из которых он мог бы формироваться у эмбрионов. Только мечехвосты сохранили рудименты соответствующих нервов. Современные скорпионы похожи на вымерших гигантских ракоскорпионов. Их тело разделено на три отдела — *просому*, *мезосому* и *метасому*, по 6 сегментов в каждом. Между просомой и мезосомой есть еще один, седьмой сегмент, связывающий оба отдела.

Таблица 1

Система хелицеровых (класс Chelicerata) (по Захваткину, 1953)

<i>Надотряд Merostomata</i> — меростомовые	Отряд Synziphosura Отряд Xiphosura (= Limulida) — мечехвосты
<i>Надотряд Holactinochitinosi</i>	Отряд Eurypteroidea (= Gigantostroma) — эвриптериды, или ракоскорпионы Отряд Scorpiones — скорпионы Отряд Telyphes (= Holopeltida, Urogygi) — телефоны
<i>Надотряд Actinochaeta</i>	Отряд Palpigradi — пальпиграды, или кенении, или жгутоногие Отряд Solifugae — сольпуги, или фаланги, или бихорхи Отряд Schizopeltida (= Tartarides) — тартариды Отряд Acariformes — акариформные клещи Отряд Pseudoscorpionidea — ложноскорпионы, или лжескорпионы
<i>Надотряд Actinoderma</i>	Отряд Amphygyi — фрины Отряд Aranei — пауки Отряд Ricinulei — ричинулен Отряд Parasitiformes — паразитиформные клещи Отряд Opiliones — сенокосцы Отряд Opilioacarina — клещи-сенокосцы

Глава 4

Подтип Хелицеровые — Chelicerata

Все хелицеровые лишены усиков, место которых занимают конечности первого сегмента — хелицеры с мощными клешнями. Позади них имеются педипальпы, состоящие из основного членика (тазика или коксы) с направленным внутрь жевательным отростком (коксандитом) и членистым щупальцем, участвующим, как и хелицеры, в захвате пищи, а также в передвижении и осязании. Конечности остальных сегментов головогруды являются основными органами передвижения и у некоторых форм сохраняют жевательные отростки, как у трилобитов. В состав брюшка входят 6 передних сегментов мезосомы, с восьмого по тринадцатый. Их конечности преобразованы или недоразвиты. Следующие 6 образуют метасому с хвостовым придатком — тельсоном. Головогрудь и брюшко соединяет седьмой — предполовой — сегмент. Обычно он лишен конечностей и недоразвит (рис. 10). Во внутреннем строении характерно наличие печени, образованной выростами кишечника, клетки которой способны

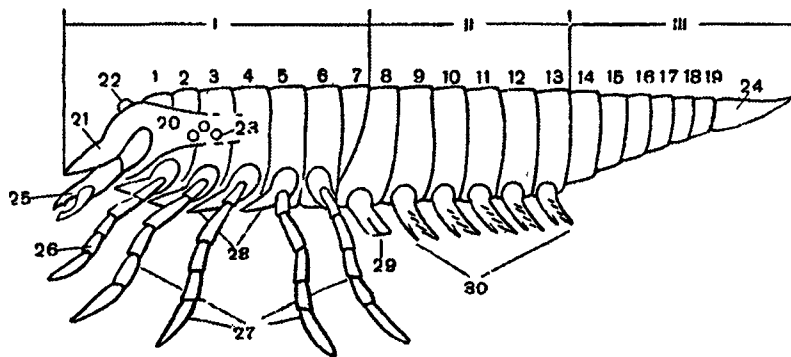


Рис. 10. Схема строения хелицеровых (по Ланге, 1969):

I — просома; II — мезосома; III — метасома; 1–19 — сегменты тела; 20 — головная лопасть (акрон); 21 — эпистом; 22 — срединные глаза; 23 — боковые глаза; 24 — хвостовая лопасть (тельсон); 25 — хелицеры; 26 — педипальпы; 27 — ноги; 28 — жевательные отростки (коксандиты); 29 — половые ножки; 30 — жаберные ножки

к фагоцитозу. Сохраняются примитивные органы выделения — коксальные железы и, у некоторых форм, — мальпигиевы сосуды.

Большинство хелицеровых откладывают богатые желтком яйца. Реже переходят к живорождению. Характерна *эмбрионизация развития*, при которой вылупление из яйца смещается на более поздние стадии формообразования. Сведения об их эмбриональном развитии фрагментарны

и лишены проморфологических ориентиров. Среди членистоногих соответствие передне-задней оси тела формирующегося эмбриона анимально-вегетативной полярности яйца — т. е. исходного для эмбриогенезов состояния *протаксонии* (первичноосности) — характерно лишь для самых примитивных ракообразных. Почти все членистоногие, включая исследованных хелицеровых, обнаруживают *плагиаксонию* (перекрестноосность), при которой эти главные морфологические оси перекрещиваются под прямым углом, и зародыш формируется на вегетативном полюсе яйца. Из того, что достоверно известно об эмбриогенезе самых мелких, клещеобразных хелицеровых, можно предположить формирование и последующее вырождение поверхностного дробления во вторично тотальное. Это вырождение у насекомых связывается со вторичным сокращением размеров яиц при переходе к живорождению или паразитизму, при упрощении организации личинки и *педоморфозе*. Наблюдаемые расхождения ритмов митозов и цитотомии в напряженности ядерно-плазменных отношений и вырождение полного дробления в дробление поверхностное сопровождаются ранней синцитиальностью формообразования и включением в формирующийся кишечник. Это происходит за счет разрастания спинной стенки тела и смыкания спинного сосуда. Постэмбриональное развитие сохраняет черты анаморфоза лишь у акариформных клещей. Современная классификация подтипа (класса) хелицеровых основана на исследованиях А. А. Захваткина. Она включает 4 надотряда, три из которых по традиции относят к классу паукообразных (*Arachnida*) и один (*Xiphosura* или *Merostomata*) — к немногим, дожившим до нашего времени, представителям класса меростомовых.

Своеобразные пикногоны, или пантоподы (*Pantopoda*), введены в современную систему подтипа хелицеровых на правах класса. Они своеобразны тем, что их крошечное тельце связывает между собой крупные ноги, заполняемые внутренними органами, а хелифоры похожи на хелицеры.

Пикногоны паразитируют и хищничают на кишечнополостных, губках, мшанках и иглокожих. Обычно это очень мелкие формы с относительно крупными, многочленистыми и многоколенчатыми ногами, в полость которых заходят дивертикулы кишечника и половых органов (рис. 11). Нередко в колониях полипов их численность достигает десятков тысяч на 1 м². Размеры их тела измеряются миллиметрами, длина ног — сантиметрами, изредка встречаются и гиганты с телом в 7 см и ногами до полуметра, но обычны микроскопические виды.

Результаты молекулярно-генетического секвенирования сближают их с хелицеровыми, в частности с клещами, но требуют большей определенности. Первоначально они подтверждали обособленность *Pantopoda* среди всех членистоногих.

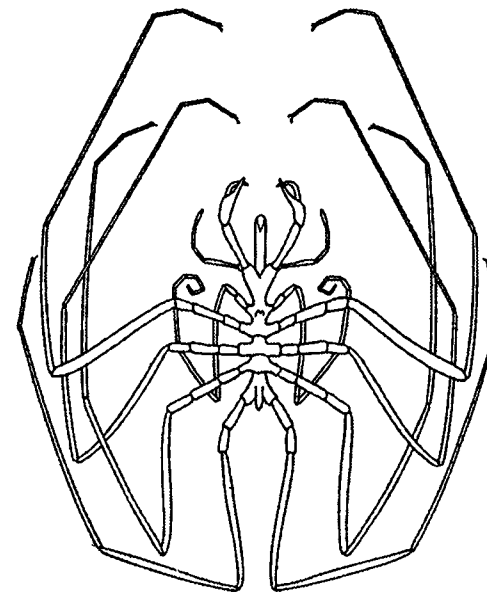


Рис. 11. Пикногон (по Hennig, 1968)

Головогрудь современных пикногонов состоит из 7, реже 8 или 9 сегментов. Хоботок, расположенный спереди, вытянут вперед, но иногда подогнут под тело. С его помощью высасываются жертвы. Он снабжен своеобразным цедильным аппаратом. Под ним имеется Y-образный рот, окруженный 3 хитиновыми губами (рис. 12). Хоботок имеет собственный нервный центр, вероятно, соответствующий фронтальному ганглию стаматогастрической нервной системы других членистоногих. Надглоточный ганглий отсылает 5 парных и 1 непарный нерв к глазам, хоботку и хелифорам. Глазной бугорок с 2 парами срединных глазков расположен у переднего края просомы. Хелифоры из 2–3 члеников и с клешнями, очень похожие на хелицеры, имеют собственный нервный узел, развивающийся из пары вентральных органов (нейробластов), расположенных позади рта. Позднее он смещается вперед, входя в состав надглоточного ганглия, и, вероятно, соответствует *тритоцеребруму*, поскольку иннервирует глоточно-кишечный отдел, тогда как исходный надглоточный ганглий соответствует протоцеребруму. Как и у всех хелицеровых, дейтоцеребрум у пикногонов отсутствует; нет даже вентральных органов (нейробластов), из которых он мог бы образоваться.

Две следующие пары конечностей дифференцированы как пальпы и яйценосы. Первые образованы 5–10 члениками, вторые — из 10 члеников, иногда развиты только у самцов и служат для вынашивания яиц.

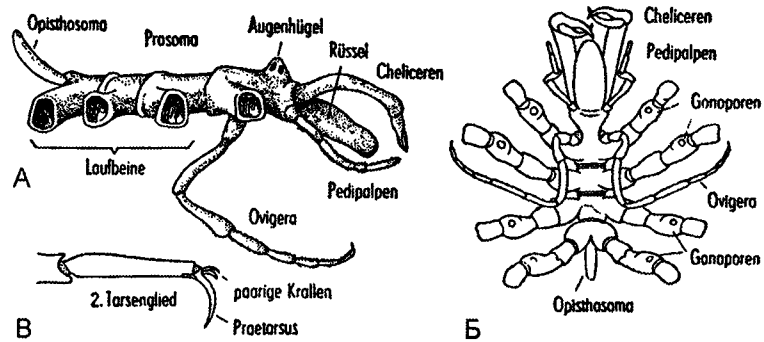


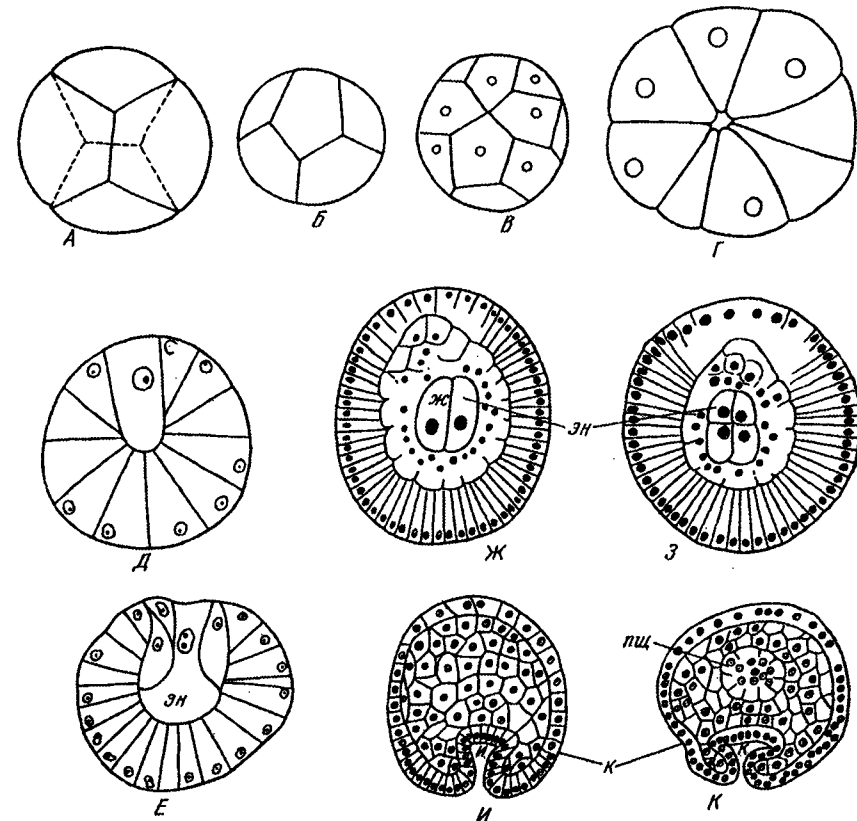
Рис. 12. Пикногоны (по Hennig, 1968):

А — *Heteronymphon kempi*, вид сбоку; Б — самка *Nymphon hirtipes*, вид с брюшной стороны; В — лапка и предлапка *N. hirtipes*: Opisthosoma — опистосома; Prosoma — просома; Augenhügel — глазной бугорок; Rüssel — хоботок; Cheliceren — хелицеры; Pedipalpen — педипальпы; Ovipara — яйценосы; Gonoporen — гонопор; Laufbeine — тазики ног; 2. Tarsenglied — второй членик лапки; paarige Krallen — парные коготки; Praetarsus — предлапка (претарзус)

У некоторых видов могут отсутствовать и хелифоры, и пальпы. Остальные 4 пары ног предназначены для передвижения. Иногда бывает 5 пар ног, а у *Dodecalopoda* имеется даже 6 пар ног. Столь же полный набор конечностей был у нижнедевонского *Palaeoisopus*, имевшего членистое брюшко из 3–5 сегментов. Впрочем, у некоторых современных форм в соответствующем отделе брюшной нервной цепочки иногда сохраняется 2–3 пары ганглиев. У большинства головогрудь имеет головной отдел с хоботом, глазами и 4 парами конечностей. Все последующие пары конечностей расположены на сегментах, границы которых могут стираться. В отличие от типичных хелицеровых ни одна из парных конечностей пикногонов не имеет жевательных отростков (гнатобаз или гнатококкс). Тело ископаемого *Palaeoisopus* состояло из 14 сегментов. Гетерономность метамерии Pantopoda сводится к рудиментации брюшка, утрате локомоторной функции 3 первыми парами ног и слиянию 4 первых сегментов с головной лопастью.

Все Pantopoda раздельнополы и с выраженным половым диморфизмом. Яйца, отложенные самкой, наматываются слизистыми муфтами на яйценосы самца. Здесь они остаются почти до конца развития. У личинок, развивающихся на яйценосных ножках родителей или в колониях гидроидов, относительно очень крупные хелифоры с прядильными железами (рис. 9).

В зависимости от размеров яиц (20–700 микронов) и содержания в них желтка дробление равномерное или неравномерное. Место выде-

Рис. 13. Эмбриональное развитие *Pycnogonium littorale* (по Ивановой-Казас, 1979):

А–Г — последовательные стадии дробления; Д, Е — образование энтодермы (ЭН); И, К — образование зачатков конечностей (к); пщ — пищеварительные клетки

ления полярных телец не отмечено, но после двух равномерных делений образуются 4 бластомера с полярными спайками. Здесь спиральность расположения бластомеров сохраняется до 4-го или 3-го деления. Во втором случае дробление приближается к радиальному уже при 4-м делении. Затем образуется целобластула с маленьким бластоцелем (рис. 13). В сравнении с типичным спиральным дроблением кольчатых червей и других Spiralia, состояние пикногонов отмечено признаками вырождения. При большем количестве желтка он распределяется телolecитально, и неравномерное дробление после 4-го деления образует плотный зародыш с более мелкими клетками эктодермы на одном полюсе; на противоположном располагаются более крупные и богатые желтком клетки энтодермы,

а между ними — клетки мезодермы среднего размера. В особенно крупных яйцах среди глыбок желтка находятся ядра дробления с окружающей их плазмой. Из них формируются кишечная энтодерма и мезодерма, тогда как клетки на периферии формируют эктодермальную зародышевую полосу.

При неравномерном дроблении яиц *Pallene empusa* и *Callipallene emaciate* уже при первом делении образуются микромер и макромер. Они оба делятся равномерно, и после третьего деления 8 бластомеров располагаются квартетами, как при спиральном дроблении. Далее макромеры делятся быстрее, и их потомки располагаются радиально, так что образуются стадии 24 бластомеров (16 макромеров и 8 микромеров) и 40 (24 макромера и 16 микромеров). Границы между бластомерами не доходят до центра яйца, в котором иногда формируется бластоцель. Затем клеточные границы исчезают, и ядра с окружающей их плазмой выходят на периферию, образуя бластодерму. Сначала она покрывает только часть поверхности яйца.

У видов с мелкими яйцами гастрюляция сопровождается полярным вращением в сочетании с эпиболией. Среди погружающихся вглубь клеток выделяется крупная энтодермальная и более мелкие мезодермальные. Погружение клеток отмечает будущую спинную сторону зародыша. Среди потомков энтодермальной клетки проходит отделение безъядерных желточных шаров. У *Ammothea* ушедшие вглубь клетки сливаются в синцитий, разделяющийся на центральную часть с желточными включениями и периферическую с небольшим числом гранул. Первая становится зачатком средней кишки, а последняя заходит в зачатки формирующихся конечностей и образует пластинку, налегающую на кишечник со спины. После этого появляются клеточные границы, сначала в мезодерме, потом в энтодерме.

У *Nymphon stromi* образующаяся при дроблении неравномерная моула испытывает эпиболию с образованием внутренних желточных шаров и энтодермальных клеток с неясными границами. Некоторые из них дегенерируют как вителлофаги, остальные выходят на поверхность желтка, образуя среднекишечный эпителий. Синцитиальные клетки мезодермы располагаются под эктодермой брюшной стороны зародыша.

У *Chaetonymphon* с особенно крупными яйцами образующаяся в конце дробления зародышевая полоска покрывает брюшную сторону желточного синцития, ядра которого участвуют в образовании кишечника. Под эктодермой формируется слой мезодермы из клеток, вышедших из желтка.

На брюшной стороне формирующегося зародыша образуются два продольных валика с разделяющей их бороздой. Затем две поперечные бороздки разделяют валики на три пары бугорков — зачатков конеч-

ностей. На переднем конце впячивается стомодеум, смещающийся еще более вперед, и вокруг него образуется выпуклое кольцо, из которого развивается хоботок. Передняя пара конечностей, преобразуясь в хелифоры, смещается на спинную сторону. Из эктодермы передней части зародыша, над пищеводом, формируются парные церебральные ганглии, сливающиеся в протоцеребрум. На спинной стороне у основания конечностей закладываются парные ганглии брюшной нервной цепочки. Передние из них входят в состав окологлоточных коннективов. Ганглии хелифоров сливаются с протоцеребрумом. По положению они соответствуют тритоцеребруму насекомых, от которого отходят нервы, иннервирующие верхнюю губу (парную по происхождению) и головную капсулу. Вторая и третья пары брюшных ганглиев, сливаясь, образуют подглоточный ганглий; позади него появляются зачатки четвертой пары ганглиев. Образование ганглиев сопровождается развитием вентральных органов, как и у онихофор. Вероятно, они соответствуют нейробластам. В области надглоточного ганглия развивается пара глазков, сближающихся друг с другом, но не сливающихся вместе.

Задняя кишка образуется после нескольких линек в постэмбриональный период развития, а зачаток средней кишки представлен недифференцированной желточной массой даже у новорожденной личинки. Мезодерма не образует целомических полостей и расходуется полностью, дифференцируясь непосредственно в мышечные, соединительнотканнные, экскреторные клетки и гемоциты.

Вулвеляющаяся из яйца личинка — протонимфон — имеет три пары конечностей из трех члеников. Они соответствуют хелифорам, педипальпам и яйценосным ножкам взрослых пикногонов. На их основном членике развивается длинный шип, а на вершине открываются протоки прядильных желез. Концевые членики, в которые заходит гиподерма и полость тела, имеют форму длинных коготков (рис. 9).

У видов с богатыми желтком яйцами личинки остаются на яйценосных ножках самца, заканчивая здесь свое развитие. После каждой линьки образуются новая пара ног и затем нерасчлененное на сегменты брюшко. У личинок многих пикногонов развитие третьей и четвертой пары ног приостанавливается на уровне небольших бугорков. У некоторых редуцируются и хелифоры, а третья пара конечностей затем восстанавливается и развивается сильнее остальных; иногда личиночные конечности вообще исчезают.

В развитии пантопод проявляются черты анаморфоза. Мезодерма, образующая новые сегменты тела, вероятно, происходит из эктодермальной зоны роста. Формирование внутренней организации происходит к концу развития. Девять пар вентральных органов (нейробластов) соответствуют числу образующихся сегментов; некоторые из последних

сегментов тела остаются недоразвитыми или вообще не формируются. Для пикногонов характерна детерминированность дробления, проявляющаяся в обособлении зачатков органов до начала гастрულიции.

Оформлению онтогенеза пикногонов предшествовала эмбрионизация развития, в результате которой минимальным уровнем организации, допускающим свободное существование, стал протонимфон с хоботком и тремя сегментарными конечностями. При этом наращивание сегментов в ходе анаморфоза ограничилось лишь немногими новыми, вошедшими в состав головогруди или просомы. Сегменты мезосомы, еще сохранившиеся у ископаемых форм, испытали сильнейшую редукцию, вероятно, с более ранним наступлением половой зрелости и торможением формообразования. В связи с этим сократился период роста, и размеры пикногонов стали меньше. Переход к эндопаразитизму, предполагающий еще большее сокращение размеров тела и обычно сопровождаемый дезэмбрионизацией, мог сократить воспроизводство посредством крупных и богатых желтком яиц. Обычное для паразитов увеличение их числа и сокращение размеров проявилось в преобразованиях эмбриогенеза, типичных при переходах поверхностного дробления в тотальное с ранним вырождением в синцитиальность. Проявляющиеся признаки спирального расположения blastomerov не предполагают широких гомологий; они соответствуют условию максимальной компактности расположения blastomerov в ограниченном объеме и проявляются даже у паразитических насекомых (Strepsiptera) при дезэмбрионизации развития. Спрявление процессов эмбриогенеза, сопровождаемое *гетерохрониями* и сменой зачатков (*метаризисом*), — обычное следствие паразитизма (или живорождения). Сокращение дробления и вовлекаемого в формообразование клеточного материала имеет собственные ограничения, проявляющиеся в детерминированности развития и постоянноклеточности не только образуемых органов, но и всего тела. Сокращение размеров клеток имеет собственные пределы, а многие их органеллы сохраняют свою величину неизменной и у очень крупных, и у очень мелких организмов.

В отличие от крошечных пикногонов, мечехвосты, выделяемые в отдельный класс Хелицеровых, достигают очень крупных размеров. Класс Меростомовые образован вымершими в палеозое Synziphosura и немногими видами мечехвостов (Xiphosura), сохранившимися и поныне. Современные мечехвосты (Limulida) достигают 50–80 сантиметров. Они имеют массивную головогрудь (просома) и компактное брюшко (мезосома), переходящее в сочлененный с ним длинный шип метасомы (рис. 14). На просоме, покрытой сплошным щитом, имеются простые срединные и сложные боковые глаза. У палеозойских Synziphosura сегменты просомы оставались свободными. Короткие хелицеры и длинные педипальпы служат для схватывания и измельчения добычи. Ноги, кроме последней

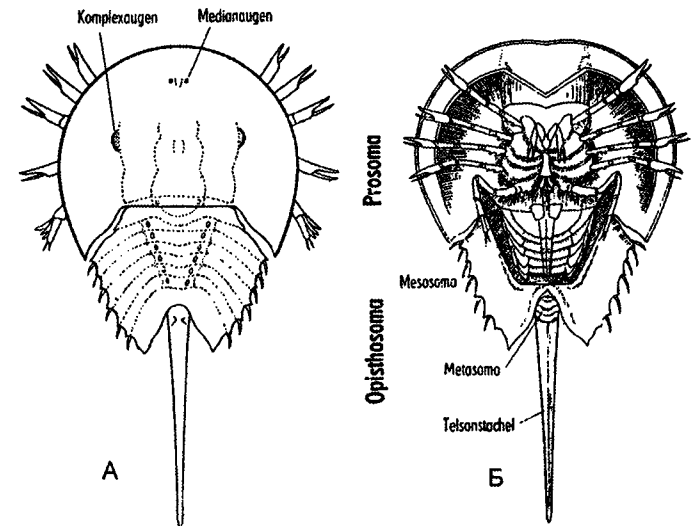


Рис. 14. Морфология мечехвостов (по Hennip, 1968):

A — со спинной и Б — с брюшной стороны: Komplexaugen — сложные глаза; Mediaaugen — парные срединные глаза; Prosoma — просома; Opistosoma — опистосома; Mesosoma — мезосома; Metasoma — метасома; Telsonstachel — хвостовой шип

пары, обеспечивают передвижение; задние стали упором при зарывании в ил. Перегибаясь в сочленении головогруди и брюшка и упираясь хвостовой иглой в грунт, мечехвост вскапывает его как лопатой передним краем головогрудного щита. На втором сегменте брюшка конечности преобразовались в половые крышечки, на пяти остальных — в жаберные лепестки — двуветвистые, как у трилобитов. В связи с жаберным дыханием хорошо развиты кровеносная система и сердце в виде трубки с 8 парами остий. Нервная система представлена надглоточным ганглием и связанной с ним брюшной нервной цепочкой из 11 парных ганглиев. В отличие от других хелицеровых, у мечехвостов сохранились нервы утраченных антенн, хорошо развитых у трилобитов.

Мечехвосты поедают моллюсков, кольчатых червей и других обитателей грунта. Их трудно назвать активными хищниками. Временами они разнообразят свою диету водорослями. Во время размножения покидают мелководья и выходят на берег. При этом самцы удерживаются на спинке самок клешнями первой пары ног. После внешнего осеменения самка роет ямки и откладывает в них яйца, богатые желтком. Их размеры достигают 3,5 мм. В некоторых яйцах формируется 2 или даже 3 зародыша. Их эмбриональное развитие изучено лучше, чем у других хелицеровых.

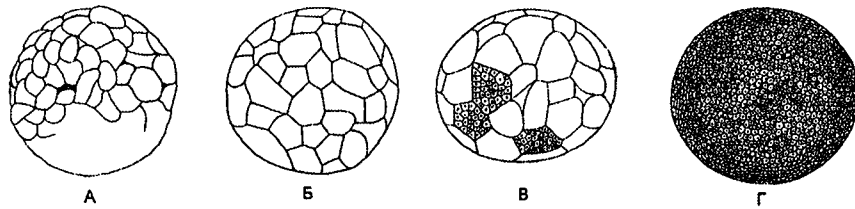


Рис. 15. Дробление яйца мечехвоста *Limulus moluccanus* (по Ивановой-Казас, 1979):

А — неравномерное дробление; Б — крупноклеточная морула; В — асинхронный переход к поверхностному дроблению в бластомерах морулы; Г — мелкие клетки периферической бластодермы, покрывающие крупные желточные бластомеры

Гранулы желтка в яйцах распределены более или менее равномерно, но они мельче на периферии, под толстой оболочкой — хорионом, которая сбрасывается задолго до завершения эмбриогенеза. Дробление яиц полное, но в направлении борозд делений не отмечается правильности. Образующиеся бластомеры не вполне равномерны, в некоторых темп деления клеток ускоряется, но в конце дробления образуется морула из 120–130 крупных бластомеров, делящихся с разной скоростью. Некоторые из них дробятся быстрее и покрываются слоем одинаковых мелких клеток (рис. 15). В конце концов, формируется сплошной эпителий из тысяч клеток эктодермы, покрывающий массу более крупных клеток энтодермы. Вероятно, в одном из этих бластомеров, в виде скопления клеток у одного из его полюсов формируются особенно богатые цитоплазмой клетки мезодермы. Именно здесь образуется зародышевое пятно из еще более мелких и густо расположенных клеток. Под ними формируется однослойная пластинка мезодермы. Вероятно, вместе с ней обособляются и первичные половые клетки. В это же время выделяется первая эмбриональная кутикула, образуя новую оболочку под хорионом. Формирующийся зародыш занимает положение на вентральной стороне яйца, судя по положению в нем развившегося организма. Вероятно, он не меняет своего положения; вероятно, его передне-задняя ось образует перекрест с исходной осью полярности яйца, что характерно для членистоногих. В это время зародыш занимает еще малую часть поверхности яйца, и просвечивающая сквозь эктодерму мезодерма разделяется на четыре пары сомитов, отличающихся более плотным расположением ее клеток. У заднего края зародышевого пятна из щелевидного углубления (телопора) выселяются клетки вторичной мезодермы, формирующие новые сомиты, окружающие его полукольцом. Передние четыре сомита соответствуют 4 сегментам головы трилобитов; остальные — новым сегментам, изначально формирующимся в ходе анаморфоза, но здесь смещенного в эмбриогенез. Тем временем по краю зародыша образуется валик обще-

го спинного щита, позднее разделяющийся на два. Его передняя часть покрывает просому, задняя — мезосому, а на их границе формируется промежуточный (7-й) сегмент. Его боковые части входят в мезосому.

Сначала закладываются все конечности первых 4 сегментов. Остальные появляются последовательно один за другим из зоны роста, образованной вторичной мезодермой. На заднем конце мезосомы закладывается короткий хвостовой шип, соответствующий метасоме. Конечности просомы сначала разделяются на два, а затем на все остальные членики; только хелицеры остаются двучленистыми. Пластинчатые конечности мезосомы разделяются на две лопасти в соответствии с двуветвистостью ног трилобитов. На седьмом сегменте они остаются рудиментарными. После закладки брюшных конечностей выделяется вторая эмбриональная кутикула, затем — третья. Между ней и эмбрионом скапливаются жидкость и разбухающий секрет боковых желез четвертого сегмента. При этом объем зародыша увеличивается в 8 раз, хорион сбрасывается, а его роль принимают на себя первая эмбриональная кутикула, затем вторая и третья и, наконец, четвертая кутикула, покрывающая тело личинки, освобождающейся от всех оболочек и приступающей к свободному существованию. Ее именуют трилобитоидной по внешнему сходству с трилобитами, но при этом она отличается полным набором сегментов тела. Некоторое время она существует за счет эмбрионального желтка, но после линьки приступает к самостоятельному поиску пищи. В сравнении с трилобитами эмбриональное развитие мечехвостов сильно эмбрионизовано. Обогащение их яиц желтком сопровождается нарастанием ядерно-плазменного напряжения и преобразованием тотального дробления в дробление поверхностное. Однако расхождение ритмов цитотомии и митозов не достигло тех пределов, при которых делящиеся ядра дробления преждевременно объединяются в синцитий. Постэмбриональное развитие мечехвостов носит характер эпиморфоза. Многократно линяя, личинки увеличиваются в размерах. Мечехвосты живут несколько лет и встречаются на мелководьях у атлантического побережья Америки и стран Юго-Восточной Азии, где являются объектом промысла. Судя по ископаемым остаткам, они обитали и у берегов Европы. Вероятно, многие из них вымерли в третичный период.

Глава 5

Класс Паукообразные,
или Арахниды — Arachnida

Арахнидами именуют всех наземных хелицерных. Их объединяет разделение тела на головогрудь (просому) и брюшко (опистосому), наличие хелицер, педипалпы и 4 пар ног. Отличия арахнид от первичноводных Chelicerata связываются с адаптациями к сухопутному образу жизни. К ним относятся превращение жаберных ножек в легкие или развитие трахей, консолидация тела и ног к перемещению по суше, переход к внешнему пищеварению, при котором в тело жертвы вводятся пищеварительные ферменты. Ротовые придатки приобрели характер челюстей, а у многих пауков на конце хелицер открываются протоки ядовитых желез, для усмирения жертв.

Современные паукообразные группируются по отрядам скорпионов (Scorpiones), кенений (Palpigradi), сольпуг или бихорок, называемых чаще фалангами (Solifugae), ложноскорпионов (Pseudoscorpiones), сенокосцев (Opiliones), Ричинулей (Ricinulei) и пауков (Aranei). В отношении телифонов (Telyphones, Uropygi), фринов (Amblypygi) и тартарид (Tartarides), объединяемых в жгутоногих (Pedipalpi), существуют разночтения. С особым вниманием обратимся к клещам (Acarina), относящимся к трем отдельным и далеким друг от друга отрядам. Одни из них тяготеют к фалангам, другие — к паукам, третьи — к сенокосцам. К арахнидам можно было бы причислить и морских ракоскорпионов, ввиду их явного сходства с современными наземными скорпионами (рис. 16: А). Головогрудь (просома) этих двухметровых чудовищ из палеозоя была покрыта щитом с простыми срединными и сложными боковыми глазами. Шесть пар конечностей просомы, в соответствии с набором ее сегментов, были дифференцированы на передние хелицеры, предназначенные для схватывания добычи; остальные, с жевательными выростами, обеспечивали измельчение пищи и передвижение. Из 12 сегментов брюшка 6 передних (мезосома) несли конечности, преобразованные в половые крышечки на восьмом сегменте и в жаберные лепестки на остальных, исключая девятый. Шесть задних сегментов тела (метасома), как и у современных скорпионов, были лишены придатков. Обитая на мелководьях, эвриптериды, вероятно, питались трилобитами и, возможно, выползали на сушу.

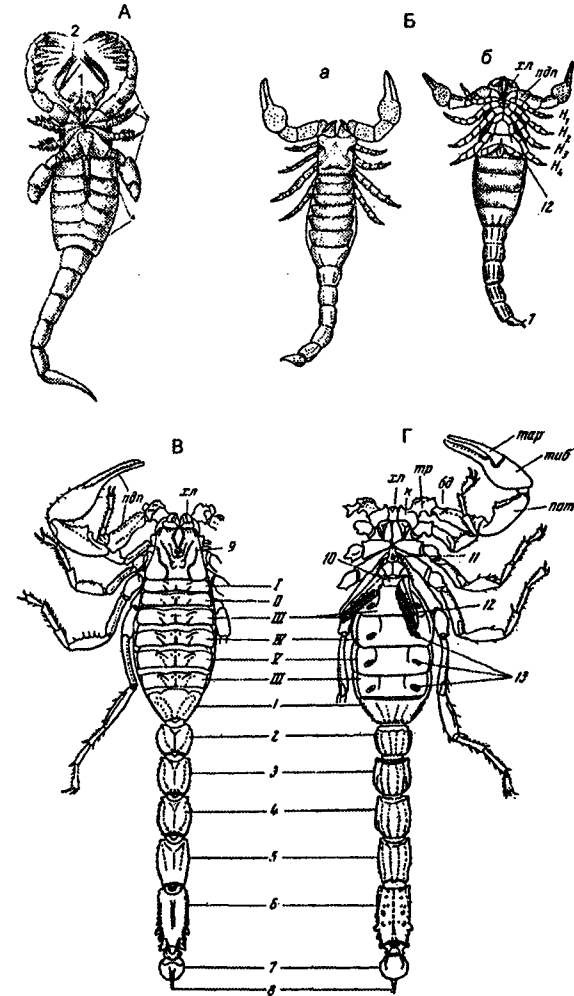


Рис. 16. Прimitивные Паукообразные (по Ланге, 1969 и Беклемишеву, 1964):

А — ракоскорпион *Mixopterus kiaeri* (длина тела 66 см, силур, реконструкция): 1 — хелицеры; 2 — педипальпы; 3 — ноги; 4 — жаберные крышечки; Б — силурийский *Palaeophonus nuncius*, со спинной стороны (а) и *P. caledonicus*, с брюшной стороны (б); H_1-H_4 — ноги; современный скорпион *Buthus eupeus*, самка: В — со спинной стороны; Г — с брюшной стороны: 1–6 — сегменты метасомы с 6-м анальным сегментом; 7 — подвижно сочлененный придаток тельсона; 8 — хвостовой шип; 9 — спинной щит (карапакс) просомы; 10 — стернит 9-го сегмента; 11 — грудина (стернум); 12 — гребневидный орган (9-й сегмент); 13 — легочные отверстия; I–VI — сегменты мезосомы, не включая прегенитальный; *bd* — бедро; *k* — тазик; *pat* — patella; *pdp* — педипальпы; *tar* — лапка и предлапка; *tib* — голень; *tr* — вертлуг; *xl* — хелицеры

Древнейшим известным скорпионом стал заостренноногий *Palaeophonus* (*Aroxyropodes*) из силура. Как и эвриптериды, он был обитателем прибрежных вод (рис. 16: Б). Его сходство с эвриптеридами настолько очевидно, что если бы не было современных наземных скорпионов и еще большего сходства с ними (рис. 16: В, Г), то его бы причислили к этому отряду хелицероных. К эвриптеридам и скорпионам близки телифоны (*Telyphones* или *Uropygi*), и вместе с ними их можно противопоставить на правах надотряда всем другим отрядам *Chelicerata*. Есть основания сомневаться в естественности этой сборной группы, формально объединяющей весьма разных хелицероных в их противопоставлении меростомовым. Можно выделить три группы отрядов, из которых одна тяготеет к скорпионам, вторая — к паукам, третья — к сольпугам. Примечательно, что вторая и третья группы различаются между собой по наличию оптически активного актинохитина либо только в покровах тела (*Actinoderma*), либо только в щетинках (*Actinochaeta*). Этим различием, выявленным при фазово-контрастном микрокопировании Ф. Гранжаном, сопутствуют и многие другие, быть может, еще более существенные. Таким образом, в пределах подтипа *Chelicerata*, наряду с *Merostomata*, выделяются еще три группы отрядов.

Общее число сегментов в различных отрядах наземных хелицероных различно, но ни в одном из них не достигает полного числа — 19 сегментов, свойственных скорпионам. У *Telyphones*, *Amblypygi*, *Schizopeltidia*, *Pseudoscorpionioidea* и *Arachnida* — по 18, у *Palpigradi*, *Solifugae* и *Opiliones* — 16, у *Ricinulei*, *Opilioacarina* и *Parasitiformes* — 15, наконец, у *Acariformes* — 13 сегментов. Таким образом, у *Acariformes* вся метасома полностью редуцирована. Мало того, у некоторых представителей последнего отряда в результате педоморфоза, или сохранения личиночных признаков у взрослой формы, число это уменьшается еще значительно, и, например, *Tydeidae* (подотряд *Prostigmata*) имеют всего 10 сегментов. Но и среди *Arachnida* 6 задних сегментов у взрослых хорошо выражены только в подотряде *Mesothelae* (сем. *Liphistiidae*) (рис. 17). У высших *Arachnida* 6 задних сегментов имеют неразвитые брюшные части. В целом у паукообразных проявляется тенденция к редукации сегментов метасомы, а у части акариформных клещей также еще и 1–3 сегментов мезосомы.

Наибольшее разнообразие отличает брюшко; его последние 6 сегментов (метасома) сохраняются только у скорпионов и, до некоторой степени, у телифонов. У жгутоногих и пауков в метасоме остается 5 сегментов; у сольпуг, кенений, сенокосцев и ричинулей — 4; у ложноскорпионов — 3, у примитивных клещей их 1 или 2, а у более специализированных исчезают и метасома, и несколько последних сегментов мезосомы (рис. 17: Д). У скорпионов сохранился наиболее полный набор

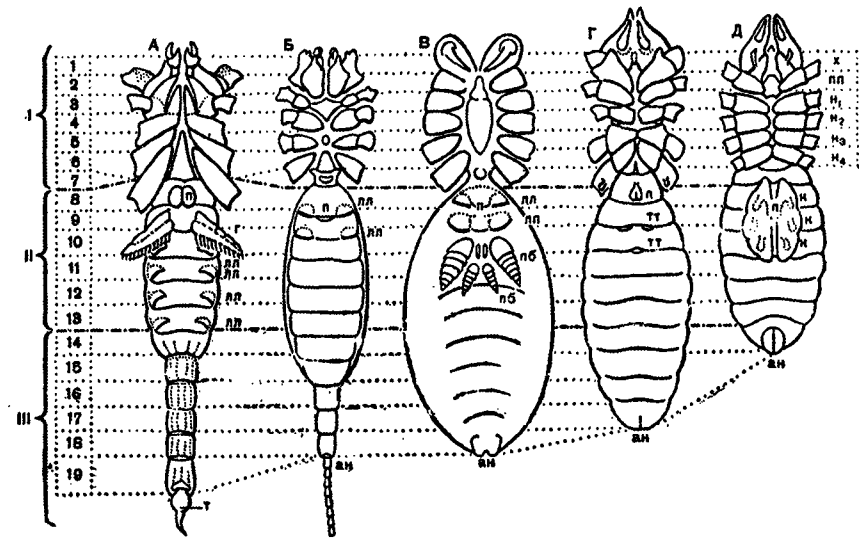


Рис. 17. Сегментарный состав тела и тагмозис паукообразных (с брюшной стороны) (по Ланге, 1969):

А — скорпион; Б — телифон; В — паук; Г — сольпуг; Д — примитивный акариформный клещ; I — просома; II — мезосома; III — метасома; 1–19 — сегменты тела; т — тельсон; лл — стигмы легких; тт — стигмы трахей; n — половое отверстие; z — гребневидные органы; пб — паутинные бородавки; к — коксальные органы; ан — анальное отверстие; х — хелицеры; pp — педипальпы; H₁–H₄ — ноги

видоизмененных конечностей мезосомы: половые крышечки на восьмом, гребневидные органы на девятом и четыре пары легких на 10–13 сегментах. У телифонов, фринов и четырехлегочных пауков по паре легких имеется на 8 и 9 сегментах; у тартарид и двулегочных пауков — пара легких на восьмом сегменте; на девятом вместо них формируются трахеи. Конечности 10 и 11 сегментов у пауков преобразованы в паутинные бородавки. Рудиментарными конечностями являются и коксальные выделительные органы — на 8–10 сегментах у кенений и низших клещей. Видимо, у этих мелких форм легких никогда не было.

Частичный анаморфоз, отмечаемый у эвриптерид, из наземных форм встречается только у *Acariformes*. Личинка *Pachygnathus dugesi* имеет 3 сегмента мезосомы и анальную лопасть, протонимфа — 4, дейтонимфа — 5 и, наконец, тритонимфа — уже 6. У *Tydeidae* анаморфоз выпадает, и они на всю жизнь сохраняют личиночное число сегментов (педоморфоз). Весьма своеобразна судьба 7-го сегмента, на границе между просомой и мезосомой. Только у мечехвоста *Limulus* он несет рудиментарные конечности. У всех других хелицероных он выражен в разной степени, но все-

гда слабее пограничных с ним, и всегда лишен конечностей. У *Palpigradi* он сужен в стебелек, соединяющий просому с мезосомой; у *Telyphones* и *Schizopeltidia* он частично слит с 8-м сегментом. У зародышей *Solifugae* этот сегмент хорошо выражен, но у взрослых сильно сокращен. У ложно-скорпионов и многих *Asariformes* от этого сегмента сохраняется только спинная пластинка, а у пауков за его счет образуется стебелек с собственным нервным узелком. У *Amblypygi* он очень мал, а у *Opiliones* и *Ricinulei* его, видимо, нет совсем. Среди *Parasitiformes* он отмечен только у эмбрионов, а у *Mesostigmata* сохраняется только часть принадлежащих ему щетинок. У наземных *Chelicerata* конечности просомы остаются ротовыми и локомоторными, конечности мезосомы — дыхательными.

У современных скорпионов в образовании предротовой полости участвуют педипальпы и 2 пары ног, у сенокосцев — педипальпы и I (редко II) пара ног, у большинства других — одни педипальпы. У *Palpigradi* ротовое отверстие обособлено от конечностей и возвышается на бугорке. Ротовой аппарат паукообразных обнаруживает замечательное разнообразие — почти в каждом отряде он построен по-своему. Для клещей разных отрядов характерна обособленная головка (гнатема), включающая переднюю часть головной лопасти и два сегмента — хелицер и педипальп. Она покрыта склеритом (тектумом), срастающимся в кольцо с краями тазиков педипальп, и тонкой мембраной подвижно сочленена с туловищем. Обычно гнатема втягивается в углубление (камеростом) и высовывается из него при приеме пищи. Под основаниями хелицер тазики педипальп соединяются эпистомом, несущим на переднем крае верхнюю губу, покрывающую дно ротовой полости, образованное выростом (гипостомом) тазиков педипальп. Их участие в образовании ротовых органов, несмотря на явные различия, характерно для всех паукообразных, в том числе и для клещей разных отрядов (рис. 18). Таким образом, число конечностей сегментов просомы, участвующих своими коксэндитами в принятии пищи, сокращается. Эту функцию дольше всех сохраняют педипальпы, но у *Palpigradi* выпадает и она. По всей вероятности, педипальпы принадлежат тому же сегменту, что и мандибулы насекомых. Среди других конечностей просомы у некоторых *Asariformes*, а именно у четырехногих клещей — *Tetrapoduli*, две вторые пары ног отсутствуют полностью.

Что касается конечностей мезосомы, то столь полного их набора, как у скорпионов, мы не находим ни в одном отряде паукообразных. Лишь у части *Opiliones* на 8-м сегменте имеются половые крышечки, а у *Arachnida* здесь располагаются отверстия легких, возможно, принадлежащих следующему, 9-му сегменту. Однако 10-й сегмент имеет конечности, преобразованные в первую пару паутинных бородавок. 9-й сегмент скорпионов, несущий гребневидные органы, у телифонов, фринов (*Amblypygi*), шизопельгидий и части *Aganepia* образует вторую пару легочных мешков

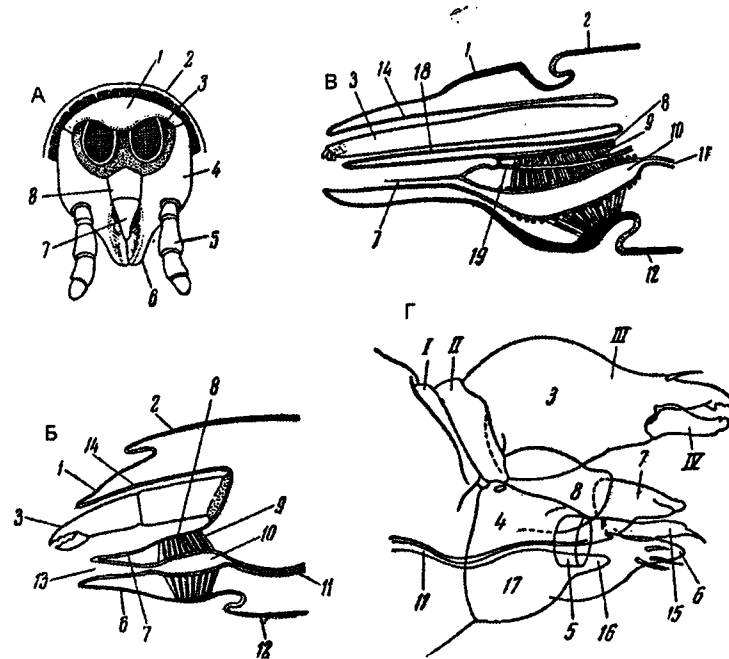


Рис. 18. Ротовые органы клещей (по Захваткину, 1953 и Беклемишеву, 1964):

А — схема головки (*capitulum*) *Parasitiformes*, хелицеры удалены; Б — продольный срез передней части тела паразитиформного клеща; В — ротовые органы у *Ixodoidea*; Г — ротовые органы у низших *Asariformes* (телоподиты педипальп срезаны; хелицеры свободные 4-члениковые): 1 — тектум; 2 — спинной щит (карапакс); 3 — хелицеры (и места их прикопления на рис. А); 4 — коксы; 5 — телоподиты педипальп; 6 — коксэндиты; 7 — верхняя губа; 8 — эпистом; 9 — дорзальная мышца — делататор глотки; 10 — глотка; 11 — пищевод; 12 — стернит III сегмента просомы (тритостернум); 13 — рот; 14 — верхняя стенка влагалища хелицер; 15 — придатки коксальных эндитов педипальп (максиллы); 16 — нижняя губа (вероятно, преобразованный стернит сегмента хелицер); 17 — дейтостернум (стернит сегмента педипальп); 18 — нижняя стенка влагалища хелицер; 19 — слюнный проток; I–IV — членики хелицер

или пару трахей. 10-й сегмент несет трахеи у лжескорпионов и фланг (бихорок) и 1-ю пару паутинных бородавок у пауков. 11-й сегмент также несет трахеи у лжескорпионов и бихорок и 2-ю пару паутинных бородавок у пауков. 12-й и 13-й сегменты, кроме как у скорпионов, придатков не имеют. Таким образом, из 6 пар конечной мезосомы у пауков остается 4 пары, у телифонов, фринов, шизопельгидий и, вероятно, лжескорпионов — 2 пары. У *Palpigradi*, *Ricinulei* и клещей разных отрядов такого рода конечности отсутствуют. Это не касается своеобразных вентральных органов, возможно, связанных с исчезнувшими конечностями.

Таким образом, тенденции к сокращению числа сегментов метасомы сопутствует редукция мезосоматических конечностей. Нередко в теле паукообразных выделяют не 3, а только 2 отдела — просому и опистосому, включающую все наличные сегменты и мезосомы, и метасомы. При этом регистрируются тенденции другого рода. Если у водных хелицеровых все сегменты просомы покрыты общим спинным щитком — *карапаксом*, то у наземных форм сохраняются отношения, близкие к состоянию трилобитов. Вместо сплошного щита, одевающего всю просому, у них имеется щиток — *пропельтидий*, покрывающий сегменты хелицер, педипальп и двух первых пар ног. У Palpigradi и Schizopeltidia за пропельтидием следуют две парные пластинки сегмента 3-й пары ног и *метапелтидий* 4-й пары ног. Вслед за ним идут свободные щитки сегментов опистосомы. Наряду с некоторыми вариациями такого рода у большинства паукообразных имеется сплошной щит, покрывающий всю просому, как у мечехвостов и эвриптерид. Что касается щитков сегментов мезосомы, они у большинства паукообразных сохраняют приуроченность отдельным сегментам или вообще исчезают.

У многих клещей все отделы тела полностью сливаются друг с другом, и следы метамерии сохраняются лишь у самых примитивных форм. Между тем, в процессе сегментации зародыша они прослеживаются вполне отчетливо и определенно, но эмбриональное развитие исследовано лишь у немногих видов. Введение метода хетологического анализа позволяет реконструировать расположение отдельных сегментов лишь по сопутствующим им наборам щетинок (хет). Столь глубокая редукция метамерии взрослых форм обычно сочетается с малыми размерами тела и малым количеством клеток, число которых нередко достигает постоянства (эвтелия). Все это сопровождается существенно меньшим числом клеточных делений (митозов), сокращением всех морфогенетических процессов и нередким среди клещей пedomорфозом.

§ 1. Определительная таблица паукообразных России

- 1 (14). Наряду с хелицерами и педипальпами имеется 4 пары ходильных ног.
- 2 (5). Хелицеры и педипальпы имеют вид клешней. Просома покрыта спинным щитом (карапаксом). Опистосома явственно расчленена на сегменты.
- 3 (4). Крупные, не менее нескольких сантиметров. Пять последних члеников брюшка сужены в виде хвоста (постабдомена), несущего на конце ядовитую железу с изогнутым крючком (рис. 16: В, Г).

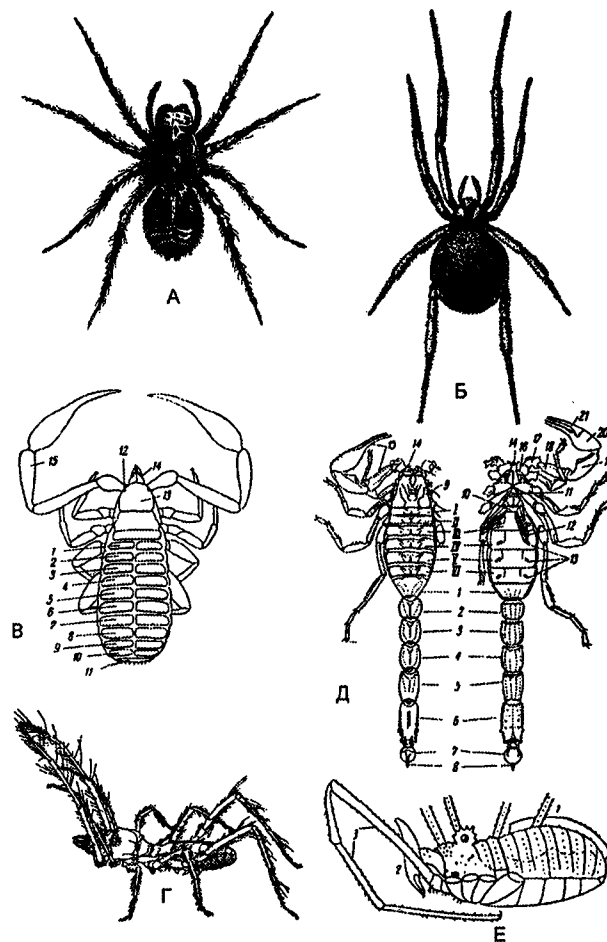


Рис. 19. Паукообразные (по Беклемишеву, 1958):

А — степной тарантул *Lycosa singoriensis*; Б — самка каракурта *Latrodectes tredecimguttatus*; В — ложноскорпион *Chelifera cancrivora* со спинной стороны: 1–11 — тергиты опистосомы; 12 — боковые глаза; 13 — пропельтидий карапакса; 14 — хелицеры; 15 — педипальпы; Г — фаланга *Galeodes sp.*; Д — скорпион *Buthus eupeus* со спинной и брюшной сторон: I–IV — сегменты мезосомы, не включая первый, рудиментарный; 1–6 — сегменты метасомы с 6-м анальным сегментом; 7 — придаток анального сегмента с ядовитой железой и шипом (8); 9 — спинной щит просомы — карапакс; 10 — стернит девятого сегмента; 11 — грудина; 12 — гребневидные органы — конечности девятого сегмента; 13 — легочные отверстия; 14 — хелицеры; 15 — педипальпы; 16 — тазик (кокка); 17 — вертлуг; 18 — бедро; 19 — пателла; 20 — голень; 21 — лапка (тарзус и претарзус); Е — сенокосец *Phalangium opilio*, самец с левого бока с тазиками и срезанными ногами: 1 — тергиты опистосомы; 2 — хелицеры; 3 — педипальпы

- Позади IV пары ног с брюшной стороны тела имеются гребневидные органы... Отряд *Scorpioles* — Скорпионы.
- 4 (3). Мелкие, менее сантиметра. Тело сзади закругленное, без постабдомена. Гребневидных органов нет (рис. 19: В)... Отряд *Pseudoscorpionoidea* — Ложноскорпионы.
- 5 (2). Педипальпы без клешней, щупальцевидные.
- 6 (9). Хелицеры клешневидные. Опистосома явно расчленена на сегменты.
- 7 (8). Крупные, обычно в несколько сантиметров, густо покрытые волосками и агрессивные. Крупные двучлениковые хелицеры, торчащие вперед, равны или больше пропельгия (рис. 19: Г)... Отряд *Soliphugae* — Фаланги или бихорхи.
- 8 (7). Тело компактное, менее 1 сантиметра, с длинными и тонкими ногами. Хелицеры не большие, трехчлениковые (рис. 19: Е)... Отряд *Opiliones* — Сенокосцы.
- 9 (6). Опистосома внешне не сегментирована.
- 10 (11). Опистосома соединена с просомой тонким стебельком. Близ заднего конца брюшка имеются паутинные бородавки. Крючковидные хелицеры двучлениковые (рис. 19: А, Б)... Отряд *Araneae* — Пауки.
- 11 (10). Опистосома не отделена от просомы перехватом, часто слита с нею. Паутинных бородавок нет.
- 12 (13). Преобладает арахноидный тип тагмозиса, или обособлена только гнатосома. Имеются хорошо заметные дыхальца на уровне II или III пары ног, или позади IV пары ног (рис. 3: Е; рис. 55)... Отряд *Parasitiformes* — Паразитиформные клещи.
- 13 (12). Преобладает акароидный тип тагмозиса и рагоидный или триреоидный у примитивных форм. Дыхалец нет совсем или они расположены на хелицерах и плохо заметны (рис. 1: А; рис. 3: В; рис. 6: А, В, Г; рис. 29)... Отряд *Acariformes* — Акариформные клещи.
- 14 (1). Наряду с хелицерами и педипальпами имеется 3 пары ходильных ног (или только 2 пары у микроскопических Четырехногих клещей — *Tetrapodili*) (рис. 3: Е; рис. 55)... Личинки клещей (отряды *Parasitiformes* и *Acariformes*).

§ 2. Положение клещей в системе класса паукообразных

Многие из возможных предков клещей были крупными существами, населявшими моря кембрия и силура. Клещи, найденные в отложениях девона, уже были очень мелкими еще до образования почвенного

покрова. Возможно, они населяли плавающие в болотах маты из сплетения мхов и водорослей. Они измельчали, и многие формы, известные в ископаемом состоянии, дожили до наших дней. Для мелких клещей важным диагностическим признаком становится число и расположение мельчайших щетинок на теле, их размеры и форма. Хетологический анализ (хета — щетинка) становится важнейшим инструментом различения близких видов. Его значение возрастает, когда теряются границы сегментов тела, но сохраняются наборы соответствующих им хет. Определение клещей требует навыков микроскопии — световой и электронной. Под электронным микроскопом различимы мельчайшие структуры покровов тела. Наряду с навыками хетологического анализа эти приемы микроскопирования позволяют достичь пределов разрешающих способностей видовой диагностики. Необходимость в них возникает в трудных случаях, при описании новых видов, число которых во много раз больше, чем уже известных, описанных акарологами.

Клещи, объединенные в отряд *Acariformes*, вошли в состав надотряда *Actinochaeta* вместе с *Palpigradi*, *Solifugae*, *Tartarides* и *Chelonethi* (*Pseudoscorpiones*). Клещи *Parasitiformes* — в надотряд *Actinoderma* вместе с *Phrynidies* (*Amblypygi*), *Araneae*, *Ricinulei*, *Opiliones* и вымершими *Anthracomarti*. Немногие виды клещей-сенкоосцев (*Opilioacarina*, или *Notastigmata*) обнаружили замечательное сходство с отрядом *Opiliones* и, на этом основании были включены в этот надотрядный комплекс. Таким образом, было показано, что все мелкие хелицеровые, ранее считавшиеся одной группой клещей, (*Acar*) тяготеют к разным отрядам класса, представители которых заметно крупнее. Некоторые из них достигали двух метров.

В отношении *Acariformes* была расшифрована метамерная основа организации хлебных (*Tyroglyphoidea*), панцирных (*Oribatei*) и других клещей этого отряда. При этом оказалось, что их возрастные различия в наборе щетинок (хет), отмеченные еще Ф. Гранжаном (*Grandjean*, 1934–1937 — по Захваткину, 1953), определяются анаморфозом, при котором по мере развития личинки появляются новые сегменты тела. Этот способ постэмбриональных превращений был особенно характерен для трилобитов. Вместе с тем было показано, что господствующий в этом отряде характер разделения тела на сегментарные комплексы (тагмы) соответствует состоянию трилобитов и противопоставляется состоянию пауков и другому отряду клещеобразных — *Parasitiformes*. Трилобитоидному тагмозису первых был противопоставлен арахноидный тагмозис вторых. Кроме того, оказалось, что шестиногие личинки тех и других имеют разную природу. У *Acariformes* вылупляющаяся из яйца личинка после линьки прибавляет новый сегмент тела и 4-ю пару ног. У *Parasitiformes* 4-я пара ног закладывается еще в эмбриональном развитии, но перед вылуплением из яйца личинки остается под ее покровами. Личинка вылупляется шестиногой,

но при следующей линьке разворачивает уже сформированную 4-ю пару ног. У клещей этого отряда нет анаморфоза, нет появления новых сегментов тела, как у Acariformes. Это принципиальное различие двух отрядов клещеобразных хелицерных. Эмбриональное развитие клещей лишь затронуто изучением. Имеются фрагментарные описания отдельных аспектов эмбриогенеза нескольких видов.

С особой тщательностью А. А. Захваткин проанализировал состояние хлебных клещей — тироглифид (Sarcoptiformes, Tyroglyphoidea или Acaroidea когорты Acaridia) отряда Acariformes. Строение их ротовых органов сводится к состоянию панцирных клещей — орибатид (Oribatei) — за счет редукции некоторых структур и развития собственного своеобразия. При этом вскрывается важная особенность — ротовые органы хлебных клещей соответствуют органам ранних стадий развития орибатид — их личинкам и первым нимфам. Они склеротизированы гораздо слабее, чем у взрослых и специализированных панцирных клещей. Этот вывод касается и других признаков организации тироглифид (щетинок и щелевидных органов, вооружения ног и развития на них коготков, хелицер, покровов тела и др.). Организация половозрелых тироглифид соответствует онтогенетическому уровню дейтонимф других сравниваемых с ними акариформных клещей, кроме анального сегмента. Она совпадает с их собственным гипопусом — с тритонимфой, специально предназначенной к перенесению неблагоприятных условий и к расселению. Иными словами, взрослые тироглифиды имеют неотенические признаки, что отличает их от орибатид и является результатом радикальных перестроек онтогенеза. В сравнении с ними взрослые орибатиды представляются имагинизированными. Их структуры претерпели избыточное развитие признаков взрослой фазы, которая представляется новообразованием в сравнении с другими фазами развития. Подобно имаго насекомых, эта фаза возникает как генеративно-расселительная; в ряде случаев — путем метаморфоза. Эти клещи называются панцирными именно потому, что закованы в плотный и жесткий панцирь.

Итак, клещи — мелкие и микроскопические членистоногие (0,02–13 мм, очень редко до 30 мм) с 4 парами ног (редко с 2 парами) и нерасчлененным на сегменты телом. Немногие, как и пауки, имеют разделенными головогрудь и брюшко. Следы первичной сегментации сохраняются лишь у самых примитивных Acariformes и Opilioacarina (Notostigmata). У некоторых *Tarsonemidae* задняя часть тела выглядит расчлененной, но их сегментация, вероятно, вторична. Наличие хелицер и педипальп определяет принадлежность клещей подтипу хелицерных, наряду с мечехвостами, скорпионами и другими паукообразными. Парные хелицеры, обычно имеющие вид клешней, располагаются впереди на лишенной усиков передней части тела. Педипальпы (ногощупальца) расположены вслед за ними, а их

основные членики образуют предротовую полость и, сливаясь друг с другом, — комплекс ротовых органов (головку или гнатеу). Многие клещи имеют простые глаза — парные или только один, срединный. Лишенные глаз обладают пигментными пятнами или общей кожной светочувствительностью.

Распространенные повсеместно, но особенно обильные в почве, они дышат всей поверхностью тела или посредством трахей. Клещи раздельнополы и обычно с обоеполым размножением. Половой диморфизм многих видов хорошо выражен. Нередки различные формы партеногенеза. У некоторых видов самцы вообще не известны. Наряду с яйцекладущими встречаются живородящие. Вылупляющиеся из яйца и новорожденные личинки имеют 3 пары ног и приобретают 4-ю пару после линьки.

Первая группа клещей — Acariformes — тяготеет к фалангам (Solifugae) и жгутоногим (Palpigradi). Вторая — к паукам (Aranei). Первые отличаются трилобитоидным и рагоидным типом тагмозиса в противопоставлении головного блока сегментов (протеросомы) туловищным сегментам (гнатосоме). Выявить сегменты и их блоки стало возможным при использовании хетологического анализа. Тщательный анализ распределения щетинок (хет) на покровах тела клещей, их наборов и регулярности в повторении наборов засвидетельствовал наличие сохранившейся метамерии при слиянии сегментов друг с другом. В эмбриональном развитии сегменты, отмеченные мезодермальными сомитами, проявляются вполне отчетливо. К концу развития границы между ними обычно сглаживаются и исчезают. В исходном, метамерном, распределении щетинок тела угадывается их приуроченность к отдельным, слившимся позднее сегментам. При развитии вылупившейся из яйца личинки с тремя парами ног после линьки появляются еще одна пара ног и соответствующие наборы щетинок на теле. По сути дела, появляется еще один сегмент, что соответствует характерному для членистоногих анаморфозу. Например, у некоторых многоножек, вылупляющихся из яйца с неполным набором сегментов тела, с каждой последующей линькой образуется новый сегмент тела. Этот анаморфоз продолжается вплоть до наступления половой зрелости. Анаморфоз отличал трилобитов и в наиболее полной форме сохранился у низших ракообразных.

Вторая группа обнаруживает арахноидный тип тагмозиса в разделении тела на головогрудь (просому) и брюшко (опистосому). Просома обычно образована цельным головогрудным щитом (карапаксом) за счет слияния всех ее тергитов с предротовой лопастью (акроном) и, отчасти, прегенитального сегмента. У развивающихся эмбрионов этой группы клещей формируется 4 пары ног, но последняя, четвертая, пара позднее вворачивается внутрь тела. Таким образом, из яйца вылупляется вторично шестиногая личинка.

§ 3. Надотряд Holactinochitinosi

3.1. Отряд Скорпионы — Scorpiones

Формы, близкие современным, известны из каменноугольных отложений. Это средних размеров или крупные (5–19 см, редко до 20 см) скорпионы с короткими, крепкими хелицерами, длинными педипальпами и гибкой сегментированной метасомой. Метасома заканчивается вздутым члеником с ядовитой железой и кривым, острым жалом. Они близки общему прототипу всех хелицеровых в разделении тела на 6-сегментные просому, мезосому и метасому. На цельном головогрудном щите имеется пара срединных глаз и до 5 пар более мелких, боковых. На тазиках

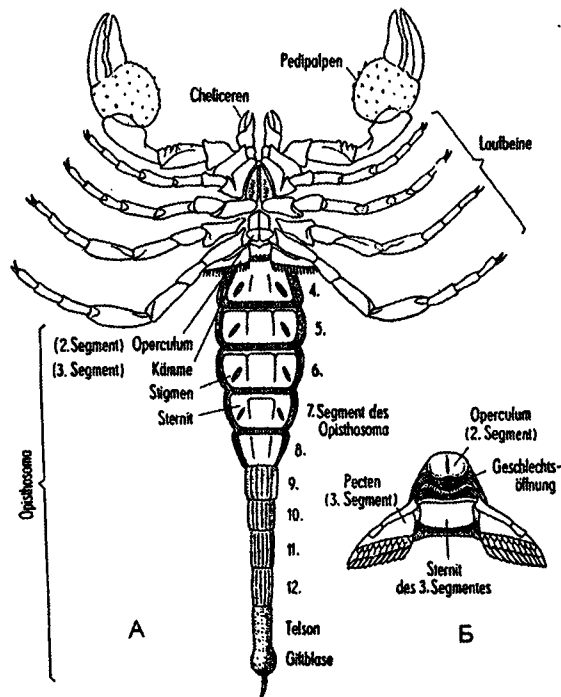


Рис. 20. Скорпион *Pandinus* sp. (по Hennig, 1968):

А — с брюшной стороны: Cheliceren — хелицеры; Pedipalpen — педипальпы; Laufbeine — ноги; 7. Segment des Opisthosoma — 7 сегмент опистосомы; Telson — тельсон; Giftblase — ядовитый пузырек; Sternit — стернит; Stigmen — стигмы; (3. Segment) Kämme — 3-й сегмент опистосомы с гребешками; (2. Segment) Operculum — 2-й сегмент опистосомы с колючками; Б — сильно увеличенные 2 и 3 сегменты опистосомы: Geschlechtsöffnung — половое отверстие; Pecten (3. Segment) — гребневидный орган 3 сегмента опистосомы; Sternit des 3. Segmentes — стернит 3 сегмента

педипальп и двух передних пар ног сохранились жевательные выросты. Предполовой (7-й) сегмент редуцирован, и брюшко примыкает к голове груди широким основанием (рис. 16: В, Г; рис. 19: Д; рис. 20).

Скорпионы обитают в странах с теплым климатом, вплоть до пустынь. Некоторые предпочитают высокогорья и влажный климат. Днем они прячутся в укрытиях и активны по ночам. Живая добыча, пойманная клешнями педипальп, подносится к хелицерам. Если она сопротивляется, скорпион жалит и умерщвляет ее. В его обычный рацион входят пауки, многоножки, мелкие ящерицы и мышата. При совместном содержании в банке возможен каннибализм. Может длительно голодать и обходиться без воды. Спариванию предшествует брачный ритуал, в котором оба партнера сцепливаются клешнями и ходят много часов вместе, подняв гибкие метасомы. Оплодотворение сперматофорное, сопровождаемое заклеиванием полового отверстия самки вязкой массой. Возможно, что в спаривании принимают участие гребневидные органы — они оттопыриваются и трепещут. Многие скорпионы живородящие, реже откладывают яйца на ранних стадиях эмбриогенеза.

Формирование яиц в яичнике происходит при участии фолликулярных клеток. Обычно начавшие развиваться зародыши выходят из фолликула в просвет яичника; реже они остаются в нем до конца эмбриогенеза. В первом случае яйца очень богаты желтком и, существуя за его счет, эмбрионы вынашиваются в теле матери. Во втором — яйца мелкие, бедные желтком и нуждаются в приспособлениях, связывающих их с материнским организмом. Крупные (до 2 мм) яйца первого типа переходят к дискоидальному дроблению (рис. 21: I). При первых трех делениях дробления формируется 8 клеток — бластомеров. Начиная с 4-го деления, дробление становится асинхронным и неравномерным. Иногда, на более поздних стадиях, бластомеры образуют две группы клеток на поверхности желточной массы. Из них развиваются двойники или сдвоенные уродцы (рис. 21: II). В конце концов образуется однослойный бластодиск. Затем в его центре клетки делятся параллельно поверхности, и бластодиск становится многослойным; на его заднем крае выделяются клетки полового зачатка, погружающиеся вглубь (рис. 21: III). По аналогии с дискоидальным дроблением яиц птиц полагают, что все эти события сосредоточены на анимальном полюсе яйца скорпиона. Между тем у всех исследованных в этом отношении членистоногих они приурочены к вегетативному полюсу. Это связывается с тем, что их зародыш нарастает на желточную массу спинным краем, а не брюшным, как у позвоночных и других Вторичноротых животных (*Deuterostomia*).

Часть клеток многослойного бластодиска мигрирует в желток. Над ними различаются плоские клетки энтодермы. Позднее обособляются мезодермальные клетки; оставшиеся на периферии становятся эктодер-

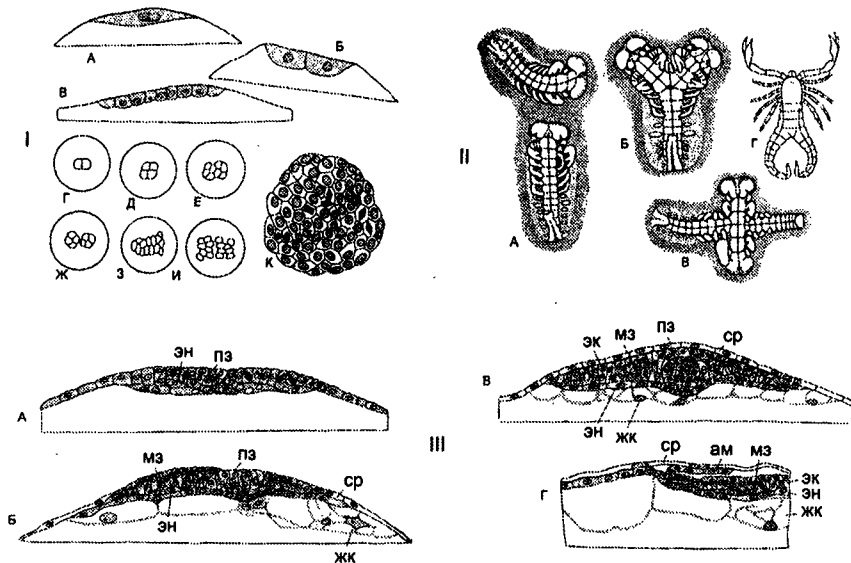


Рис. 21. Эмбриональное развитие скорпионов:

I — Эмбриональное развитие скорпиона *Euscorpium carpathicus* (по Brauer из [Иванова-Казас, 1979, рис. 34: А-К. С. 57]): Последовательные стадии дискоидального дробления (А-К): А-В — на срезах, Г-И — на полюсе яйца, К — формирование бластодиска; II — Нарушения эмбриогенеза *E. carpathicus* (по Brauer из [Иванова-Казас, 1979, рис. 42. С. 66]); III — Последовательные стадии образования зародышевых листков и оболочек у *Euscorpium carpathicus* (из О. М. Ивановой-Казас, 1979): ам — амнион; жк — желточные клетки; мз — мезодерма; пз — половой зачаток; ср — сероза; эк — эктодерма; эн — энтодерма

мой. Тем временем начинается формирование зародышевых оболочек (рис. 21: III, Г). По краю бластодиска у *Androctonus ornatus* образуется складка, нарастающая на него. Смыкаясь над бластодиском, она образует амнион и серозу. У *Buthus quinquestriatus* бластодиск вдавливается в желток и зародышевые оболочки нарастают только с его переднего края. У *Euscorpium* периферическая часть бластодиска отделяется от центральной и нарастает на нее как сероза. Амнион образуется позже, при сгибании краев бластодиска. В это время зародыш выходит из фолликула в просвет яичника. Бластодиск разрастается назад, принимая вид зародышевой полоски, приступающей к сегментации (рис. 22: А-Г). Сначала обособляется сегмент педипальп. Затем один за другим выделяются сегменты, лежащие позади него, и только после оформления VI сегмента появляется борозда, отделяющая предротовую часть зародыша от сегмента хелицер. Все эти сегменты остаются распластанными на желтке, тогда как форми-

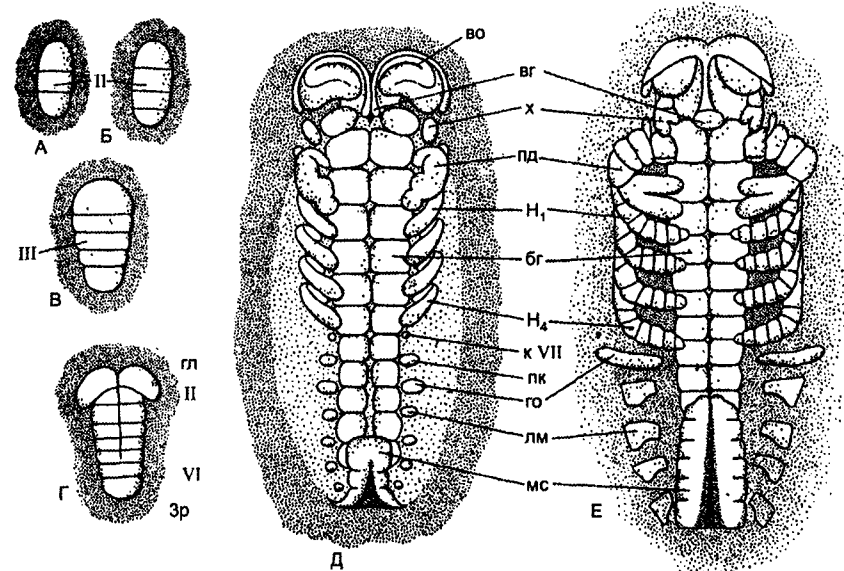


Рис. 22. Формирование зародышевой полоски и ее сегментация у *Euscorpium carpathicus* (по Ивановой-Казас, 1979):

А-Г — последовательное выделение сегментов тела; Д, Е — оформление зародыша и дифференциация придатков: бг — брюшные ганглии; вг — верхняя губа; во — вентральные органы церебрального ганглия; гл — головные лопасти; го — гребневидные органы; зр — зона роста; к VII — зачаточные конечности седьмого сегмента; лм — зачатки легочных мешков; мс — метасома; Н₁-Н₄ — ноги; пк — половые крышечки; пд — педипальпы; х — хелицеры; римские цифры — номера сегментов

рующиеся сегменты метасомы смыкаются над ним. Они не принимают участия в последующем обрастании желтка, оставаясь загнутыми вперед (рис. 22: Д). Затем, на всех сегментах, кроме метасомы, появляются зачатки конечностей. Даже на позднее исчезающем VII (прегенитальном) сегменте развиваются характерные бугорки. Формирующиеся конечности мезосомы преобразуются в половые крышечки, гребневидные органы и 4 пары легочных мешков (рис. 21: Е). Сегменты просомы и мезосомы нарастают на желток и позднее смыкаются над ним спинным краем. Амнион и сероза, облекающие зародыша двойным слоем, сбрасываются только при вылуплении из яйца.

Развитие у скорпионов разных форм живорождения связывается с формированием мелких яиц (от 40 до 120 микронов), почти лишенных запасов желтка. Его отсутствие компенсируется развитием приспособлений для питания зародыша. Псевдоплацентарный аппарат *Lychas tricari-*

natus имеет вид трубки, отходящей от формирующейся средней кишки. Выходя со спинной стороны зародыша, она вырастает в стенку матки. Вероятно, этот аппарат формируется самим зародышем. У других видов имеются иные приспособления и связи с организмом матери, но настоящей плаценты у скорпионов, видимо, нет. У *Heterometrus scaber* дробление яиц начинается как полное и равномерное, но вскоре становится асинхронным и неправильным. В результате формируется стерробластула с временной полостью. Затем иммигрирующие с одного полюса клетки заполняют ее и становятся мезэнтодермой, а оставшиеся на периферии принимают функции эктодермы. У многих живородящих скорпионов зародышевые оболочки не формируются, но у *Heterometrus* одна из них образуется за счет редукционных телец, как трофамнион у паразитических насекомых. Ее сменяет вторая оболочка, развивающаяся за счет фолликулярного эпителия яичника. После выделения мезэнтодермы зародыш приобретает овальную форму. Полость, формирующаяся в его передней части, заполняется вворачивающейся передней кишкой (стомодеумом) и оттесняет мезэнтодерму назад. Из ее клеток формируется эпителий средней кишки. Тем временем оставшиеся клетки мезодермы распределяются в две ленты и распадаются на сегменты в строгой последовательности спереди назад. По мере развития зародыш сильно увеличивается в размерах и на формирующихся сегментах в той же последовательности появляются зачатки конечностей. Первыми появляются хелицеры. У *Heterometrus*, *Scorpio* и *Urodactus* на сегментах мезо- и метасомы появляются впячивания гиподермы, не имеющие аналогов у других исследованных видов. К концу развития они исчезают. Сформированный зародыш многих видов сохраняет загнутость метасомы на брюшную сторону, но у *Heterometrus* она отгибается на спинную сторону, что, видимо, связано с отсутствием желтка и необходимости в его обрастании. Особенностью эмбрионального развития скорпионов является развитие зародышевых оболочек. Среди первичноротых животных (*Protostomia*) они имеются только у насекомых. Эмбриональное развитие скорпионов длится от 5 до 18 месяцев. Новорожденные скорпионы облечены эмбриональной кутикулой. Они сбрасывают ее и заползают на самку, проводя на ней 7–10 дней. Все это время они не питаются, расходуя остатки эмбрионального желтка. Они линяют на теле самки, затем переходят к самостоятельному поиску пищи. Через год-полтора, испытав 7 линек, скорпион достигает половой зрелости и живет еще несколько лет.

Укол скорпиона действует на мелких беспозвоночных мгновенно. Крупные многоножки и насекомые гибнут не сразу, некоторые малочувствительны к его яду. Для человека укол скорпиона обычно не смертелен, но имеет тяжелые последствия. Крупные тропические виды более опасны, особенно для детей. В Закавказье, Нижнем Поволжье и по всей Средней

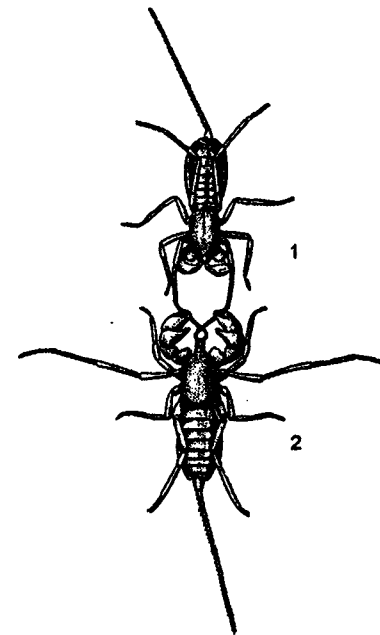


Рис. 23. Спаривающиеся телифоны *Thelyphonus septarius* (по Ланге, 1969):

1 — самец; 2 — самка

Азии обычен пестрый скорпион (*Buthus eupeus*); в Крыму — крымский скорпион (*Euscorpheus tauricus*); в Западном Закавказье встречается мингрельский скорпион (*E. mingrelicus*), реже — более крупный (до 55 мм) итальянский скорпион (*E. italicus*). Всего известно около 600 видов этих хелицероных.

3.2. Отряд Телифоны — Uropygi

Крупные (до 75 мм) и средних размеров телифоны несколько напоминают скорпионов, но отличаются от них очень мощными, хватательными педипальпами. Их заостренные членики чередуются таким образом, что каждая пара образует свои клешни, наряду с основными, на самом конце. Кроме того, метасома, состоящая из трех члеников (с 16-го по 18-й), заканчивается длинной членистой нитью, а передние ноги особенно длинны, выполняя роль усиков (рис. 23). Дополнительное своеобразие облику телифонов придает цельный щит, покрывающий голову и в котором размещены парные медиальные глаза и боковые из трех пар.

Обитая в теплых странах, где жарко и сыро, они скрываются в полумраке тропического леса, под камнями и упавшими стволами деревьев. Некоторые виды встречаются в муравейниках или в вырытых ими глубоких норках, где проводят засушливое время года. Телифоны — ночные хищники и особенно активны в период дождей. Передвигаясь на трех парах ног, выставив вперед передние ноги и мощные педипальпы, они ими ощупывают все вокруг, как слепые. Обычно они питаются насекомыми, многоножками, червями; некоторые нападают на лягушек, схватывая их педипальпами. Вместе с тем телифоны очень пугливы и осторожны, но крайне агрессивны к своим собратьям. Посаженные вместе они калечат друг друга. Своеобразным средством защиты служат едкие выделения анальных желез. Спасаясь от преследователей, телифон задирает хвостовую нить вверх и с силой выбрызгивает струю, мелкие капли которой рассеиваются туманным облачком. Секрет пахнет хлором и содержит муравьиную и уксусную кислоты. Он раздражает слизистые оболочки млекопитающих и особенно опасен для глаз. При содержании этих причудливых паукообразных в неволе следует это учитывать.

По биологии размножения телифоны напоминают скорпионов. Брачный ритуал включает длительную совместную прогулку, но самец удерживая хелицерами перекрещенные передние ноги самки, пятясь, увлекает ее за собой. Оплодотворенная самка роет глубокую норку с камерой для яиц на ее дне и остается с ними для охраны на несколько недель. Яйца в клейкой массе размещаются под половым отверстием самки. Вылупляющиеся из яйца личинки, как и у скорпионов, малоподвижны и не питаются сами, оставаясь под брюшком матери. Испытав две линьки, они выбираются из норки и приступают к самостоятельной охоте. Половая зрелость наступает на третий год, после ряда линек, сопровождаемых ростом. Известно около 70 видов телифонов, главным образом в Центральной Америке и на Малайском архипелаге. На острове Ява обычен мелкий (до 30 мм) телифон хвостатый (*Thelyphonus caudatus*); в Юго-Восточной Азии и в Уссурийском крае — телифон амурский (*T. amurensis*). Крупные виды рода *Mastigoproctus* встречаются в Мексике и Бразилии. Их нет в Африке и Австралии, но здесь могут быть виды, завезенные из других мест.

§ 4. Надотряд Actinochaeta

4.1. Отряд Кенении, или Щупальцеходные — Palpigradi

Среди паукообразных небольшой отряд кенений включает мелких (0,5–2 мм) и своеобразных обитателей почвенных скважин. В некоторых отношениях они близки телифонам и сальпугам, но более примитивны. Их тело сохранило исходное расчленение (рис. 24).

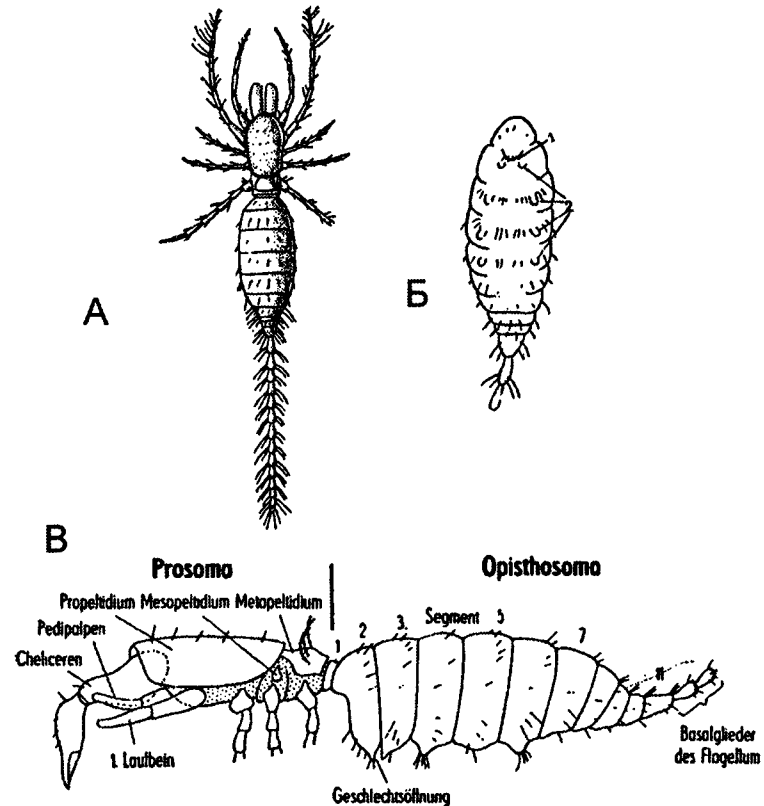


Рис. 24. Кенении (по Лаиге, 1969 и Hennig, 1968):

A — *Koenenia mirabilis*, общий вид; Б — *Koenenia wheeleri*, брюшко снизу; 1 — половое отверстие; 2 — коксальные органы; В — *Koenenia mirabilis*, сбоку: 1. Laufbein — первая ножка; Geschlechtsöffnung — половое отверстие; Basalglieder des Flagellum — основные членики жгута

Сегменты хелицер, педипальп и двух первых пар ног имеют разделенные тергиты. Расчленена и грудина (стернум). Щиток, покрывающий тело сверху, разделен на две пластины между третьей и четвертой парой ног. Веретеновидное брюшко состоит из 12 сегментов, причем они постепенно уменьшаются к заднему концу тела, заканчивающегося длинной гибкой членистой нитью. Седьмой (предполовой) сегмент хорошо развит. Тонкие длинные педипальпы похожи на ножки и участвуют в передвижении, но жевательных отростков не имеют. Ротовое отверстие расположено на конце соска между основаниями хелицер. Туловище и все его придатки густо покрыты осязательными волосками. Кенении не имеют

специализированных органов дыхания. Газообмен осуществляется всей поверхностью тела, и лишь у некоторых видов появляются зачатки трахей. Коксальные органы в полном наборе представляют преобразованные конечности. В этом отношении они несколько напоминают акариформных клещей. Не имея органов зрения, они избегают освещенных мест, стремясь в тень и вглубь почвы. Они могут высасывать яйца мелких членистоногих. Самки кенений откладывают яйца многократно, но по одному. Вылупляющиеся личинки по своим пропорциям похожи на взрослых, и преобразования от возраста к возрасту ограничиваются пополнением набора волосков (хет). Описано около 80 видов этих существ, распространенных всюду, но особенно в странах с теплым и влажным климатом. Изредка и случайно они попадают в грузах, транспортируемых из тропиков. Не исключена вероятность обнаружения этих, мало изученных паукообразных, в южных районах России.

4.2. Отряд Сольпуги — Solifugae

Сольпуги, называемые также фалангами или бихорхами, достигают 5–7 см, реже только 1–1,5 см. Их крупные со вздутыми члениками хелицеры и тело, покрытое длинными щетинками и волосками, выглядят устрашающе (рис. 19: Г; рис. 25). Скорость бега, молниеносность бросков и прыжков изобличают агрессивного хищника, не брезгующего и быстрыми ящерицами, и птенцами, и медлительными скорпионами. Они могут, напрыгивая на человека, прокусить кожу, но, вопреки распространенному мнению, не ядовиты. В жарких пустынных районах они особенно активны по ночам и привлекаются светом вместе с ночными насекомыми. Есть виды охотящиеся днем и, вопреки своему названию (solifugae — избегающие солнца), явно солнцелюбивые. Вместе с тем они исключительно прожорливы.

Передняя часть головогруды с хелицерами, педипальпами и передними ногами, покрыта щитом. На его переднем краю хорошо заметен

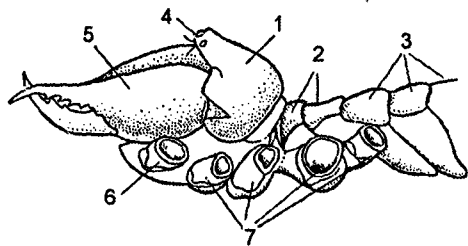


Рис. 25. Передняя часть тела сольпуги (по Ланге, 1969):

1 — головной щит; 2 — сегменты третьей и четвертой пары ног; 3 — сегменты брюшка; 4 — глаза; 5 — хелицеры; 6 — основания педипальп; 7 — основания ног

бугорок с парой выпуклых глаз; боковые глаза недоразвиты. Грозные клешни хелицер раскрываются вертикально; их пальцы вооружены крепкими зубцами. Крупные педипальпы похожи на ноги, но вместо коготков имеют мягкий осязательный палец. Их функции разнообразны: от соучастия в передвижении до соучастия в схватке. Ими же самец удерживает самку при спаривании. Задние ноги наиболее длинные и крепкие со своеобразными привесками на тазаках и расчлененных вертлугах. Функции этих органов не известны, но они покрыты чувствительными волосками. Крупное, веретеновидное брюшко расчленено на 10 сегментов. На первом имеется полая щель, прикрытая створками.

Сольпуги имеют хорошо развитую трахейную систему с парными дыхальцами у заднего края второго и третьего сегментов. Оплодотворенная самка откладывает до 200 яиц в норку. Эмбриональное развитие начинается в ее теле, и вылупление маленьких сольпуг происходит вскоре после их откладки. Самка заботливо охраняет развивающихся потомков и, возможно, доставляет им пищу. Зимой они обычно находятся в спячке. Всего известно более 600 видов этих паукообразных, преобладающих в Старом Свете. В Южной и Северной Америке встречаются немногие эндемичные виды. У нас они обычны в Южном Поволжье, на Кавказе, близ границ со среднеазиатскими республиками. Небольшая светло-золотистая и светолюбивая *Paragaleodes heliophilus* встречается в наших южных степях.

4.3. Отряд Тартариды, или Схизопелтидии — Tartarides (Schizopeltidia)

Несколько десятков видов этих мелких тропических (2–7 мм) арахнидов обитают в почве, под камнями и в скоплениях растительных остатков. Они очень влаголюбивы и активны во время дождя. Вероятно, их пищу составляют мелкие насекомые и другие беспозвоночные. Они лишены глаз и отличаются разделенным головогрудным щитом, причем пятый и шестой сегменты имеют свои собственные щитки. У них своеобразные педипальпы с крючковидными члениками и без клешней. Вытянутые вперед передние ноги, тонкие и длинные, играют роль антенн и не участвуют в локомоции. Веретеновидное брюшко продолжается коротким постабдоменом (рис. 26).

Перед откладкой яиц самка копает глубокую (до 15 см) норку, покрывая ее стенки сцементированными частичками почвы. Здесь она

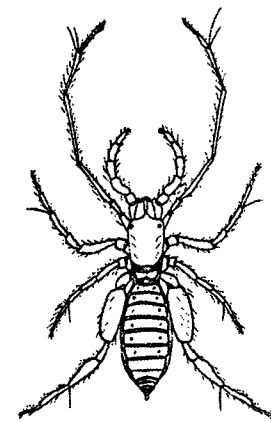


Рис. 26. Тартарида (по Bronns, 1935)

откладывает несколько яиц, прикрепляя их под вертикально приподнятом брюшком. В этой своеобразной позе она пребывает до вылупления из них личинок. Онтогенез и жизненный цикл не изучены. В экваториальном поясе обычны виды родов *Schizomus* и *Trithyreus*.

4.4. Отряд Ложноскорпионы — Pseudoscorpiones (Chelonethi)

Мелкие (2–3 мм, редко до 7 мм) паукообразные с клешневидными, как у скорпионов, педипальпами. Ими они схватывают добычу. Головогрудь, покрытая щитом, несет по бокам 1–2 пары простых глаз и внешне не сегментирована (рис. 27: А). Лишь сегмент четвертой пары ног отделен бороздой. Широкое, закругленное брюшко из 11 сегментов несет по сегментно расположенные щитки тергитов. Предполовой (7-й) сегмент, соединяющий головогрудь с брюшком, вполне развит. Маленькие хелицеры с гребневидными внутренними краями несут протоки паутинных желез. Все 4 пары ног служат для передвижения. Лапки с парой коготков и присоской позволяют ложноскорпионам удерживаться на гладкой поверхности. Они медлительны, но потревоженные убегают, как крабы, боковым ходом. Наружный половой аппарат сложно устроен для прихот-

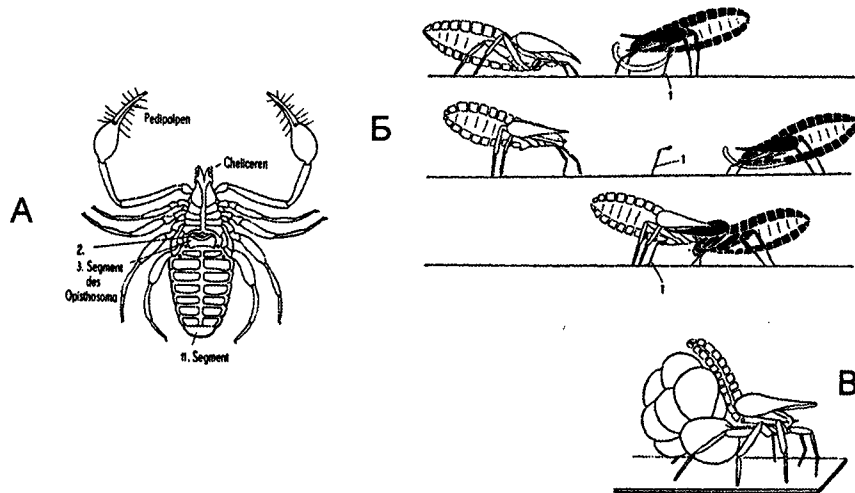


Рис. 27. Ложноскорпионы (по Ланге, 1969):

А — книжный ложноскорпион *Chelifera cancrivora* с брюшной стороны: Pedipalpen — педипальпы; Cheliceren — хелицеры; 11. Segment — 11-й сегмент опистосомы; 2. 3. — Segment des Opisthosoma — 2 и 3-й сегменты опистосомы (по Hennig, 1968); Б — последовательные положения партнеров при сперматофорном осеменении, слева — самка, справа — самец; В — самка ложноскорпиона с раздувшимися личинками I возраста

ливого брачного ритуала. Две пары стигм по бокам второго и третьего сегментов брюшка ведут к пучкам неветвящихся в полости тела трахей.

Оплодотворение происходит без копуляции, посредством сперматофора, оставляемого самцом на субстрате после характерного брачного танца. Поднимаясь на ножках, самец вибрирует всем телом, поводит педипальпами и, приближаясь к самке, выделяет капсулу с семенной жидкостью, прикасаясь брюшком к субстрату. Самка, располагаясь над сперматофором, вводит его рожки в свой семяприемник. Оба партнера сцепляются педипальпами; самец трясет самку, содействуя перекачиванию семенной жидкости в ее половые пути (рис. 27: Б). Оплодотворенные яйца не откладываются на субстрат, а проталкиваются в выводковую камеру, в которой самка вынашивает их на себе. Они мелкие (40–120 микрон) и число их не велико (2–3 десятка).

В стенке яичника, помимо развивающихся ооцитов и фолликулярных клеток, имеются железы для питания эмбрионов. В яйцах различают центральное и периферическое скопления цитоплазмы, связанные тяжами. Ядро у *Neobisium* расположено на периферии яйца, покрытого пористой оболочкой, не препятствующей питанию. Положение полярных телец, выделяющихся после оплодотворения, варьирует. Плоскость первого деления перпендикулярна продольной оси несколько удлиненного яйца. Образовавшиеся blastomeres делятся таким образом, что их расположение образует тетраэдр (рис. 28: А). Третье деление неравномерно. Макромеры желточной энтодермы сливаются в желточную массу. Их ядра делятся снова, и 16 ядер перестают делиться на долгое время. Микромеры распластываются на массе желтка, формируя бластодерму. Некоторые проходят под хорион и сливаются в новую синцитиальную оболочку. Она всасывает питательную жидкость из выводковой камеры до развития сосательного органа — глотки у эмбриона, и затем поглощается им.

У *Chthonius*, яйца которого лишены желтка, образуются 2–3 макромера. Разбухая, они служат субстратом для формирующейся из микромеров бластодермы (рис. 28: Б: в, г). Ее концентрация на вегетативном полюсе яйца образует зачаток зародыша, ось тела которого образует перекрест с осью полярности яйца (перекрестноосность или плагиаксония). Из его центра, обозначенного ямкой blastopora, внутрь мигрируют клетки мезэнтодермы. Они сосредотачиваются в двух местах: спереди — у зачатка верхней губы и сзади — у зачатка опистосомы. В это время все зародыши в выводковой камере повернуты к телу матери брюшной стороной, а их головные концы обращены к центру — к половому отверстию, из которого выделяется питающая жидкость. Клетки мезэнтодермы, не вошедшие в состав переднего и заднего скоплений, располагаются метамерными группами (по 2–5). У каждой группы лежит одно желточное ядро. Таким образом намечаются сегменты педипальп и четырех пар

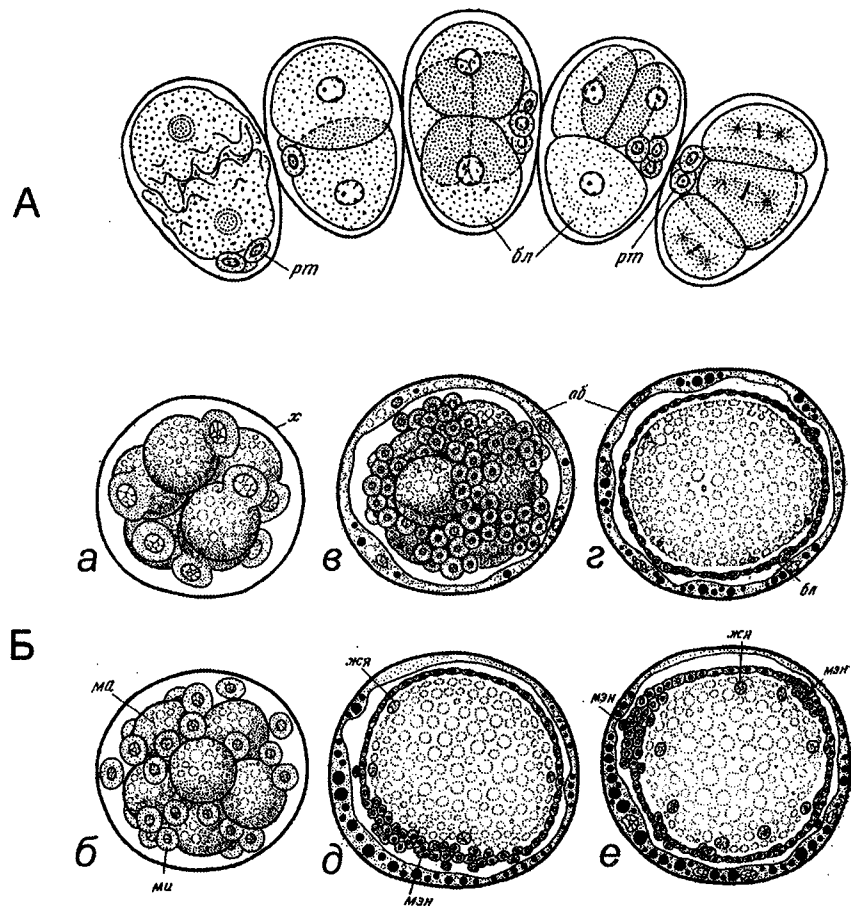


Рис. 28. Эмбриональное развитие ложноскорпионов (по Ивановой-Казас, 1979):

А — дробление у *Chthonius tetracritus*: *pt* — полярные (редукционные) тельца; *bl* — бластомеры; Б — формирование бластодермы у *Pselaphochemis scorpioides*: а–б — дробление и в–е — последовательные стадии формирования бластомеры; *x* — хорион; *об* — эмбриональные оболочки; *bl* — бластодерма; *ма* — макромеры; *ми* — микромеры; *жя* — ядра желточных клеток; *мэп* — мезентодерма.

ног. У *Pselaphochemes* эти клетки мезентодермы, вероятно, объединяются с эктодермой, но у *Neobisium* они сохраняются в области просомы. Лишь затем появляются зачатки педипальп и ног. Хелицеры у *Pselaphochemes* закладываются позднее. У основания верхней губы вворачивается стомодеум, а на основаниях педипальп и I пары ног образуются коксэндиты, участвующие в формировании сосательного органа. В это время зародыш

выделяет кутикулу и начинает активно заглатывать поступающую пищу. Его короткий пищевод упирается в желток, оттесняемый к стенкам тела и образующий провизорный кишечник, заходящий в конечности. Это состояние характерно лишь для пикногонов (*Pantopoda*), претендующих на сближение с хелицеровыми. Вскоре размеры зародыша удваиваются; он линяет, освобождается от оболочки яйца (хориона), но остается в выводковой камере. В этом состоянии он формирует конечности и новые сегменты тела, нарастающие из зоны роста в опистосоме. Формально это является проявлением анаморфоза, поскольку вылупление из яйца уже произошло, но еще не в свободном существовании развивающегося ложноскорпиона. В опистосоме образуется 11 сегментов, не считая крошечной хвостовой лопасти. Ее первый сегмент (VII, прегенитальный) развивается наравне с другими сегментами, но затем сокращается и не развивает конечностей.

После выхода из оболочки яйца, личинка, оставаясь в камере, поглощает пищу, поступающую из яичников. Она еще мало похожа на взрослую особь. Разрывая стенку камеры, она линяет на личинку второго возраста (протонимфу) уже похожую на родителей, выползает из гнезда, предусмотрительно приготовленного самкой, и переходит к активному поиску жертв. Далее следуют еще три линьки: на дейто- и тритонимфу, и на взрослую особь. При каждой линьке развивающийся ложноскорпион строит гнездо, пребывая в нем около недели. Половая зрелость достигается через год и еще 2–3 года продолжается жизнь. Ложноскорпионы иногда расселяются на теле других животных (форезия), используя их как средство транспорта. Описано около 1500 видов этих паукообразных, распространенных во всех частях света. Они особенно разнообразны в тропиках, встречаются в пещерах и в жилище человека.

Глава 6

Отряд Акариформные клещи — Acariformes

§ 1. Общая характеристика отряда

Отряд включает более двух третей всех клещеобразных Chelicerata, отличаясь исключительным разнообразием форм и образа жизни своих представителей. Уже описано почти 40 000 видов и каждый год появляются описания сотен новых. Все они распределяется в два подотряда: саркоптиформных (Sarcoptiformes) клещей и тромбидиформных (Trombidiformes). Первые образуют две когорты: орибатид (Oribatida) и акаридий (Acaridae); вторые — пять: Endeostigmata, Tarsonemina, Prostigmata, Pterygosomata и Parasitengona. Среди них наиболее примитивны тромбидиформные Endeostigmata (рис. 29: А) и саркоптиформные *Palaeacaroidea* из орибатид (рис. 29: Б). Эти древние, известные с Девона, клещи сохранились как «живые ископаемые». Сейчас они населяют почву, сформированную в более поздние геологические периоды. Образ жизни наземных или почвообитающих сапрофагов сохранили и такие обычные и разнообразные, как панцирные и близкие к ним хлебные клещи. Наряду с этими группами, среди Acariformes встречаются пресноводные и морские, фитофаги, галлообразователи — внутритканевые паразиты растений, специализированные хищники (типа *Cheyletidae*) и подавляющее большинство паразитов животных. Среди последних известны чесоточные зудни и железницы, перьевые клещи, паразиты трахей насекомых, эктопаразиты членистоногих, моллюсков и рептилий.

Систематическое положение Endeostigmata и их принадлежность подотряду Trombidiformes до сих пор продолжает обсуждаться. Впервые описанные Ф. Гранжаном, как *Pachygnathidae* близкие Oribatida, они включались в подотряд Trombidiformes. Затем их перевели в подотряд Sarcoptiformes, или выделяли в отдельную парафилическую группу, сформировавшуюся параллельно всем Acariformes. Некоторые акарологи считают их просто нетипичными орибатидами или теми Astigmata, которых в традиционной классификации именовали тироглифидами. Кроме этих безусловно примитивных форм, выделяли группу Actinedida, между Sarcoptiformes и Trombidiformes. Так или иначе, но само разнообразие мнений утверждает границы подотрядов в пределах самого отряда Acariformes.

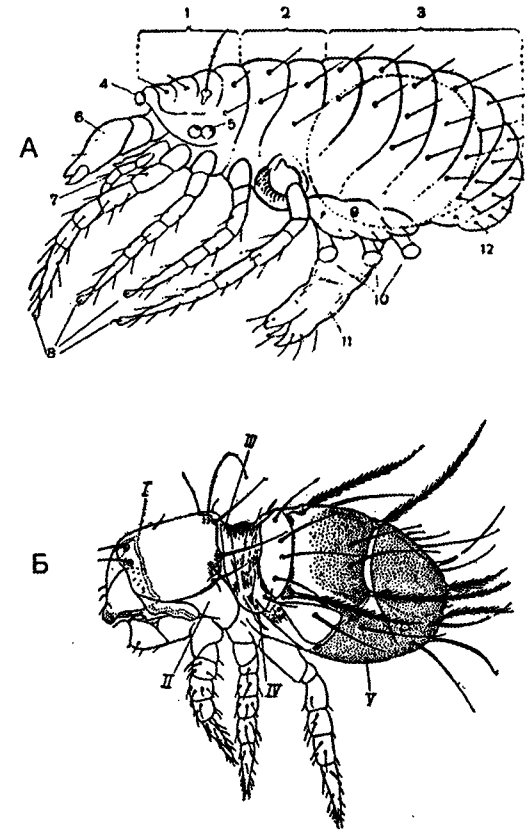


Рис. 29. Примитивные Acariformes (по Ланге, 1969):

А — Endeostigmata (Trombidiformes): 1 — протеросома (1–4 сегменты); 2 — сегменты ног III и IV пары; 3 — гистеросома (7–13 сегменты); 4 — срединный глаз; 5 — боковые глаза; 6 — хелицеры; 7 — педипальпы; 8 — ноги; 9 — половые крышечки; 10 — коксальные органы; 11 — половой конус; 12 — анальные клапаны; Б — *Beklemishevia galeodula* (*Palaeacaroidea*, Sarcoptiformes) (по Булановой-Захваткиной, 1967): I — голова; II — затылочный сегмент; III и IV — сегменты метаподосомы, несущие третью и четвертую пары ног; V — опистосома

Пополняя аргументацию и набор диагностических признаков, разделение клещей на отряды обретает еще большую определенность.

1.1. Морфология

Сохраняя общий план строения арахнид, примитивные Acariformes имеют сегментированные головогрудь и брюшко. Сегментарные борозды разделяют сегменты хелицер, педипальп и двух первых пар ног и,

как у кенений и сольпуг (фаланг), образуют передний отдел — протеросому, соответствующий голове трилобитов. По ее сторонам имеются боковые глаза, а спереди — парный медиальный глаз. Членистое брюшко из 6 сегментов соединяется с головогрудью хорошо развитым предполовым (прегенитальным) сегментом. Вместе с двумя сегментами задней пары ног они образует гистеросому.

Благодаря открытию сегментированных Endeostigmata Ф. Гранжаном и фалангообразных *Palaeacariformes*, введению методов хетологического анализа и сравнительно-онтогенетических реконструкций А. А. Захваткиным отряд Acariformes обрел статус самостоятельного отряда в системе Chelicerata. В основе плана строения всех его представителей лежит *трилобитоидный* тип тагмозиса, предполагающий расчленение тела на головной отдел (протеросому) и туловищный (гистеросому). Первый, помимо производных головной лопасти (акрона), включает 4 сегмента: сегменты хелицер и педипальп и двух пар передних ног. Последний (затылочный) сегмент нередко несколько обособлен от остальных сегментов головы и граничит с туловищем, образованным сегментами III и IV пар ног и всеми остальными, иногда имеющими менее явные границы.

В состав собственно брюшка входят 7 сегментов и анальная лопасть с анальными клапанами. Его 1-й сегмент (7-й сегмент тела) именуется прегенитальным; три следующие за ним — генитальными. Последние формируются по одному уже после вылупления из яйца личинки — при ее линьке на протонимфу, затем — на дейтонимфу и — на тритонимфу. В этом проявляется исходный анаморфоз, представленный наиболее полно у трилобитов. Эти три сегмента располагаются вокруг анального отверстия.

Трилобитоидный тип тагмозиса, проявляющийся у самых примитивных, сегментированных Acariformes подвергается преобразованиям у других представителей отряда. Сохраняя противопоставленность головного блока сегментов всем туловищным, преобразования затрагивают гистеросому. У примитивных *Palaeacariformes* развивается *рагоидный* тип расчленения, характерный для Solifugae (рис. 29: Б). Это проявляется в обособленности затылочного сегмента головы от впередилежащих и в ограничении сегментов III и IV пары ног друг от друга и от консолидированных сегментов брюшка — опистосомы. У других (*Nanorchestidae*, *Tarsonemini*) отмечается *триуреодное* расчленение тела на три отдела — на голову (с затылочным сегментом), собственно грудь или метаподосому, образованную сегментами III и IV пары ног и брюшком — опистосомой (рис. 30: А). Вместе с тем для большинства Acariformes характерен *акароидный* тагмозис, при котором все сегменты гистеросомы, сливаясь друг с другом, противопоставляются протеросоме (рис. 30: Б). Наконец, у многих и, особенно, у паразитов все сегменты тела сливаются в одно целое. Раньше это состояние считалось привилегией вообще всех клещей.

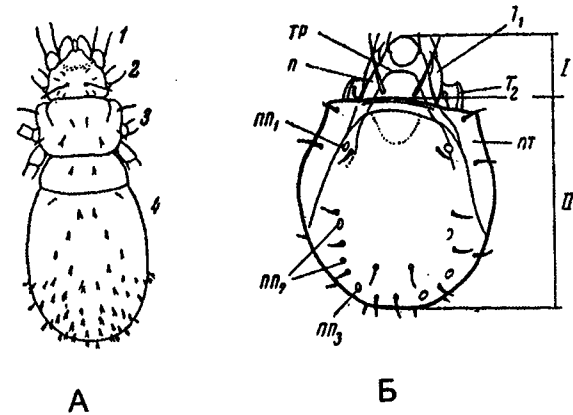


Рис. 30. Типы расчленения тела Acariformes (по Захваткину, 1953):

А — триуреодное расчленение тела *Speleorchestes poduroides* (Endeostigmata): 1 — гнатосома; 2 — проподосома; 3 — метаподосома; 4 — опистосома; Б — акароидное расчленение тела *Trichoribates trimaculatus* (по Буланова-Захваткина, 1967): I — протеросома; II — гистеросома; T₁ — тектопедии I; T₂ — тектопедии II; ПТ — птероморфы; П — пластинки или ламеллы; ТР — трансламелла; ПП₁ — переднее, ПП₂ — среднее и ПП₃ — заднее порывые поля

Тело самых примитивных Acariformes покрыто мягкой складчатой кутикулой и лишь спинная часть головы покрыта жестким склеритом. Все остальные, наряду с головным щитком (*пропельтидием*), имеют более или менее обособленные щечные щитки. Затылочный сегмент обычно не входит в состав пропельтидия и лишь у *Palaeacariformes* имеет небольшие склериты. У многих специализированных клещей, таких как панцирные, гидрахеллы и у некоторых паразитов, внешний скелет развивается разными способами из вторичных очагов склеротизации, связанными с пропельтидием, тазиками ног, кожными железами и органами чувств, с местами прикрепления мышц (рис. 6: А, Б).

Кожные органы чувств представлены системой осязательных волосков (хет), расположенных правильными рядами и кольцами (хетомерами), связанными с сегментами у примитивных форм, хотя бы на ранних стадиях развития. Наряду с хетомерами сегментарное положение сохраняет система лировидных или щелевых органов, обычно по одной паре на сегментах брюшка. Кроме них характерны пара или две пары сейсмочувствительных трихоботрий на дорзальной поверхности головы и трубчатые хеморецепторные соленидии на конечностях. Примечательно, что все щетинки и подобные им образования у Acariformes отличаются оптической активностью, при фазово-контрастном микроскопировании. Это важное свойство Chelicerata, обнаруженное Ф. Гранжаном, отличает все

отряды Actinochaeta от надотряда Actinoderma, включающего Parasitiformes и Opilioacarina, у которых оптически активными являются не щетинки, а покровы тела. У относительно примитивных представителей отряда имеются характерные для хелицерообразных парные боковые глаза и еще непарный лобный глаз, обращенный линзой вперед.

Ротовые органы примитивных Acariformes отличаются свободными, обособленными от ротового конуса, четырехчлениковыми хелицерами. Сохраняя исходный характер конечностей, они имеют клещи с подвижным нижним пальцем и неподвижным верхним. У большинства их двучлениковое основание редуцируется (рис. 6: Д). Ротовой конус образован крупной верхней губой, сросшейся с меньшей нижней, и смыкается с краями гнатококка, разобщенных треугольным дейгостернумом — стернитом сегмента педипальп. Жевательные лопасти гнатококка хорошо развиты, свободны и нередко несут жевательную лопастилку — *максиллу* из преобразованной щетинки. Преобразования грызущего ротового аппарата в колюще-сусущий сводятся к срастанию хелицер, подвижные пальцы которых вытягиваются в тонкие стилеты. При этом ротовой конус вместе с гнатококсами превращается в сосательную трубку (*Tetranychidae*) или, смыкаясь с хелицерами, образует гнатосому или ложную головку (*Cheyletidae*).

В отличие от хелицер и педипальп, ноги клещей однообразны (рис. 6: Г). Они образованы тазиками — коксами (соха), вертлугами (trochanter), бедрами (femur), иногда разделенными на 2 или даже на 3 части (basis, meso- и telofemur), голенями (tibia), плюснами (metatarsus), обычно одночлениковыми лапками (tarsus) и предлапками или претарзусами (praetarsus). Последние снабжены коготками и осевым эмподием, нередко очень сложного строения. Коготков может быть больше, за счет преобразованных щетинок. Для представителей отряда характерно срастание тазиков (коксов) с телом в виде коксальных щитков или сложного кокостернального скелета (Acaridae).

Своеобразной чертой организации акариформных клещей являются метамерные *коксальные* или *вентральные органы*. Обычно их 4 пары, одна из которых представлена только у личинок в виде пузырька, мешочка или палочки на II или между I и II тазиками ног. Остальные три пары, называемые генитальными щупальцами или присосками, располагаются в два ряда под генитальными клапанами на нижней стороне брюшка. Они обладают эректильностью и развиваются в определенной последовательности: передняя пара появляется у протонимфы, средняя — у дейтонимфы и задняя — у тритонимфы. Эти структуры, вероятно хеморецепторной функции, не различаются у самцов и самок. У низших акариформных клещей имеется три пары *коксальных желез* на сегментах хелицер, педипальп и I пары ног. Они образованы резервуаром, длинным

трубчатым отделом и выводным протоком, впадающим в подкожный канал от тазиков I пары ног до хелицер. Он открывается особой порой или воронкой, но его назначение не известно.

Примитивные Acariformes лишены специальных органов дыхания и дышат кожей. У более совершенных формируются трахеи в разных местах и независимо в разных группах. У форм с мягкими покровами нет трахей. У Sarcotiformes, по мере склеротизации покровов, трахеи возникают из разных источников — у основания конечностей или межсегментной борозды, отделяющей голову и туловище, из чашечек трихоботрий и структур полового аппарата. У Trombidiformes трахейная система берет начало у основания хелицер и отличается постоянством. Это послужило основанием ввести их в группу Prostigmata. Кровеносная система отсутствует. Ее функции вероятно исполняют клетки эпителия средней кишки, выходящие в полостную жидкость.

Пищеварительный аппарат отличается исключительным разнообразием. У примитивных форм он имеет типичное строение и состоит из передней, средней и задней кишки. Выделение осуществляется тремя парами коксальных желез. У сосущих фитофагов средняя кишка замкнута, а задняя преобразована в выделительный орган. У Tetrapodili кишечный тракт упрощается до состояния кишечной трубки.

Половой аппарат, занимающий нижнюю часть поверхности брюшка образован конечностями трех передних его сегментов. Срастаясь, они образуют половые крышки, прикрывающие половой конус. Половое отверстие на его конце принадлежит восьмому сегменту тела. Коксальные органы преобразованных брюшных ножек имеют вид выпячивающихся мешочков под половыми крышками, как присоски. У самок и самцов структура половых органов похожа. У самцов они принимают участие в образовании сперматофоров — своеобразных флаконов с семенной жидкостью. Они оставляются прикрепленными к субстрату и самки подбирают их половыми крышками или половым конусом. Яйца созревают и откладываются по одному и в сравнении с микроскопическими самками они очень крупные.

1.2. Биология размножения и развития

Все низшие представители отряда Acariformes имеют сперматофорное оплодотворение и откладывают яйца. Их эмбриональное развитие остается неизвестным, у других исследовано только в первом приближении, не допуская планомерных сравнений. *Cheyletus* (*Cheyletidae*), хищничующий на *Tyrophagus*, имеет аррентоктный гаплодиплоидный партеногенез. Девственные самки производят только самцов.

Яйца акаридий, ранее именуемых тироглифидами, мелкие (около 100 микрон), в 5–7 раз мельче тела самки, так что их формируется очень

мало. Они обычно эллиптической формы. У *Caloglyphus berlesei* яичник заполнен питающим синцитием. У *Pediculopsis graminum* каждый ооцит связан с питающей клеткой (нутриментарный оогенез); яйца развивающиеся в самок крупнее. У тироглифид яйца откладываются на ранних стадиях дробления, у *Cheyletus* — на стадии бластодермы, у *Pergamasus* на стадии зародышевой полоски, а у *Pediculopsis* из тела матери выходят уже половозрелые клещи. У этого клеща и у *Knemidocoptes* зародыши получают дополнительное питание из выделений половых путей самок. Дробление поверхностное с самого начала и не сопровождается образованием вителлофагов из оставшихся в желтке ядер. У *Pediculopsis graminum*, некоторых *Tyroglyphidae*, у *Cheyletus eruditus* и *Tetranychus urticae* дробление эллиптических яиц начинается как полное. Борозда первого деления проходит поперек, оставляя в стороне выделившиеся полярные тельца. Образовавшиеся бластомеры примерно равной величины продолжают дробиться асинхронно и расположение борозд сильно варьирует (рис. 31: А–Ж). Переход к поверхностному дроблению у тироглифид и *Tetranychus urticae* происходит на стадии 4–8 бластомеров, у *Pediculopsis* на стадии 8–16. У *Tyrophagus noxius* границы между ними сохраняются, но ядра с окружающей их плазмой выходят на поверхность и располагаются в бороздах между ними (рис. 31: З, И). Таким образом, клетки свободные от желтка размножаются, выстраиваясь в группы и полосы, покрывающие сеть поверхность развивающегося зародыша (рис. 31: К–М). Затем из них формируется бластодерма. У *Tyroglyphus farinae* бластомеры, образующиеся после нескольких первых делений, сливаются друг с другом.

У *Tetranychus telarius* одна из клеток на поверхности яйца образует после ряда делений всю бластодерму. У *Pediculopsis* при образовании бластодермы их вышедших на периферию энергид, некоторые ядра остаются в желтке. Возможно, что они представляют собой первичную энтодерму. У *Cheyletus* все энтодермальные клетки рассеиваются в желтке. Существует мнение, что они содействуют резорбции желтка, что требует обоснования. Во всяком случае, все они используются при формировании средней кишки, представляя собой энтодерму. Образование зародышевых листков обычно сосредоточено в ограниченной зоне бластодиска. Ее называют кумулусом по аналогии с пауками, но у них он не связан с гастрულიей.

Переход к поверхностному дроблению соответствует общей тенденции преобразования его форм у членистоногих в связи с обогащением их яиц желтком и эмбрионизацией развития. Между тем, при вторичном измельчании яиц акариформных клещей, как и у ложноскорпионов, возможен переход поверхностного дробления в полное, как у паразитических и живородящих форм среди насекомых. Это связывается с общим сокращением запасов желтка в яйцах. Примечательно, что возврат к полному

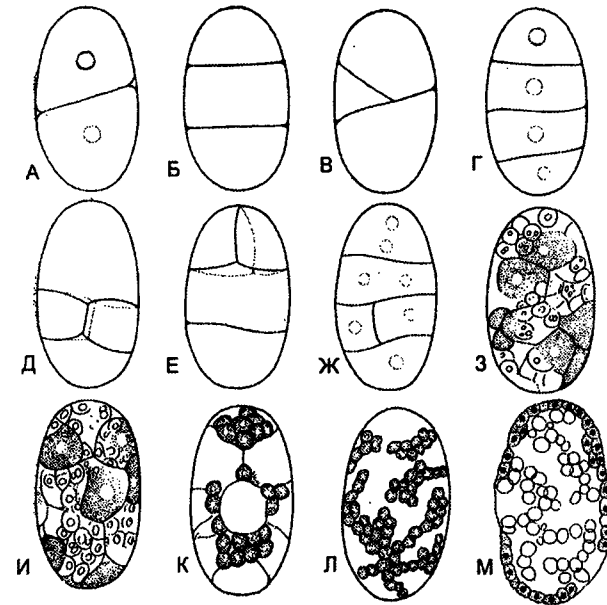


Рис. 31. Эмбриональное развитие Acariformes.

Дробление яиц *Tyroglyphus noxius* (по Ивановой-Казас, 1979):

А — разделение яйца на 2 бластомера; Б, В — стадия 3 бластомеров; Г, Д, Е — стадия 4 бластомеров; Ж — стадия 6 бластомеров; З, И — переход к поверхностному дроблению; К, Л — деление поверхностных клеток; М — формирование бластодермы

дроблению сопровождается изменчивостью его форм. Наблюдаемые при этом черты спирального расположения бластомеров после второго и третьего деления у паразитических веерокрылых соответствует условию их наиболее компактного расположения в пространстве, ограниченным оболочкой яйца. Их самки утратили облик насекомых, а самцы, сохранившие крылья, лишились и ротовых органов, и кишечника.

Образование зародышевых листков у *Knemidocoptes* сопровождается формированием у заднего края бластодиска неглубокого впячивания, со дна которого выселяется группа клеток энтодермы. Позднее, здесь же выселяются клетки мезодермы не образующие, в отличие от *Ornithodoros* (Parasitiformes) симметричных тяжей. Бластодиск соответствует по положению заднему концу зародышевой полоски. Она образуется стягиванием и концентрацией клеток бластодермы. При гастрულიи энтодерма остается под ее хвостовой лопастью, а мезодерма распространяется вперед под эктодерму зародыша. Хвостовая лопасть зародышевой полоски у *Pediculopsis* заходит на спинную сторону яйца и сближается с голов-

ными долями. Выделение зародышевых листков проходит посредством деламикации. У *Tyroglyphus* гастрюляции, по-видимому нет вообще — зачатки органов дифференцируются прямо из многослойной зародышевой полоски. Если эти наблюдения подтвердятся, то они станут дополнительным аргументом преобразований, связанных с малыми размерами яиц и сокращенным числом клеток, участвующих в формообразовании. При достижении рубежа эвтелии развитие может стать детерминированным, как, например, у мелких нематод. У *Cheyletus eruditus* зародышевая полоска образуется за счет утолщения бластодермы на брюшной стороне яйца. Сначала из нее выселяются клетки энтодермы, затем ее срединная часть, погружаясь, дает начало мезодерме, что несколько напоминает состояние обычное для насекомых, а не других паукообразных, с образующимся кумулюсом.

Сегментация зародышевой полоски и появление зачатков конечностей у *Tyroglyphus farinae* начинается с выделения сегмента педипальп,

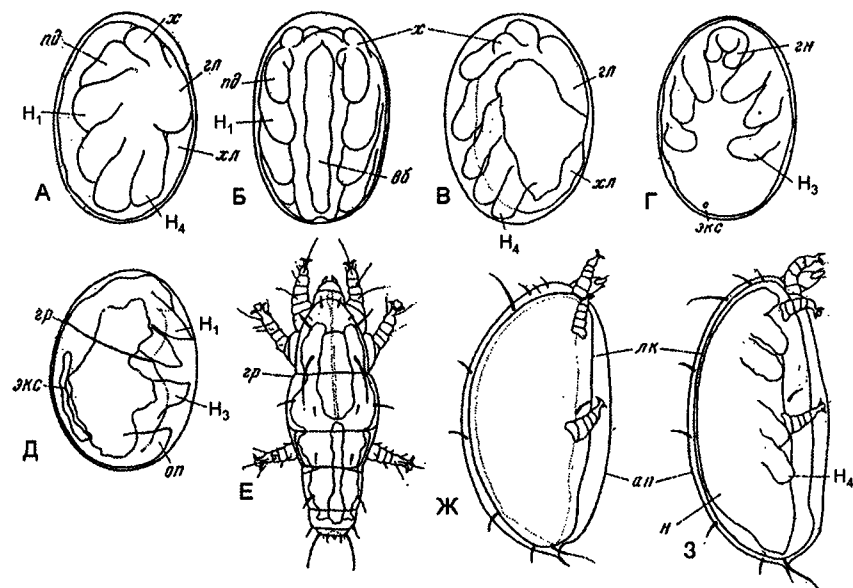


Рис. 32. Развитие эмбриона *Pediculopsis graminum* (по Ивановой-Казас, 1979):

А–Д — последовательные стадии формирования шестиногой личинки (Е) и переход к стадии покоящейся нимфы (Ж, З); ап — отслоившаяся кутикула (аподерма); вб — вентральная бороздка; гл — головная лопасть; гн — гнатосома; гр — граница протеросомы и гистеросомы; лк — кутикула личинки; н — нимфа; Н₁–Н₄ — ноги; оп — опистосома; пд — педипальпы; х — хелицеры; хл — хвостовая лопасть; экс — экскреторные каналы и отверстие

затем — трех пар ног. У *Pediculopsis* сначала обособляются сегменты трех пар ног и затем — сегмента педипальп (рис. 32). У *Knemidocoptes* зародышевая полоска сначала разделяется на головную и хвостовую лопасти, и расположенную между ними несегментированную часть брюшка. Затем появляются зачатки хелицер и педипальп, позднее — зачатки ног. После завершения сегментации и появления зачатков конечностей, зародыш, распластанный на желтке, перегибается на вентральную сторону и завершает обрастание желтка спинным краем. Его предварительное продольное расщепление на две симметричные половинки, столь характерное для пауков, у акариформных клещей не проявляется вовсе, быть может, в связи с малыми размерами яиц и существенно меньшими объемами желточной массы.

Завершив эмбриогенез, из яйца вылупляется шестиногая личинка с неполным набором сегментов тела. Этому предшествует выделение эмбриональной кутикулы, шипики и зубцы которой предназначены для разрыва оболочки яйца. Сформированная предличинка выделяет кутикулу личинки. Вылупившаяся из яйца, личинка преобразуется в нимфу, которая, трижды линяя, становится взрослым клещом. Таким образом, существует три нимфальных возраста: протонимфы, дейтонимфы и тритонимфы. В ходе последовательных линек появляются недостающие сегменты брюшка, выделяемые анальной зоной роста. Одновременно, на лежащих впереди сегментах, развиваются конечности. Таким образом, сохраняется исходный, свойственный трилобитам, анаморфоз, вполне явный у сегментированных представителей отряда (*Pachygnathidae*, *Terpnacaridae* и др.). От линьки к линьке появляются новые сегменты, новые наборы хетомеров и органов чувств. Брюшко личинки, состоявшее из 4 сегментов, у протонимфы достигает 5, у дейтонимфы — 6 и 7 сегментов у тритонимфы, преобразующейся в имаго. В соответствии с этим, ритмично оформляются коксальные органы и половые крышечки. У специализированных представителей отряда анаморфоз проявляется в ритмичном пополнении набора хет и генитальных щупалец, но в некоторых случаях он остается незавершенным. В связи с явлением педоморфоза или подлинной неотении, онтогенетический уровень половозрелой фазы не достигает состояния имаго, останавливаясь на уровне дейтонимф или даже протонимф (многие *Acaridae* и *Trombidiformes*). Превращение в зрелую фазу у низших *Acariformes* сопряжено, главным образом, с дифференциацией полового аппарата, но у панцирных клещей сопровождается метаморфозом. Архаичный онтогенез примитивных акариформных клещей, вероятно сложившийся почти 300 млн лет назад, по мере изменений условий существования, преобразовывался. Его отдельные фазы и стадии дифференцировались на вегетативные, расселительные, генеративные. Сравнивая жизненные циклы современных представителей группы,

	O	L ₁	L ₂	N ₁	N ₂	N ₃	N _♀
1	O (PL)	L	N ₁	N ₂	N ₃	N _♀	
2	O (PL)	L	N ₁	N ₂	N ₃	I _♂	
3	O (PL)	L	N ₁ — H — N ₁			N _♀	
4	O —	L	N ₁ — N ₁			N _♀	
5	O (PL)	L	N ₁	N ₂	N _♀	—	
6	O (PL)	L	N ₁	N _♀	—	—	
7	O —	L	L	L _♀	—	—	
8	O —	E	E	E _♀	—	—	
9	O —	L	L	L _♀	—	—	
10	O (PL)	L	(N ₁)	N ₂	(N ₃)	I _♀	
11	O (PL)	L	(N ₁)	N ₂	(N ₃)	I _♀	

Рис. 33. Эволюция индивидуального развития клещей отряда Acariformes (по Захваткину, 1953 и Ланге, 1969):

1 — исходные жизненные циклы (*Endeostigmata*, *Palaearcaroidea*); 2 — панцирные клещи — орибатиды (имагинизация взрослой фазы); 3 — тироглифоидные клещи (преобразование детонимфы в гипонуса); 4 — паразитические акариды; 5 — почвенные Prostigmata; 6 — тетраниховые клещи; 7 — шестиногие клещи; 8 — галлообразующие клещи; 5–8 — ряд нарастающей неотении — смещения размножения на более ранние возрасты; 9 — тарсонемиды (живорождение); 10 — краснетелки (повторный гистолитический метаморфоз); 11 — водяные клещи гидрокарины (сдвоенные линьки); O — яйцо; PL в замкнутом кружке — предличинка в яйце; (PL) — желточное питание предличинки; L — личинка; N₁, N₂, N₃ — прото-, дейто- и тритонимфа; (N₁), (N₃) — покоящиеся нимфы; N_t — телеонимфа; H — гипонус; E — полуэмбриональное состояние; I — имаго; «—» — выпадение фаз; значком «самец-самка» отмечены размножающиеся фазы

можно отметить специализации и усложнение хода развития, появление живорождения, смещение половой зрелости на более ранние стадии (педоморфоз и неотения), сокращение и выпадение отдельных фаз, более раннее вылупление из яйца (дезэмбрионизация) (рис. 33).

§ 2. Определительная таблица отряда Acariformes

1 (62). Клешневидные хелицеры с зубчатыми пальцам (рис. 34: 5), лишь изредка их подвижный палец недоразвит (*Anoetidae*; рис. 35: А, Д) или же они без зубчиков (некоторые *Psoroptidae*, *Cytoditidae*). Педипальпы двух-пятичлениковые, иногда преобразованы для прикрепления к волосу и неподвижны (некоторые *Listrophoridae*; рис. 35: Б). Если тело щитовидное с присосками или зажимами на гистеросоме, то ротовые органы недоразвиты (гипонусы *Tyroglyphoidea*; рис. 35: В). Стигмы и трахеи отсутствуют или

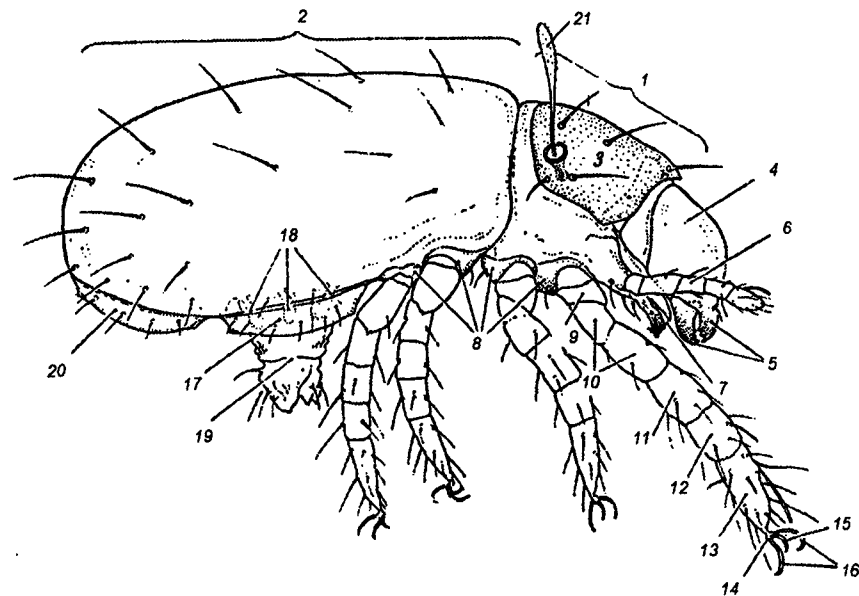


Рис. 34. Схема строения клещей отряда Acariformes (по Ланге, 1958):

1 — протеросома; 2 — гистеросома; 3 — щит протеросомы; 4 — хелицеры; 5 — пальцы хелицер; 6 — пальпы; 7 — ротовой конус (верхняя губа и жевательные лопасти тазиков педипальп); 8 — тазики ног; 9 — вертлуг; 10 — двучлениковое бедро; 11 — голень; 12 — плюсна; 13 — лапка; 14 — претарзус; 15 — змподий; 16 — коготки; 17 — половые клепаны; 18 — половые присоски; 19 — выдвинутый половой конус; 20 — анальные клепаны; 21 — трихоботрии

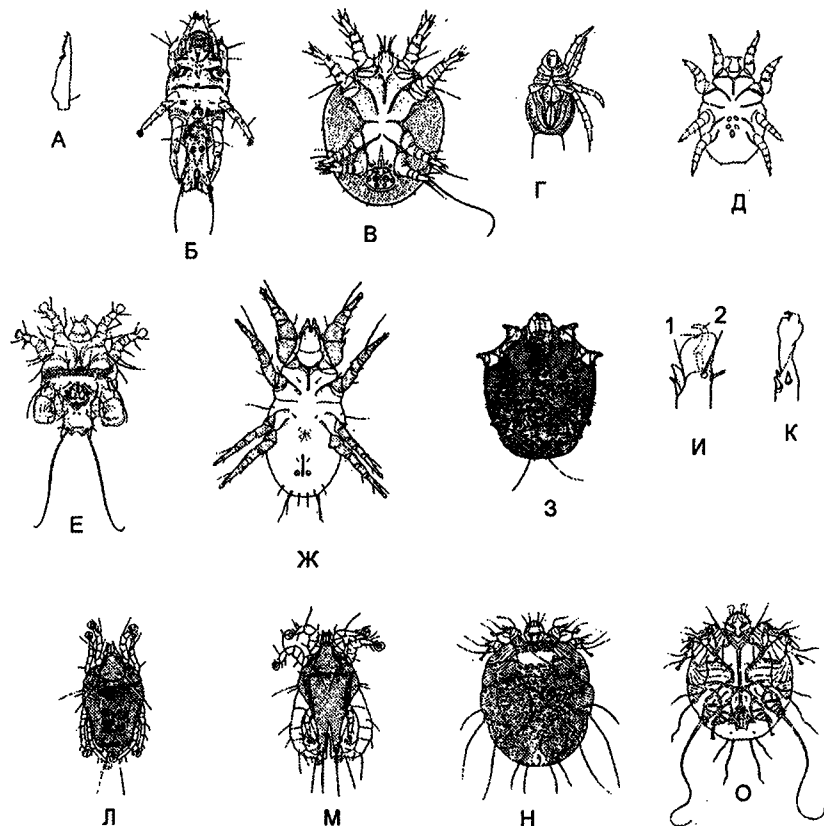


Рис. 35. Паразитические акариды (по Беклемишеву, 1964)

А — хелицера *Anoetis* sp.; Б — волосяной клещ *Listrophorus gibbus*, самец снизу; В — гипопус *Tyroglyphus farinose*, снизу; Г — панцирный клещ *Nothrus palustris*, снизу; Д — *Anoetes* sp., самка снизу; Е — волосяной клещ *Myocoptes criceti*, самец снизу; Ж — мучной клещ *Tyroglyphus farinose*, самец снизу, З — *Knemidocoptes mutans*, самка снизу; И — конец лапки (1 предлапка, 2 — коготок) *Tyroglyphus farinose*; К — конец лапки *Glycyphagus destructor*; Л — *Zochvatkinio sternaе*, самка сверху; М — то же, самец сверху; Н — чесоточный зудень *Acarus siro* (*Acaridae*), самка сверху; О — то же, самец снизу

малозаметны у оснований ног. Тазики ног слиты с телом и редуцированы до погруженных под покровы аподем. Лапки с 2 коготками, без присосок и с когтевидным эмподием (рис. 34: 15, 16), либо с эмподием, окруженным похожим на присоску претарзусом (рис. 35: И, К), либо лапки заканчиваются только сидячими (рис. 35: Б) или стебельчатыми присосками (рис. 35: О)... Подотряд Sarcoptiformes.

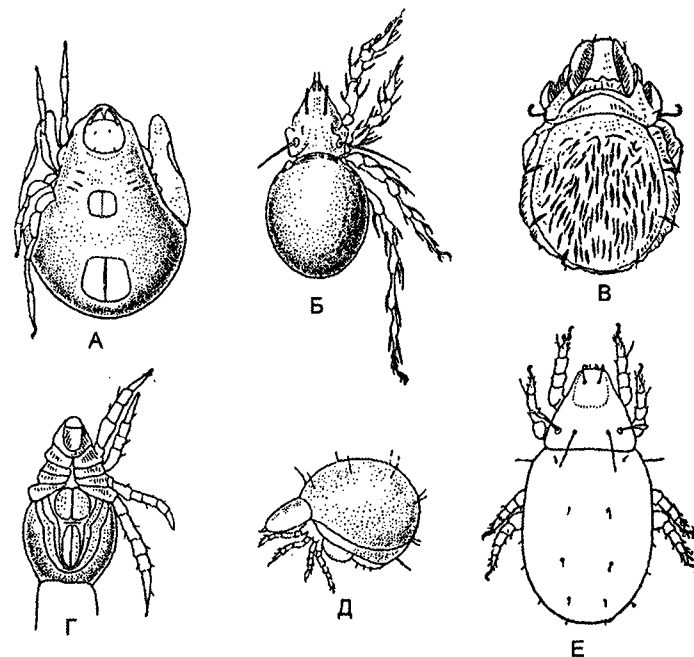


Рис. 36. Панцирные клещи (по Захваткину, 1953 и Беклемишеву, 1958):

А — *Allogalumna* sp.; Б — *Eremobella* sp.; В — *Carabodes coriaceus*; Г — *Nothrus palustris* снизу; Д — *Phthiracarus globosus* сбоку; Е — *Aptuctima* sp. нимфа сверху

2 (49). Тело взрослых темное, облечено выпуклым жестким панцирем (рис. 36: А–Д), иногда с подвижными крыловидными пластинками — птероморфами (рис. 36: А). Протеросома обычно отграничена поперечной (сеюгальной) бороздой; иногда она подвижна, допуская сворачивание клеща в шар (*Ptuctima*; рис. 36: Д); у ее заднего края парные, хорошо развитые трихоботрии (рис. 5: Б; рис. 36: Б, В, Е). Половое и анальное отверстия под плотными парными створками (рис. 36: Г). Под половыми створками 3 пары генитальных присосок (рис. 34: 18). Ноги с 1–3 коготками, без присосок. Покровы тела личинки и нимфы мягкие, беловатые; тазиковые аподемы и трихоботрии хорошо заметны, лапки с 1 серповидным коготком, без присосок (рис. 36: Е)... Когорта *Oribatei* — Панцирные клещи (*Oribatei*).

Комментарий: Обширная группа свободноживущих сапрофагов, обитающих в почве, дерне, в лесной подстилке, в норах и гнездах позвоночных животных и насекомых. Обитающие на пастбищах, являются промежуточными хозяевами цестод.

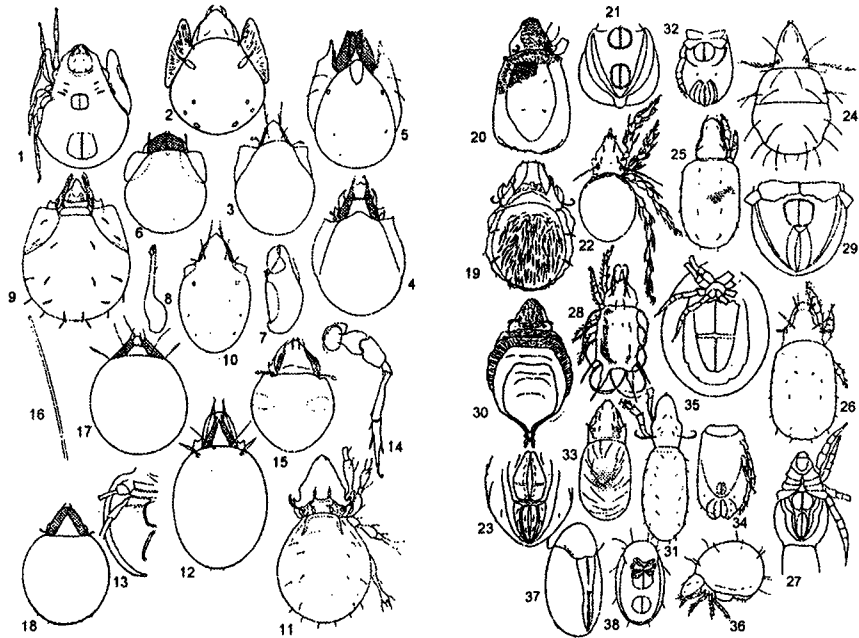


Рис. 37. Диагностические признаки основных семейств орибатид (по Захваткину, 1953):

1 — *Galumnidae*: *Allogalumna* sp., общий вид снизу; 2 — *Golumnidae*: *Golumna willmanni*, вид сверху; 3 — *Ceratozetidae*: *Scheloniobotes lotipes*, вид сверху; 4 — *Ceratozetidae*: *Spherozetes piriformis*, вид сверху, пластинки заштрихованы; 5 — *Notaspidae*: *Notaspis (Archipteria) punctata*, вид сверху; 6 — *Notospididae*: *Tegoribotes botirostris*, вид снизу; 7 — типичная хелицера (*Melanozetes*, *Ceratozetidae*); 8 — модифицированная хелицера *Pelops (Pelopsidae)*; 9 — *Pelopsidae*: *Pelops planicornis*, вид сверху; 10 — *Oribatulidae*: *Liebstadio similis*, вид сверху; 11 — *Eremaeidae*: *Oppia neerlandica*, вид сверху; 12 — *Liacaridae*: *Liocarus coracinus*, вид сверху; 13 — *Liacaridae*: *Astegistes* sp., положение ног; 14 — *Zetorchestidae*: *Zetorchestes micronychus*, прыгательная нога IV; 15 — *Zetorchestes micronychus*, вид сверху; 16 — пиловидная хелицера *Gustavia*; 17 — *Gustoviidae*: *Gustovia microcephala*, общий вид; 18 — *Carabodidae*: *Xenillus latus* общий вид; 19 — *Carabodidae*: *Corabodes copaceus*, вид сверху; 20 — *Cymberemaeidae*: *Scapheremaeus palustris*, вид сверху; 21 — *Cymberemaeidae*: *Micremaeus brevipes*, гистеросома снизу; 22 — *Belbidae*: *Eremobelba* sp., общий вид; 23 — *Hypochthoniidae*: *Eniochthonius pallidulus*, гистеросома снизу; 24 — *Hypochthoniidae*: *Hypochthonius rufus*, вид сверху; 25 — *Malaconothridae*: *Malaconothrus egregius*, вид сверху; 26 — *Trhypochthoniidae*: *Trhypochthonius cladonicola*, вид сверху; 27 — *Comisiidae*: *Nothrus polustris*, вид снизу; 28 — *Comisiidae*: *Comisia spinifer*, вид сверху; 29 — *Hermanniidae*: *Hermannia gibba*, гистеросома снизу; 30 — *Neoliodiidae*: *Poroliodes farinosus*, вид сверху; 31 — *Eulohmanniidae*: *Eulohmannio ribogai*, вид сверху; 32 — то же, гистеросома снизу; 33 — *Nanhermanniidae*: *Nanhermannio nano*, вид сверху; 34 — то же, гистеросома снизу; 35 — *Phthiracaridae*: *Phthiracorus globosus*, вид снизу, головной щит не изображен; 36 — то же, гистеросома снизу; 37 — то же, вид ползающего клеща сбоку; 38 — *Phthiracaridae*: *Pseudotritia minima* в состоянии танатоза; 39 — *Mesoplophoridae*: *Mesoplophora pulchro* в состоянии танатоза, вид снизу

- 3 (4). Голова подогнута под нависающий выступ (тектум), но основания крупных хелицер и пальпы педипальп видны сверху. Тагмозис рагоидного типа. Пространство с мягкими покровами за затылком и перед сеюгальной бороздой широкое, почти квадратное. Имеются три ногогастральные щита — два спинных и 1 пигидиальный. Мелкие (0,2–0,5 мм) клещи с прозрачными белыми и мягкими покровами, и черными щетинками, особенно крупными на спинной поверхности гистеросомы... Надсемейство *Palaearcaroidea*.
- 4 (3). Признаки и их сочетание иные.
- 5 (46). Протеросома неподвижно сращена с гистеросомой или подвижна в слабой степени, но никогда не обладает способностью складываться с ней в замкнутый шар. Ноги с 5 свободными члениками, так как их тазики, преобразованы в систему коксальных щитков, сращенных с телом, или в погруженные под покровы аподемы... Когорта *Artyctima*.
- 6 (43). Половое и анальное отверстия размещены на общем, неразделенном брюшном щите (рис. 37: 29)... Субкогорта *Syngastres*.
- 7 (30). Половое и анальное отверстия небольшие, трапециевидные или овальные, разделены широким пространством брюшного щита (рис. 37: 1)... Фаланга *Brachypulina*.
- 8 (17). Гистеросома с хорошо развитыми птероморфами (рис. 37: 1, 6, 9, 10)... Субфаланга *Pterogasterina*.
- 9 (16). Крупные птероморфы, несколько загибающиеся книзу, и прикрывающие основания задних пар или всех ног.
- 10 (15). Хелицеры типичного строения — массивные, удлинненно овальные, с крупной клешней (рис. 37: 7).
- 11 (12). Птероморфы очень крупные с закругленными, сильно выдающимися вперед, передними углами. Своей формой и подвижностью они напоминают крылышки (рис. 37: 1, 2). Пластинки в виде низких килей покрывают малую часть протеросомы или отсутствуют... Семейство *Galumnidae*.
- 12 (11). Хорошо развитые листовидные пластинки обычно покрывают большую часть протеросомы. Птероморфы небольшие и иного строения; если их передние углы сильно выдаются вперед, то они тонко заострены.
- 13 (14). Пластинки приращены к протеросоме внутренними краями, оставляя открытой большую часть ее поверхности (рис. 37: 3)... Семейство *Ceratozetidae*.
- 14 (13). Пластинки прикреплены к протеросоме внешними краями, покрывая большую часть или всю ее поверхность; их внутренние

- края нередко сращены друг с другом на значительном протяжении, или даже по всей длине, образуя при этом сплошную чешую, закрывающую всю протеросому (рис. 37:5)... Семейство *Notaspidae*.
- 15 (10). Хелицеры от широкого основания резко суживаются в длинный и тонкий стебелек, несущий на конце маленькую клешню (рис. 37:8). Птероморфы спереди прямоугольные; ее щетинки и обычно щетинки гистеросомы уплощенные, листовидные (рис. 37:9)... Семейство *Pelopsidae*.
- 16 (9). Птероморфы очень маленькие, в виде горизонтальных пластинок на плечевых выпуклостях гистеросомы. Их можно спутать с тектоподиями I и II — выростами протеросомы (рис. 37:10)... Семейство *Oribatulidae*.
- 17 (8). Птероморфы отсутствуют... Субфаланга *Apterogasterina*.
- 18 (29). Хелицеры типичного строения, клешневидные. Пропорции протеросомы и гистеросомы нормальные (рис. 37:7).
- 19 (28). Ноги IV нормальные, не прыгательные, с хорошо развитыми коготками.
- 20 (21). Задний и основные края спинного щита загнуты на брюшную сторону тела, так что его часть хорошо заметна снизу (рис. 37:20, 21)... Семейство *Cyberemaeidae*.
- 21 (20). Края спинного щита не загибаются и не заходят на брюшную поверхность тела.
- 22 (27). Ноги III и IV прикреплены к боковым краям нижней поверхности тела или вблизи них. Основания ног видны сверху (рис. 37:11, 22).
- 23 (24). Ноги очень длинные, часто длиннее тела; если короче, то четковидные из-за сильной вздутости каждого членика (рис. 37:22)... Семейство *Belbidae*.
- 24 (23). Ноги короче тела, нормального строения. Протеросома с килиями, ребрами и пластинками.
- 25 (26). Поверхность спинного щита гладкая или со слабыми точками. Бедрa I и III не имеют сильно вздутой вершинной части на тонком стебельке, а утолщаются постепенно (рис. 37:11)... Семейство *Eremaeidae*.
- 26 (25). Поверхность спинного щита с группой скульптурой или, по крайней мере, с резкой пунктировкой. Бедрa I и II обычно с тонким стебельком и сильно вздутой дистальной частью (рис. 37:18, 19, 22)... Семейство *Carabodidae*.
- 27 (22). Ноги III и IV прикреплены к брюшной поверхности, на значительном расстоянии от боковых краев (рис. 37:12, 13)... Семейство *Liacaridae*.

- 28 (19). Ноги IV прыгательные, с редуцированными коготками (рис. 37:14, 15); у погибших особей всегда вытянуты вперед (рис. 27)... Семейство *Zetorchestidae*.
- 29 (18). Хелицеры очень длинные и тонкие, ножевидные; на конце мелкопильчатые (рис. 37:16). Протеросома выглядит непропорционально маленькой в сравнении с крупной шаровидной гистеросомой (рис. 37:17)... Семейство *Gustaviidae*.
- 30 (7). Половое и анальное отверстия крупные, соприкасающиеся друг с другом и занимающие всю длину опистосомы (рис. 37:23, 27)... Фаланга *Macropylina*.
- 31 (40). Половое и анальное отверстия окружены общей узкой хитиновой рамкой, занимающей малую часть брюшной поверхности гистеросомы (рис. 35, 39)... Субфаланга *Circummarginatae*.
- 32 (33). Гистеросома вальковатая, почти цилиндрическая; ее щетинки более или менее листовидно-расширенные... Семейство *Lohmanniidae*.
- 33 (32). Брюшная поверхность гистеросомы уплощенная, спинная слабо выпуклая или плоская.
- 34 (35). Спинная поверхность гистеросомы покрыта несколькими (2–5) отдельными щитками, разграниченными поперечными швами (рис. 37:24)... Семейство *Hypochthoniidae (Paleoacaridae)*.
- 35 (34). Спинная поверхность гистеросомы покрыта единым нерасчлененным щитом.
- 36 (39). Спинная поверхность гистеросомы слегка выпуклая.
- 37 (38). Трихоботрии отсутствуют; на их месте сидят длинные простые щетинки. Щетинки голеней и лапок большей частью шиповидные (рис. 37:25)... Семейство *Malaconthridae*.
- 38 (37). Трихоботрии обычно хорошо развиты; щетинки ног не шиповидные (рис. 37:26)... Семейство *Trhypochthoniidae*.
- 39 (36). Спинная поверхность гистеросомы плоская, обычно с приподнятыми краями и вогнутой серединой (рис. 37:28)... Семейство *Camisiidae*.
- 40 (31). Половое и анальное отверстия окружены широкими участками крупного брюшного щита, занимающего почти всю центральную поверхность опистосомы (рис. 37:29)... Субфаланга *Immarginatae*.
- 41 (42). Спинная поверхность гистеросомы сильно выпуклая, открытая, без покрывающих личных шкурок предшествующих стадий развития... Семейство *Hermanniidae*.
- 42 (41). Спинная поверхность гистеросомы плоская или слабо выпуклая, покрытая слоями эксцентрически расположенных личных шкурок, которые клещ продолжает носить на себе. Половые

пластинки разделены на 2 части поперечной бороздой, Обычно задний конец тела вытянут конусом (рис. 37: 30)... Семейство *Neolioididae*.

- 43 (6). Граница спинного щита с брюшным проходит впереди анального отверстия, лежащего на загнутом вниз спинном щите; половое отверстие остается на брюшном щите (рис. 37: 32, 34)... Субкогорта *Diagastres*.
- 44 (45). Гистеросома цилиндрическая. Половое отверстие очень маленькое, сдвинутое к самому концу брюшного щита и таким образом непосредственно примыкающее к анальному (рис. 37: 31, 32)... Семейство *Eulohmanniidae*.
- 45 (44). Гистеросома мешковидная. Крупное половое отверстие смещено вперед, непосредственно за максиллярные пластинки ног IV, на большое расстояние от анального отверстия (рис. 37: 33, 34)... Семейство *Nonhermanniidae*.
- 46 (5). Протеросома подвижно сочленена с гистеросомой и может складываться с ней в замкнутый шар (рис. 37: 35). Ноги с 6 свободными члениками, так как тазики в значительной степени обособлены от тела... Когорта *Ptyctima*.
- 47 (48). Брюшной щит не развит. Анальные и половые пластинки очень длинные, смыкающиеся концами или даже сливающиеся в очень длинные анагенитальные пластинки. Клещи относительно крупные (рис. 37: 35, 36, 37)... Семейство *Phthiracaridae*.
- 48 (47). Брюшной щит хорошо развит. Небольшие половое и анальные отверстия широко разъединены между собой (как у *Brachypylina*). Относительно мелкие клещи (рис. 37: 38)... Семейство *Mesoplophoridae*.
- 49 (2). Покровы тонкие, глянцевитые или бороздчатые, реже зернистые. Если они уплотнены, то тело щитовидное и ротовые органы недоразвиты (рис. 38: Г). Протеросома отделена бороздой, реже слита с гистеросомой. Трихоботрии, стигмы и трахеи отсутствуют. Лапки с сидячими или стебельчатыми присосками с непарным коготком, развитым в разной степени, или без коготка... Когорта *Acaridia*.
- 50 (51). Хелицеры с ножевидным или пильчатым неподвижным пальцем и недоразвитым подвижным (рис. 35: А). Педипальпы с листовидными разраращениями и двумя бичевидными щетинками. Тело снизу перед анальным отверстием с двумя парами кольцевидных органов (рис. 35: Д)... Надсемейство *Apoetoidea*.
- Комментарий:** Сапрофаги. Гипопусы часто заносятся мухами на пищевые продукты.

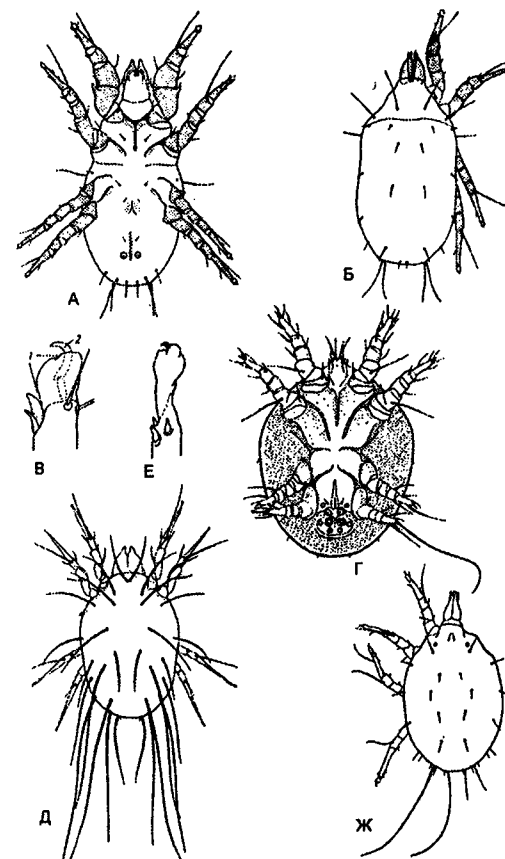


Рис. 38. Диагностические признаки тироглифид (*Tyroglyphoidea*) (по Захваткину, 1953):

А — мучной клещ *Tyroglyphus farinae*, самец снизу; Б — то же, самка сверху; В — то же, конец лапки (1 — предлапка, 2 — коготок); Г — то же, гипопус снизу; Д — *Glycyphagus destructor*, самец сверху; Е — то же, конец лапки; Ж — *Carpoglyphus lactis*, самка сверху

- 51 (50). Хелицеры клешневидные, педипальпы без листовидных разращений и бичевидных щетинок; кольцевидные органы перед анальным отверстием отсутствуют.
- 52 (53). Покровы гладкие, глянцевитые, реже мелкозернистые и более плотные. Лапки с когтевидным, иногда очень мелким эмподием, погруженным основанием в перепончатые присоски развитые в разной степени, сидячие или на стебельчатом претарзусе (рис. 38: А, Б, В, Г). Под половыми клапанами две пары пальча-

тых половых присосок (рис. 38: А) Самцы часто с дисковидными присосками по бокам анальной щели. Расселительные дейтонимфы или покоящиеся гипопусы отличаются щитовидным телом с уплотненными покровами и недоразвитыми ротовыми органами в виде маленькой вилочки. Снизу на гистеросоме системы присосок или зажимов (рис. 38: Г)... Надсемейство *Tyroglyphoidea* (*Acaroidea*) — Хлебные, амбарные или тироглифоидные клещи.

Комментарий: Свободноживущие, многоядные обитатели почвы, растительных остатков в полях, норах и гнездах позвоночных животных и насекомых, запасов пищевых продуктов. В фазе гипопусов устойчивы к высыханию и расселяются на насекомых, грызунах и птицах. Проникая в амбары, склады, жилые помещения размножаются в массе на пищевых продуктах, повреждая и засоряя их. При контактах с человеком вызывают дерматиты, зуд, астматические и аллергические реакции; при попадании в пищевую тракт — катар и желудочно-кишечные расстройства. Сохраняя жизнеспособность, обнаруживаются в кале, моче, мокроте и других выделениях.

Представители:

Tyroglyphus farinae (рис. 38: А) — Мучной клещ. Широко распространенный синантропный вид, обитающий в амбарах и складах с нерегулируемыми режимами хранения и в полевых условиях.

Tyrophagus poxius — Удлиненный клещ. То же.

Tyrophagus perniciosus — то же.

Aleuroglyphus ovatus — Темноногий клещ. То же.

Caloglyphus rodionovi — Клещ Родионова. То же.

Glycyphagus destructor — Волосатый клещ (рис. 38: Д). То же и в сухофруктах, коллекциях насекомых и музейных.

Glycyphagus domesticus — В разнообразных субстратах в помещениях, реже в амбарах, скирдах, ометах.

Rhizoglyphus echinopus — Луковичный клещ. Широко распространенный вредитель луковиц, корнеплодов и клубнеплодов, корней злаков и виноградной лозы.

Tyrolichus casei — Сырный клещ. Размножается и повреждает сыры, старые медовые соты, зерно, коллекции. В природе под корой пней.

Carpoglyphus lactis — Обычен в помещениях на субстратах содержащих органические кислоты (молочную, уксусную, янтарную), кисло-молочные и бродящие пиво, старый сыр, гнилые овощи. Вызывает острые желудочно-кишечные расстройства и подозрения в возможности эндопаразитизма.

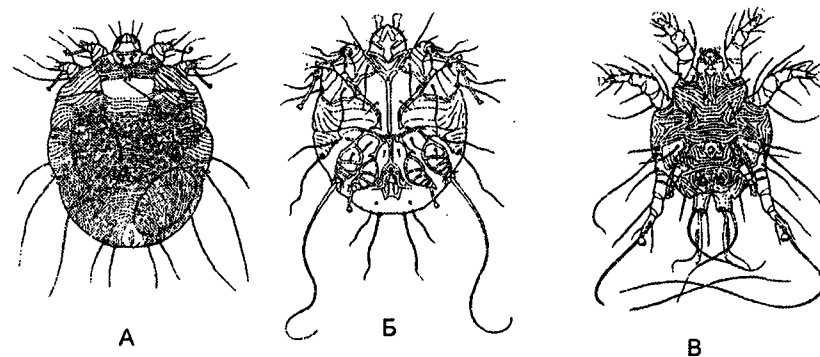


Рис. 39. Чесоточные клещи *Sarcoptoidea* (по Беклемишеву, 1958):

А — чесоточный зудень *Acarus siro* (*Acaridae*), самка сверху; Б — то же, самец снизу; В — чесоточный клещ-кожеед *Chorioptes equi* var. *cuniculi*, самец снизу

53 (52). Покровы тела тонкобороздчатые, шиповатые или мелкочешуйчатые (рис. 35: З; рис. 39: А, Б, В); в редких случаях гладкие. Лапки без коготков с перепончатыми претарзусами обычно в виде присосок.

54 (55). Тело вытянутое, вальковатое с поперечной штриховкой на покровах. Щиток протеросомы часто прикрывает передним краем ротовые органы. Ротовые органы или членики одной или нескольких пар ног приспособлены к прикреплению на волосках шерсти животных (рис. 35: Б, Е)... Надсемейство *Listrophoroidae*, семейство *Listrophoridae* — Волосяные клещи.

Комментарий: Паразиты шерсти млекопитающих, обычно специфичные в выборе хозяев.

55 (54). Прикрепительные приспособления ротовых органов и ног отсутствуют.

56 (57). Тело овальное или вытянутое, иногда уплощенное. На спинной стороне обычно 4 щитка: протеросомальный, опистомальные и два боковых. Самцы, как правило, гетероморфны (мелкие и крупные) и резко отличаются от самок крупными лопастями на заднем конце тела. Лапки обычно со стебельчатыми или сидячими листовидно расширенными претарзусами. Виды рода *Knemidocoptes* — внутрикожные паразиты птиц, несколько напоминающих чесоточных зудней, но отличающихся конечным положением анального отверстия, отсутствием на спине шипиков, строением претарзусов и другими признаками (рис. 35: З)... Надсемейство *Analgesoidae* — Перьевые клещи.

Комментарий: Паразитируют в оперении, в коже и внутренних органах птиц, вызывая симптомы кнемидокоптоза (см. в моих записях). Куриный, или ножной зудень — *Knemidocoptes mutans* (рис. 35: З) вызывает тяжелые поражения кур и других домашних птиц. *Dermatophagoides scheremetewski* вызывает у человека особую форму чесотки с поражением волосистых частей тела. Болезнь, длящаяся годами диагностировалась как себоррейная экзема. Возбудитель найден в моче и мокроте.

- 57 (56). Тело овальное или круглое, обычно выпуклое. На спинной стороне только один протеросомальный щиток, реже (у самцов *Psoroptidae*) имеется и опистосомальный щиток или все щитки отсутствуют и тело слитное (*Cytoditidae*). Лапки с тонкими стебельчатыми присосками претарзусов, иногда лапка с когтевидной вершиной. Половой диморфизм слабо выражен... Надсемейство *Sarcoptoidea* — Чесоточные клещи.

Комментарий: Внутрикожные и накожные паразиты животных и человека.

- 58 (61). Тело разделено на протеросому и гистеросому явственной поперечной бороздой (рис. 39: А, Б, В). Покровы бороздчатые, иногда шиповатые или чешуйчатые.

- 59 (60). Тело почти шаровидное. Его задний край у самца закругленный, без лопастевидных выростов. Ротовые органы и ноги очень короткие... Семейство *Acaridae* — Чесоточные зудни.

Комментарий: Прогрызают узкие ходы в коже млекопитающих. Чесоточный зудень *Sarcoptes scabiei* (рис. 39: А, Б) вызывает зудневую чесотку у человека. Разные формы этого вида поражают домашних и диких животных. Виды рода *Psoropodectes* паразитируют на коже летучих мышей, а рода *Notoedres* — в коже грызунов.

- 60 (59). Тело широкоовальное, уплощенное. У самцов на его заднем конце листовидные выросты со щетинками (рис. 39: В)... Семейство *Psoroptidae* — Чесоточные клещи-накожники и кожееды.

Комментарий: Паразитируют под чешуйками эпидермиса многих диких и домашних животных.

- 61 (58). Тело не разделенное бороздой с гладкими покровами. Ротовые органы преобразованы в сосущий аппарат. Ноги относительно длинные с пальцевидными претарзусами... Семейство *Cytoditidae*.

Комментарий: Паразитируют в подкожной клетчатке и внутренних органах млекопитающих и птиц. *Cytodites nudans* обычен

в воздушных мешках и около горла у куриных. Близкий вид найден в жировой ткани человека.

- 62 (1). Хелицеры игловидные, колющие или с когтевидным подвижным пальцем и недоразвитым неподвижным, либо с клешней без зубчиков; в редких случаях с малозаметными зубчиками. Педипальпы свободные, щупальцевидные и разнообразные, пяти — двучлениковые, часто с когтевидным выростом на голени (рис. 40: А, Е); иногда превращены в хватательные органы, редко

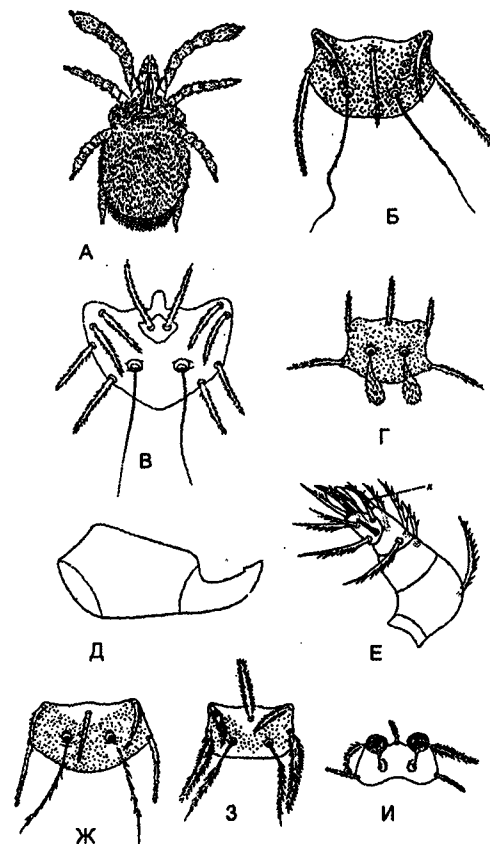


Рис. 40. Диагностические признаки *Trombiculidae* (по Беклемишеву, 1958):

А — *Trombicula pavlovskiy*, дейтонима сверху; Б — *Trombicula zachvatkini*, протеросомальный щиток личинки; В — *Leeuwenhoekia major*, то же; Г — *Neoschoenngastia latyshevi*, то же; Д — *Trombicula* sp., хелицера личинки; Е — *Trombicula* sp., палепа личинки (к — когтевидный вырост голени); Ж — *Trombicula vulgaris*, протеросомальный щиток личинки; З — *Trombicula orientalis*, то же; И — *Neoschoenngastia angusta*, то же

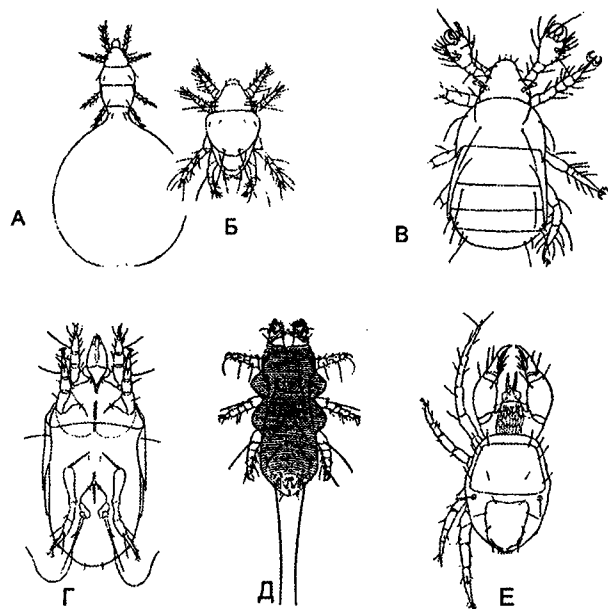


Рис. 41. Клещи семейств *Pyemotidae* (по Беклемишеву, 1958):

А — пузатый клещ *Pyemotes ventricosus*, оплодотворенная самка сверху; задняя часть тела заполнена яйцами; Б — то же, самец сверху; В — *Pygmephorus forcipatus*, самка сверху; *Tarsonemidae*: Г — *Tarsonemus interruptus*, самка снизу; *Myobiidae*: Д — *Myobia musculinus*, самка сверху; *Cheyletidae*: Е — *Cheyletus trux*, самец сверху

недоразвиты и плохо различимы. Покровы тела тонкие, бороздчатые, иногда сетчатые или на теле имеются щитки, образующие расчлененный панцирь (рис. 41: В). Трахеи открываются парой малозаметных стигм у основания хелицер или неразвиты. Тазики слиты с телом, обычно уплощенные и превращены в коксальные щитки; реже образуют под покровами аподемы. Лапки с когтевидным рассеченным или перистым эмподием; реже он имеет вид присоски. Имеются в разной степени развитые парные коготки, либо они недоразвиты или нет эмподия... Подотряд *Trombidiformes*.

63 (82). У нимф и взрослых клещей 4 пары ног, у личинок 3 пары ног.

64 (67). Членистая гистеросома покрыта 2–5 щитками, налегающими друг на друга по бокам тела (рис. 41: В; рис. 44: 1, 4) или разделена на крупную переднюю часть, несущую III и IV ноги, и маленькую заднюю часть, раздувающуюся у самок формирующимися яйцами (рис. 41: А, Б, В, Г). Ротовые органы обособлены

в виде гнатемы, или головки. На протеросоме самок колбовидные трихоботрии... Надсемейство *Tarsonemini*.

65 (66). Ноги IV у самцов и самок развиты так же как и все остальные, с коготками (рис. 41: В). Они причленяются у края тела и почти целиком видны сверху. Ноги I иногда с крупным непарным коготком на конце... Семейство *Pyemotidae*.

Комментарий: Встречаются в растительных остатках, в сене, в запасах зерновых продуктов. Высасывают гемолимфу насекомых и их личинок. Широко распространенный хищный Пузатый клещ *Pyemotes ventricosus* (рис. 41: А, Б; рис. 44: 3) нападает на человека, вызывая зуд, сыпь, иногда лихорадочные симптомы. Самка живородяща и задняя половина ее тела вздувается шарообразно. Мелкие самцы живут на ее теле и питаются ее гемолимфой.

66 (65). Все ноги короткие, задние почти целиком скрыты под телом (рис. 41: Г, Д, Е). Ноги IV пары у самцов в виде щипцов, у самки недоразвиты, очень тонкие, без коготков и оканчиваются длинными щетинками... Семейство *Tarsonemidae*.

Комментарий: Хищные и растительноядные виды, встречающиеся в почве, растительных остатках, запасах зерна, на насекомых и позвоночных животных. Многие вредят культурным растениям.

67 (64). Гистеросома не расчленена и все прочие признаки иные.

68 (69). Тело червеобразное; задняя суженная и вытянутая его часть с тонкой кольчатостью (рис. 1: 2Б; рис. 42: Г). Педипальпы короткие, трехчлениковые; ноги очень короткие, у неполовозрелых фаз в виде сосочков. Микроскопически мелкие эндопаразиты млекопитающих и человека... Надсемейство *Demodicoidea*, семейство *Demodiciae* — Железницы и угрицы.

Комментарий: Паразитируют в волосяных сумках и кожных железах млекопитающих. При массовом поражении проникают во внутренние органы. Железница угревая — *Demodex folliculorum* вызывает демодекоз и у человека. У домашних животных встречаются близкие формы того же вида и рода.

69 (68). Тело не червеобразное, прочие признаки иные.

70 (71). Передние ноги короткие с толстыми уплощенными члениками, видоизмененными коготками и дополнительными выростами, способствующими укреплению клеща на волосе животного. Остальные ноги обычные, с серповидными коготками. Тело без щитков и бороздчатыми покровами (рис. 41: Д). Хелицеры с игловидными пальцами... Семейство *Myobiidae*.

Комментарий: Наружные паразиты мелких млекопитающих, сосущие кровь и лимфу через проколы эпидермиса.

- 71 (70). Передние ноги обычного строения.
- 72 (81). Тазики не имеют вида крупных коксальных щитков, слитых друг с другом. Тонкие покровы бороздчатые, реже сетчатые или зернистые; на спинной стороне 1–2 щитка или они отсутствуют. Ноги не плавательные. Живут на суше.
- 73 (78). Голень педипальп заканчивается когтевидным выростом, у основания которого причленяется маленький (5-й) членик (рис. 40: Е). Хелицеры обычно с недоразвитым неподвижным пальцем и с когтевидным или игловидным подвижным.
- 74 (75). На спинной стороне тела два тонких щитка. Между педипальпами имеется клювовидный рострум, из которого выдвигаются игловидные хелицеры (рис. 41: Е). Педипальпы в виде крупных щипцов; их второй членик сильно увеличен, коготь четвертого членика крупный, часто с рассеченным краем... Семейство *Cheyletidae* — Хищные клещи.

Комментарий: Поедают мелких членистоногих среди растительных остатков, в зерновых продуктах, в гнездах и на теле млекопитающих и птиц. Попадая на кожу могут вызвать зуд и местные воспаления.

- 75 (74). Педипальпы с небольшим когтем на четвертом членике не имеют вида щипцов.
- 76 (77). Желтоватые, розовые и ярко красные клещи с одним щитком на протеросоме в виде кля. Подвижный палец хелицер и виде когтя. Трихоботрии хорошо развиты, булавовидные, веретеновидные или в виде волоска. Личинки очень мелкие с плоским щитком протеросомы и лапками с тремя коготками. Нимфы и взрослые намного крупнее с телом, густо опушенным волосками (рис. 40)... Надсемейство *Trombae* — Краснотелки.

Комментарий: Нимфы и взрослые живут в верхних слоях почвы, в дерне и под опавшей листвой, ведя образ жизни свободных хищников. Личинки семейства *Trombidiidae* паразитируют на насекомых, а *Trombiculidae* — на позвоночных животных. Последние подстерегают прокормителей в растительности. Присасываясь к коже человека, вызывают зуд и жжение, местное воспаление и симптомы лихорадки. Некоторые виды являются переносчиками патогенных риккетсий — возбудителей японской речной лихорадки цуцугамуси.

Trombicula autumnalis. Личинки нападают на мелких млекопитающих и нередко на человека в Европейской части России,

в южных районах Европы и в Средней Азии, вызывая дерматит и симптомы лихорадки.

Trombicula zachvatkini. Личинки нападают на мелких млекопитающих и птиц на юге России.

Trombicula vulgaris. Личинки нападают на мелких млекопитающих и человека на юге России и в Средней Азии...

Trombicula dubinini, Личинки на мышевидных грызунах на юге России до Приморского края и Кореи.

Trombicula pulchra. Личинки на грызунах и насекомоядных на Северном Кавказе и в Средней Азии.

Trombicula pomeranzevi и близкие виды, распространенные в Приморском крае. Личинки на мелких млекопитающих и птицах.

Neoschoengastia latyshevi. Личинки на грызунах по всей Евразии.

Neoschoengastia angusta. Личинки на грызунах, насекомоядных и птицах на юге Европейской части России.

Neoschoengastia rotundata. Личинки на грызунах и насекомоядных в Средней Азии и в Приморье.

Leeuwenhoekia major. Личинки на грызунах на Северном Кавказе и в Средней Азии.

- 77 (76). Зеленоватые, пестро окрашенные, желтые и ярко-красные клещи с мягкими тонкобороздчатыми покровами (рис. 42: А, Б), реже с более плотными и сетчатыми. Трихоботрии отсутствуют. Хелицеры, сросшиеся в основании, имеют подвижные пальцы в виде тонких стилетов. Лапки с парой мелких видоизмененных коготков с железистыми волосками и когтевидным, рассеченным или перистым эмподием (рис. 42: В)... Надсемейства *Tetranychoidae* и *Trichadenoidea* — Паутинные и плоские, или тетранихоидные клещи.

Комментарий: Многие виды вредят, высасывая соки из листьев и других зеленых частей растения.

- 78 (73). Педипальпы щупальцевидные и чаще коленчатые, на конце с пучком щетинок. Когтевидного выроста на их четвертом членике нет. Клещи хелицер без зубчиков или с игловидным подвижным пальцем. Лапки с двумя коготками и перистым эмподием.
- 79 (80). Обычно яркоокрашенные, пестрые, красные и фиолетовые клещи. Хелицеры и ротовой конус вытянуты в клюв. Педипальпы коленчатые, тонкие и длинные. Надсемейство... *Bdelloidea*, семейство *Bdellidae* — Бделиды.

Комментарий: Обычны в почве, в скоплениях растительных остатков, в запасах зерна. Хищничают на мелких насекомых и клещах.

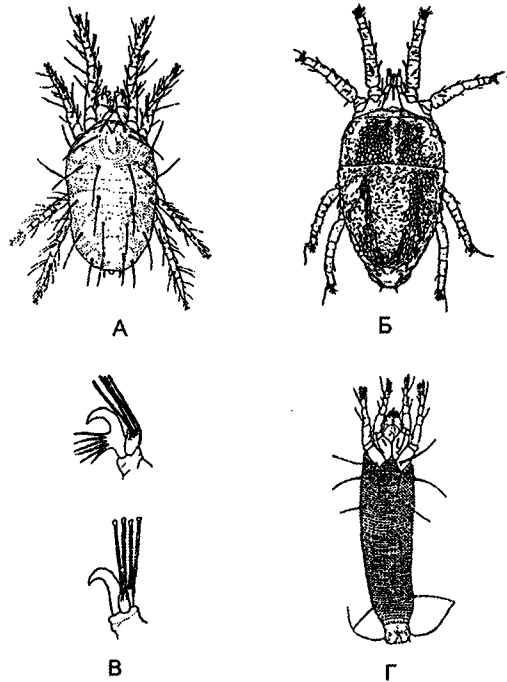


Рис. 42. Диагностические признаки *Tetranychoidae* и *Eryophyoidea* (по Беклемишеву, 1958):

А — обыкновенный паутинный клещ *Tetranychus urticae*, самка сверху; Б — плоский клещ *Brevipalpus abovatus*, самка сверху; В — строение эпигония и коготков у паутинных клещей; Г — четырехногий галловый клещ *Eriophyes mali*, самка снизу

80 (79). Мелкие, желтоватые или беловатые клещи. Хелицеры и ротовой конус не вытянуты клювом. Педипальпы более короткие и подогнуты вниз... Надсемейство *Tydeoidae*, семейство *Tydeidae* — Тидеиды.

Комментарий: В детрите, в сене, в запасах зерна и на растительности, Хищники. Некоторые виды, попадая на кожу животных и человека, могут вызвать зуд и дерматиты.

81 (72). Живут в воде. Покровы кожистые с разнообразной скульптурой, нередко ярко окрашенные. Хелицеры с подвижным пальцем в форме когтя или серпа. Ноги плавательные (рис. 1: 3А) или тело покрыто несколькими щитками. Тазики ног в виде крупных коксальных щитков и в той или иной мере слитых друг с другом... семейство *Hydrachnellae* — Водяные клещи.

Комментарий: Разнородные семейства, объединенные образом жизни в пресных и морских водах. Большинство хищничает на мелких ракообразных и личинках насекомых; некоторые растительноядны. На личиночной фазе паразитируют на насекомых и моллюсках.

82 (63). Микроскопически мелкие клещи с тонкокольчатым червеобразным телом и двумя парами ног на всех стадиях развития (рис. 1: 2В; рис. 42: Г; рис. 46).

Надсемейство *Eriophyoidea* (Tetrapodili) — Четырехногие, или галлообразующие, клещи.

Комментарий: Живут на листьях, в почках или наростах разнородной формы (галлах), развивающихся при сосании соков. Вредят многим культурным растениям, передавая им вирусные болезни.

§ 3. Подотряд Саркоптиформные клещи — Sarcoptiformes

Саркоптиформные клещи составляют большую часть отряда Acariformes и подразделяются на панцирных (Oribatei) и акаридиевых (Acaridiaceae). Низшие представители группы (*Palaeacaroidae*) очень близки низшим тромбидиформным клещам (Endeostigmata, подотряд Trombidiformes), высшие значительно разошлись друг от друга.

Для подавляющего большинства характерно акаридное расчленение тела на протеросому и гистеросому, но у форм с растяжимыми покровами (особенно у паразитов) эти отделы сливаются друг с другом. На протеросоме расположены трихоботрии для восприятия колебаний воздуха и сотрясаний субстрата. Они образованы щетинкой разных форм и размеров, погруженных основанием в ботридию, как в бокал или чашу. Трихоботрий нет у акаридий, кроме редкого тропического семейства *Pediculocheilidae*. Развитых глаз нет, но иногда под покровами имеются скопления светочувствительных клеток, а свет и темноту различают все клещи. У саркоптиформных клещей нет стигм, но трахеи нередко развиты и открываются через поры или поровые поля.

Наличие клешневидных хелицер, приспособленных для питания твердой пищей, характерно для подотряда, но у некоторых в связи с паразитированием или приспособлением к высасыванию гиф грибов и выгрызанию растительной паренхимы они значительно видоизменились. Тазики ног обычно прирастают к телу и образуют аподемы, под покровами на брюшной стороне тела. Этого нет только у отдельных групп панцирных клещей, например у *Palaeacaridae*.

У орибатид взрослая фаза, облеченная в панцирь, наряду с размножением обеспечивает расселение и переживание неблагоприятных

условий (рис. 6; рис. 36; рис. 37). У свободноживущих акаридий (syn. *Tyroglyphoidea*) расселение и переживание обеспечивается дейтонимфой — гипопусом, сохраняющим жизнеспособность даже пройдя сквозь кишечный тракт крупных животных (рис. 38: Г). При переходе акаридий к паразитизму эта фаза развития выпадает. Таковы перьевые клещи (*Analgesoidea*), чесоточные (*Sarcoptoidea*), волосяные (*Listrophoroidea*).

Исходной жизненной формой Sarcotiformes являются свободноживущий сапрофаг с последовательной дифференциацией фаз в онтогенезе, начиная с вылупляющейся из яйца личинки, затем протонимфы, дейтонимфы и тритонимфы, развивающих новые сегменты тела посредством анаморфоза и достигающих половой зрелости после линьки на имаго. Наибольшая примитивность организации и онтогенеза характерна для представителей надсемейства *Palaeacaroidae*, сохранивших 13 сегментов тела и рагоидный тип тагмозиса (рис. 29: Б), сближающий их с фалангами (*Solifugae*). Близкие к ним сегментированные *Endeostigmata* отличаются тритиреоидным тагмозисом (рис. 29: А) и признаками, позволяющими отнести их к подотряду *Trombidiformes* в качестве когорты.

3.1. Когорта Панцирные клещи — *Oribatida* (*Oribatei*)

Панцирные клещи известны из девонских отложений. Они мало изменились за прошедшие 400 млн лет и распространены всюду, доминируя среди почвообитающих клещей. Соперничая с дождевыми червями в переработке гумуса, они принимают деятельное участие в почвообразовательном процессе. Между тем панцирные клещи появились, когда почвы еще не было. По обилию видов они превосходят все другие группы клещей. Их благополучие и долговечность обеспечены жестким панцирем взрослых форм и наличием трахей при исходном, почти архаичном онтогенезе.

Все орибатиды существуют в жизненной форме свободноживущего почвенного сапрофага. Среди них неизвестны паразиты и хищники. Их размеры варьируют от 0,2 до 2,5 мм, а окраска — от молочно-белой (палеоакариды) до черной (карабодиды и галумниды). Они преобладают среди почвообитающих клещей — на их долю приходится до 90 % от их общего числа. В хвойных лесах численность орибатид измеряется сотнями тысяч на 1 м², а их биомасса сопоставима с биомассой всех других обитающих здесь животных. В переработке растительного опада и подстилки им принадлежит ведущая роль. Разложение этих субстратов без участия орибатид тормозится в 6–8 раз, как, впрочем, и метаболизм пестицидов, внесенных в почву. При этом, они не только ускоряют ритм биогенного круговорота веществ, но соучаствуют в образовании и трансформации метаболитов своими трупами, выделениями и экскрементами. Имеются сведения, что крохотные лягушки-древозлазы Центральной Аме-

рики, лишенные возможности питаться орибатидами, теряют способность к синтезу стрельного яда — батрахотоксина.

3.1.1. Палеоакариды — *Palaeacaroidae*

Мелкие (0,2–0,5, редко до 0,6 мм) прозрачно-белые клещи с интенсивно черными щетинками и их производными (боковыми коготками лапок, пальцами хелицер, максиллами педипальп, генитальными крючьями) и обычно с просвечивающим темным содержимом кишечника из перевариваемых спор и гифов грибов (рис. 29: Б). Головной щит и склериты опистосомы настолько прозрачны, что их границы различимы только при сильном увеличении микроскопа. Лобный козырек, развитый в разной степени, но обычно нависающий, крупный, со срединным глазом на внутренней стороне.

Характерно обособление затылочного сегмента головы от впередилежащих, мягкая кожная складка, отделяющего его от разграниченных сегментов III и IV пар ног и консолидированной опистосомы, что отличает тагмозис рагоидного типа от более обычного для *Oribatei* и вообще для *Acariformes* акаридного расчленения тела.

Основания крупных клешневидных хелицер и пальпы педипальп не прикрыты и видны сверху. Ноги, не считая тазиков, шестичлениковые с двучлениковыми бедрами. Лапки взрослых клещей и нимф обычно трехкоготковые, с двумя боковыми коготками и когтевидным эмподием между ними. Иногда эмподий редуцирован, и тогда лапки только с двумя коготками. Фамулос I лапок необычен — загнут на конце или опушен, реже щетинковиден. Сегментарные наборы хет на покровах весьма полные (ортотрихия). Наружные гениталии хорошо развиты; выпячиваемый половой конус и генитальные щупальца крупные. Предличинка, неподвижная и не питающаяся самостоятельно, имеет развитые конечности и две пары упругих лобных щетинок, торчащих из разрываемой ею оболочки яйца. Коксальные органы личинки похожи на генитальные щупальца. Последующее развитие включает протонимфу, дейтонимфу и тритонимфу, линяющую на похожее на нее взрослое существо. Характерных для орибатид резких преобразований ее организации при последней линьке и явной имагинизации половозрелой фазы у палеоакаридов не происходит (рис. 33). Они гигрофильны и обитают по всему свету, предпочитая селиться в лесной подстилке. Надсемейство включает 6 семейств примитивных и близких орибатидам клещей.

3.1.2. Орибатиды

Для большинства орибатид характерен мощный темноокрашенный панцирь — своего рода капсула, снабженная отверстием для ротового аппарата (камеростом) и герметичными клапанами, прикрывающими половой аппарат и анус. Тело орибатид, как и всех других *Actinochitinosi*,

состоит из протеросомы (P), соответствующей голове примитивных *Chelicerata*, включающей комплекс ротовых органов (гнатосому) и 2 пары передних ног (pI, pII), и более крупной гистеросомы (H), соответствующей слившимся между собой груди (метаподосомы) с 2 парами задних ног и брюшка (опистосомы) (рис. 6: А). Эти два отдела тела у большинства орибатид неподвижно сращены друг с другом и разграничены только сверху поперечной (сеюгальной) бороздой (s), но иногда они соединены мягкой межсегментной перепонкой, и в таких случаях протеросома подвижна в отношении гистеросомы, а у группы *Ptyuctima* даже может подгибаться под нее так, что тело складывается вдвое. Очень редко (у некоторых *Galumnidae*) граница между протеросомой и гистеросомой не выражена. В состав обычно нерасчлененной гистеросомы входят сегменты груди (метаподосомы) с двумя парами задних ног и брюшко (опистосома) (рис. 6: Б; рис. 37: 3, 4). Исключение составляют *Palaeacaridae* с рагоидным расчленением тела. Здесь, как у *Solifugae*, тело разделяется на голову, обособленный затылочный сегмент со второй парой ног, разграниченные сегменты ног 3-й и 4-й пары (матаподосома) и на лишенное конечностей брюшко (рис. 6: Г). Они и примитивные *Hypochthonoidea* сохраняют сегментацию во взрослом состоянии.

Спинная поверхность протеросомы (рис. 6: А, В) покрыта цельным головным щитом (*aspis*), передний край которого нависает в виде козырька (тектум, или *rostrum* — r), покрывающего ротовые органы. Этот щит часто несет пару продольных килей или, чаще, листовидных пластинок (*lamellae*, L), передние концы которых торчат в виде острия; иногда пластинки соединены спереди перемычкой (*translamella*, T). В задних углах головного щита размещены крупные, обычно булавовидные щетинки — трихоботрии (*tr*), основания которых погружены в чашевидную ботридию (b). Иногда они гребенчатые, веерообразные или заостренные. Трихоботрии особенно характерны для орибатид, хорошо развиты и разнообразны. Вероятно, они фиксируют малейшие колебания субстрата и воздуха. Орибатиды реагируют на них, впадая в танатоз — в состояние мнимой смерти. На вершинах продольных килей, впереди от трихоботрий, имеется пара килевых щетинок (*sl*), а ближе к сеюгальной борозде — пара межкилевых щетинок (*si*). Близ конца нависающего козырька расположена пара лобных щетинок. Сверху на протеросоме примитивных орибатид расположено 6 пар щетинок, у остальных — только 5 пар. На ее нижней поверхности в овальной впадине камеростома размещены ротовые органы. Брюшная поверхность тоже сильно склеротизирована и укреплена неподвижно сращенными с телом тазиками I и II ног, преобразованными в коксальные щиты, либо сведенными до аподем.

Гистеросома, образованная обычно слившимися друг с другом двумя сегментами задних пар ног (метаподосомой) и восемь сегментами

брюшка (опистосомы) у большинства орибатид покрыта общим щитом — ногогастром (рис. 6: В), заходящим краями на брюшко. В передней части он может нести шипы и светлое пятно с линзой и светочувствительными клетками, а по бокам расширяться в пластинчатые или крыловидные птероморфы (*pt*). Нередко они сочленены подвижно с телом и в состоянии танатоза могут прикрывать ноги у крылатых панцирных клещей семейства *Galumnidae*. Число щетинок (хетом), расположенных на щите, варьирует от 16 пар (у примитивных форм) до четырех. Обычно он сплошной, но у примитивных *Hypochthoniidae* (*Palaeacaridae*) расчленен на 2–5 пластинок. На нем имеются щетинки, развитые в разной степени, несколько пар узких щелевидных органов (рис. 6: В — *ip*, *im*), пара выводных отверстий жировых желез (*gl*) в задней половине гистеросомы и несколько пар поровых полей (*ap*, *am*), связанных с дыханием.

Первый брюшной или прегенитальный сегмент (7-й по общему счету) распознается по сегментарным органам — регулярным рядам щетинок. Следующие три сегмента принимают участие в структурах полового аппарата: восьмой образует генитальный конус и яйцеклад самок, или копулятивный орган самцов, с первой парой коксальных органов или щупалец; девятый и десятый — образуют вторую и третью пару щупалец и генитальные створки. Три последние сегмента брюшка появляются из зоны роста последнего, анального сегмента анаморфно, при линьках. Только что слиявшиеся особи отличаются более мягкими и светлыми покровами тела.

На брюшной поверхности гистеросомы, обычно покрытой брюшным щитом (рис. 6: Г) и смыкающимся с ногогастром, имеются половое и анальные отверстия. Первое открывается на уровне оснований III и IV ног, последнее дальше назад. Обычно они не велики и разделены широким участком брюшного щита, но иногда настолько крупные, что соприкасаются друг с другом. Генитальное отверстие прикрыто, как створками, парой подвижных генитальных клапанов (*lg*). Под ними в предгенитальной полости имеются 3 пары генитальных щупалец (*pg*), а также яйцеклад у самок и копулятивный орган у самцов. Анальные клапаны (*la*) анального отверстия обрамлены анальными пластинками, а иногда (у некоторых *Ptyuctima*) образуют с генитальными общие аногенитальные клапаны. Брюшная поверхность гистеросомы укреплена видоизмененными тазиками ног III и IV пары.

Ротовые органы — гнатосома орибатид (рис. 6: Д) грызущего типа. Она спрятана в камеростома и не видна сверху. Двучлениковые хелицеры и особенно максиллы педипальп достигают большой мощности. Их пятичлениковые телоподиты сокращаются до 4, реже до 2–3 члеников, а тазики (гнатокосы) — образуют нижнечелюстной аппарат. Вместе с ги-

постомом (рhur) они несут многочисленные щетинки и другие органы чувств.

Ноги орибатид из 5 свободных члеников (рис. 6: Г) — цилиндрических, четковидных или вздутых, как у *Belbidae*. Их тазики, неподвижно сращенные с телом, образуют систему коксальных щитов, или, погружаясь под поверхность, сокращаются до аподем, к которым крепятся мышцы. Свободные части ног вкладываются в специальные впадины под краями головного щита и прикрываются полностью птероморфами; если они подвижны. Лапки с перепончатым претарзусом (предлапкой), с крупным когтевидным эмподием и парой более мелких коготков, которые иногда редуцируются.

У большинства взрослых орибатид, одетых панцирем, внешняя метамерия не выражена, но проявляется в расположении щелевидных органов и набора щетинок, расположенных рядами (ортотрихия). При выпадении некоторого числа спинных щетинок (метатрихии) возникают сложности в определении сегментарной принадлежности остальных. Они начинают исчезать еще у личинки и протонимфы и не восстанавливаются у имаго. Половой диморфизм у орибатид выражен слабо.

Личинки и нимфы, лишенные панциря и трахей, существуют во влажных условиях почвенной толщи. Короткие хелицеры и педипальпы спрятаны под краями щитка и прикрыты сросшимися в пластинку тазиками педипальп. Тазики ног срастаются с панцирем, а два отверстия снизу — половое и анальное, герметично закрываются парными створками. Покровные органы (щетинки, соленидии на ногах и другие) хорошо развиты, но глаз нет. Примечательно, что у *Hypochthoniidae*, близких *Palaecaridae*, панцирь не столь прочен, как у большинства орибатид.

Взрослые клещи, в отличие от личинок и нимф, не имеющих панциря, способны долгое время существовать в сухом субстрате, в состоянии танатоза. Длинноногие, похожие на мелких панцирных сенокосцев, *Damaeidae* тоже легко переносят сухость воздуха.

Кожные покровы сильно склеротизированы, образуя твердый и обычно темно окрашенный панцирь, одевающий все тело или, по крайней мере, большую его часть; имеются 4–6 пар длинных, извитых, нитевидных и неветвящихся трахей, открывающихся 4 парами стигм в перепонке у основания всех четырех пар ног (между основанием вертлуга и пластинкой тастика). Иногда трахеи расширяются наподобие дыхательных мешков (*Neoliodidae*), но у *Ptyctima* трахей нет. У некоторых они остаются в зачаточном состоянии у основания трихоботрий. У многих, как вспомогательные дыхательные приспособления, имеются поровые поля на спинном щите, хелицерах и ногах.

Глотка открывается щелевидным ротовым отверстием между основаниями хелицер, под верхней губой и гипостомом; ее верхняя стенка

образует глоточный склерит. Широкий, растяжимый пищевод расширен в передней части в глотку, а в задней — в зоб. Средняя кишка с двумя слепыми придатками имеет пару преджелудочных желез. В сравнении с хорошо изученными иксодидами, у панцирных клещей слабо развиты слепые выросты средней кишки. Задняя кишка разделена на толстую и прямую, которая открывается широким анальным отверстием. Выделительная система представлена, как обычно у паукообразных, коксальными железами. Они открываются на протеросоме у основания первой пары ног. Мальпигиевы сосуды у орибатид отсутствуют, но имеются у близких к ним форм. Кровеносная система, как и у всех *Acariformes*, отсутствует.

Центральная нервная система в виде кольца, опоясывающего пищевод из крупного надглоточного и значительно меньшего подглоточного ганглиев.

У самцов имеется сложный копулятивный орган, у самок — яйцеклад, телескопически вбирающийся в тело; в выдвинутом состоянии он нередко превышает его длину и способен расширяться при откладке относительно очень крупных яиц. У некоторых форм он расширяется луковицей с 3 пальцевидными лопастями и щетинками. Самка откладывает обычно от 5 до 15 прозрачных яиц, иногда покрытых темной плотной оболочкой. Живорождение отмечено лишь у отдельных видов (*Ameronothrus* из семейства *Camisiidae*), но весьма характерно так называемое «посмертное живорождение», при котором развивающиеся яйца вообще не откладываются, а остаются в теле матери до ее смерти. Обычно это происходит после зимовки, при которой тело матери обеспечивает зимующим личинкам дополнительную защиту.

Эмбриональное развитие орибатид не изучено. Постэмбриональное развитие протекает по типичной схеме, включающей личинку и нимф трех возрастов (рис. 33: 2). Все они разительно отличаются от взрослого клеща отсутствием плотного панциря и перепончатой, собранной в складки, кутикулой. Вылупляющаяся из яйца личинка с тремя парами ног, лишенная зачатков наружных гениталий, но с хорошо развитыми и разнообразными боковыми (коксальными) органами между тазиками I и II пары ног и с неполным набором хет на заднем конце тела. При развитии нимф оформляются структуры полового аппарата с клапанами и системой генитальных щупалец. Кроме того, пополняются наборы хет на конце тела и происходят иные, более частные проявления органоанаморфозов.

Протонимфа имеет 4 пары ног, причем появившиеся ноги IV пары имеют бедное вооружение из щетинок — всего по 5–7 на лапках и по одной на других члениках. У нее появляется генитальное отверстие с одной парой генитальных щупалец и 1 пара генитальных щетинок. Боковые органы, характерные для личинки, у протонимфы исчезают. Дейтонимфа уже имеет 2 пары генитальных щупалец, три пары генитальных щетинок

и уже многие щетинки на всех члениках ног IV пары. У тритонимфы развивается третья пара генитальных щупалец и дополнительные пары генитальных щетинок, наряду с пополнением осязательного вооружения ног и покровов тела.

После линьки на половозрелую фазу (имаго) появляются новые наборы щетинок, а у высших орибатид — трахеи, жесткий панцирь и многие другие образования (пластинки, птероморфы и др.), совершенно преобразующие облик клеща. Столь разительные изменения предполагают значительные перестройки организации сопоставимой с метаморфозом насекомых с полным превращением. Таким образом, жизненный цикл орибатид разделяется на две фазы. Первая, представленная личинками и нимфами, лишенными панциря и связанных с ним структур, предполагает вегетативное существование в относительно стабильных условиях. Их организация сохраняет состояние, свойственное наиболее примитивным *Sarcoptiformes*. Вторая фаза — фаза имаго орибатид, своеобразна и сосредоточена на воспроизводстве и защите потомков, даже ценою собственной жизни. Длительность развития различна — до 150 дней (*Galumna obvia*) и 45 (*G. nervosa*), причем имаго первого вида живут около 2 лет и при этом способны к длительным миграциям и расселению.

Примечательно, что все неполовозрелые фазы очень похожи друг на друга, различаясь размерами и степенью развития половых органов. Примечательно и постоянство хода онтогенеза, отличающее когорту *Oribatei*, но оно не распространяется на другие признаки их организации. Среди панцирных клещей есть формы с мягкими и почти бесцветными покровами тела (*Palaeacaridae*, иногда выделяемые в группу *Palaeacariformes* вместе с *Parhypochthoniidae*) или лишенные трахей (те же и группа *Ptyctima*); с 2-члениковыми пальцами педипальп (*Epilohmannia*); лишенные трихоботрий (*Malaconothridae*) и т. д. Тем не менее, совокупность всех признаков остается характерной для *Oribatei*, в целом и заметно отличает их от всех остальных *Actinochitinosi*. Еще их отличает от многих медлительность движений и светобоязнь. При внезапном освещении они впадают в танатоз; при этом *Ptyctima* сворачиваются в шар, прикрывая ноги птероморфами.

Видовое разнообразие орибатид рассредоточено по многим семействам и надсемействам. Самые примитивные из них выделены в группы *Palaeacaroidae* и *Parhypochthonoidea*. Близких к ним низших орибатид отличает сбрасывание с тела личинок шкурок, тогда как другие, менее примитивные, носят их на себе. Из диагностических признаков, выделяющих группы орибатид, можно указать на наличие или отсутствие поровых полей на покровах, наличие хорошо развитых трихоботрий и жесткого панциря. Именно поэтому их называют панцирными клещами.

В состав когорты *Oribatei* входят 230 родов и около 1000 видов, но число это, несомненно, составляет лишь малую часть имеющихся в природе. Орибатиды — относительно мелкие (120–1200 микрон) клещи, свободно живущие во мху, в лесной подстилке и растительных остатках. Открытие примитивных *Endeostigmata* и *Palaeacaridae* послужило основанием выделять тех и других в самостоятельный подотряд, наряду с *Sarcoptiformes* и *Trombidiformes*. Их сближает общая примитивность организации и онтогенеза. И те, и другие ведут свободный образ жизни, но одни сапрофагов, а другие хищников. Между тем *Endeostigmata* имеют диагностические признаки *Prostigmata*, сближающие их с *Trombidiformes*. Исходным для них типом тагмозиса является тритиреоидный, а не рагоидный, как у *Palaeacaridae*. Среди орибатид наиболее примитивны 8 видов надсемейства *Palaeacaroidae*, в частности *Hypochthoniida*, с характерным видом *Beklemishevia galeodula*. Заметим, что в системах, где панцирным клещам придан статус надотряда, они входят в отряд *Palaeosomata*. Придавая *Oribatei* (*Oribatida*) ранг и статус когорты, некоторые исследователи выделяют группы: *Aptyctima* (*Brachypylina* и *Macropylina* с подгруппами — *Palaeosomata* и *Eneathronota*) и *Ptyctima*. В других вариантах противопоставляют *Desmonomata*, *Eneathronota*, *Mixonomata*, *Palaeosomata*, *Parhysomata*, *Poronota* и *Ptyctima* или ограничиваются тремя центральными семействами — *Eremaeidae*, живущими в воде *Hydrozetidae* и *Malaconothridae*. В прежних классификациях число отдельных семейств достигало многих десятков, но все они группировались в два надсемейства — *Aptyctima* и *Ptyctima*.

За прошедший век число описанных видов орибатид выросло почти в 10 раз, а их семейств — до полутора сотни. Ранг и статус семейств признаются большинством специалистов, но система орибатид и ранг более крупных таксонов вызывают противоречия. Здесь орибатид и акаридий мы рассматриваем как отдельные группы. Для профессионального изучения тех и других следует обратиться к специальным монографиям, сводкам и определительным таблицам. Можно рекомендовать трехтомный «Определитель обитающих в почве клещей» (Наука, 1975), подготовленной специалистами-акарологами, но он недоступен восприятию начинающих. Здесь мы ограничились более простыми и несколько устаревшими определительными ключами, испытанными поколениями исследователей, вводя комментарии и ремарки о современном положении дел в бурно развивающейся акарологии. Приобщившись к прошлому и проверенным временем традициям, начинающий акаролог сможет обратиться к трудам и консультациям профессионалов, собственные интересы которых обычно сосредоточены на отдельных семействах клещей разных отрядов.

Как уже отмечалось, орибатидаы составляют большую часть (около 80 %) всех почвенных беспозвоночных и преобладают среди клещей; на 1 м² их число достигает 50 000, варьируя по сезонам и в зависимости от увлажнения и освещения. Питаются спорами и гифами грибов, разлагающимися растениями и даже их живыми тканями; при случае яйцами других клещей и нематод. Они встречаются в лишайниках, в гниющей древесине, под корой деревьев, на кустарниках и травах, на скалах и в лесах, и на пастбищах разных типов.

В первой половине прошлого века была установлена связь орибатид с распространением ленточных глист семейства *Anoplocephalidae*, поражающих многих животных. Цистицеркоиды этих паразитов развиваются в теле клещей из заглоченных ими яиц. Промежуточными хозяевами мониезии (*Moniezia expansa*) — одного из опаснейших врагов овцеводства, в наших условиях являются клещи *Galumna obvia* и виды рода *Schelevatoribates*, обитающие на пастбищах. Несколько позднее были выявлены переносчики других видов мониезий и аноплогоцефалей, паразитирующих на лошадях и на хищных млекопитающих. При заглатывании клещами содержимого яиц этих паразитов, в их кишечник выходят онкосферы. Из кишечника клеща они проникают в полость его тела и развиваются до инвазионной фазы цистицеркоида, сохраняющейся длительное время. При заглатывании клещей животными с травой, мхом и другими субстратами, цистицеркоиды попадают в кишечник окончательного (дефинитивного) хозяина. Проникая в его тонкий кишечник, они присасываются к стенкам и вырастают во взрослого, продуцирующего яйца, лентеца.

Распространенность орибатид на любых пастбищах и в других уголках, посещаемых крупными животными, их долговечность и способность к длительным миграциям, требует строгих мер ветеринарного контроля. К настоящему времени списки видов орибатид, причастных к распространению глистных инвазий, существенно пополнились и продолжают пополняться. Уже известно не менее 50 видов орибатид, участвующих в распространении гельминтозов.

3.2. Когорта Акаридии — *Acaridia*

Существует мнение, что когорта должна иметь ранг отряда *Astigmata* классы *Sarcoptiformes*, объединяя 80 семейств, более 1000 родов и 3400 видов. В подотряд *Acaridia* (syn. *Tyroglyphidae*) включены более 400 родов и 1300 хлебных и других близких к ним видов; в подотряд *Psoroptida* — более 600 родов и 2000 видов перьевых клещей и других паразитов. Раньше всех акаридий считали одним надсемейством *Tyroglyphoidea*, противопоставляя свободноживущих и паразитических. Теперь, среди акаридиевых клещей различают множество семейств, объединяемых в 3 морфоэкологические группы: свободноживущих, паразитических, перьевых

и волосяных клещей. Среди свободноживущих, в нашей фауне выделяют семейства *Anoetidae*, *Acaridae*, *Saproglyphidae* и *Glycyphagidae*. Здесь мы представляем всех их как тироглифоидных клещей в противопоставлении паразитическим акаридиям для удобства изложения материала и во избежании возможной путаницы в его восприятии у приступающих к изучению акарологии. Многие пособия и руководства ориентировались на прежние традиции и многие фундаментальные проблемы акарологии были разрешены при использовании, традиционной и теперь уже устаревшей терминологии.

В отличие от панцирных клещей, акаридии имеют мягкие покровы с одним или несколькими щитками на спинной стороне, лишены трихоботрий (кроме *Pediculochelidae*) и обычно с выраженным половым диморфизмом. Половых присосок 2 пары, у самцов часто есть копулятивные присоски на лапках, или в анальной области (аданальные). Гнатосома заметна сверху, реже несколько втянута в окружающей ее камеростом. Тазики ног образуют характерные щитки. На лапках обычны коготки и присоски; если коготков нет, то присоска приобретает форму чаши. Специальной дыхательной системы акаридии не имеют. Особенно разнообразны и многочисленны тироглифиды (*Tyroglyphoidea*). Паразитические акаридии существенно уступают им по числу описанных видов.

3.2.1. Тироглифоидные клещи — *Tyroglyphoidea*

Акаридии по числу видов уступают орибатидам. Свободноживущих называют также хлебными или амбарными клещами (syn. *Tyroglyphidae*). Они легко заселяют всевозможные органические субстраты и в короткие сроки достигают колоссальной численности. В неблагоприятных условиях, когда все активные фазы гибнут, сохраняются дейтонимфы, преобразованные в гипопусов. В этом состоянии они не питаются, не боятся сухости и сохраняют жизнеспособность, даже проходя сквозь кишечный тракт крупных животных. Они чрезвычайно жизнеспособны и вездесущи. Гипопусы выносят глубокое охлаждение, высокие дозы радиации, глубокий вакуум. Их можно было бы испытать на выносливость, вместе с тихоходками, в условиях открытого космоса. Во всяком случае, они легко переносят электронную сканирующую микроскопию, продолжая ползать в поле зрения камеры. От их проникновения очень трудно оградиться и сохранить продуктовые запасы.

Взрослые клещи белые, полупрозрачные, с глянцевитыми не смазывающимися покровами, обычно овальные и сравнительно крупные (0,3–0,5 мм). Ноги и ротовые части желтоватые. Акароидное расчленение тироглифид отличается от состояния панцирных клещей тем, что протеросома всегда отделена от гистеросомы явственной бороздой и тело клеща не заключено в прочную капсулу (рис. 38). На поверхности обоих отде-

лов имеются парные цервикальные и рахиальные продольные борозды, пластически выделяющих осевую часть тела. Они лишены глаз. Кожные покровы мягкие, бесцветные и блестящие, покрыты щетинками разного размера, но всегда постоянными по числу. Протеросомальный щит сведен до теменного киля, и у самцов некоторых *Rhizoglyphini* имеется опистомальный щиток. Изредка покровы вторично уплотнены (*Fusacarus*, *Chortoglyphus*). Брюшная поверхность укреплена видоизмененными тазиками ног, сращенными с телом. Эти кокостернальные структуры либо сведены до узких аподем, либо образуют цельные щитки, слитые с грудным склеритом. Иногда здесь возникают дополнительные склериты, а у самок в задней части брюшка формируется генитальный щиток, покрывающий половое отверстие.

Кожные органы чувств представлены правильными рядами хет, щелевидными или чашевидными органами на гистеросоме, щечными органами на боковых поверхностях протеросомы и псевдостигмальными органами (именуемыми у орибатид трихоботриями) над основаниями I пары ног. На поверхности тела различают теменные, лопаточные, плечевые, спинные, боковые, крестцовые хеты и снизу — коксальные, подплечевые, генитальные, преданальные, постанальные. У основания псевдостигмальных органов открываются протоки коксальных желез, а по бокам гистеросомы — отверстия крупных жировых желез.

Ротовые придатки свободно причленены к телу (рис. 38). Крупные двучлениковые хелицеры с крепкими клешнями грызущего типа. Основные членики коротких педипальп сращены друг с другом в крупную трапезиевидную гипостомальную пластинку, к которой спереди прикрепляются небольшие двучлениковые телоподиты (пальпы), а медиально — их коксальные лопасти. Над ними от верхней губы проходит конический желобок к глотке. Ноги с шестью цилиндрическими члениками имеют перепончатые, похожие на присоску претарзусы и хорошо развитые когтевидные эмподии. Они вооружены рядами хет, которые на лапках могут превращаться в шипы. Иногда у самцов ноги I и III пары развиты намного сильнее, чем другие.

Половой аппарат самок разобщен с половым отверстием. Он видоизменен, и при спаривании самец прикрепляется к самке сзади, под углом, вводя семенную жидкость в копулятивную пору за анальным отверстием. Затем по каналу она переводится в половые пути. Под половыми клапанами самки открывается яйцевыводное отверстие, а у самца копулятивный орган. Яйцевыводное отверстие имеет вид продольной щели и прикрыто парным и непарным клапанами. Под ними размещается пара генитальных присосок. Анальное отверстие находится впереди от копулятивного, края которого иногда разрастаются в копулятивную трубку. У самцов сложно устроенный пенис, выступающий из генитальной щели, у некоторых ви-

дов он функционально связан с парой крупных копулятивных присосок около ануса и двумя парами тарзальных присосок на последней паре ног. Они представляют собой видоизмененные хеты.

Все тироглифоидные клещи откладывают яйца; изредка встречается факультативное живорождение. Самка откладывает 2–3 десятка яиц и, в общей сложности, до 600. Эмбриональное развитие завершается за неделю формированием в яйце предличинки (рис. 33: 3). Вылупляющаяся из яйца шестиногая личинка имеет пару коксальных органов в виде палочек. У нее отсутствуют гениталии, а короткая гистеросома лишь с немногими щетинками около ануса. Пара хет на конце ее брюшка преобразована в длинные псевдоцерки. Вылупляющаяся личинка превращается в протонимфу, которая в благоприятных условиях, минуя фазу дейтонимфы, преобразуется в телеонимфу, соответствующую тритонимфе, и далее в половозрелого клеща. Специфические возрастные признаки протонимфы проявляются в появлении зачаточного генитального отверстия, пары генитальных щупалец, пары генитальных и трех пар аданальных хет. В менее благоприятных условиях постэмбриональное развитие включает особую расселительную и покоящуюся фазу гипопуса, вклинивающуюся между протонимфой и телеонимфой. Она соответствует тритонимфе. Следующая за ней телеонимфа имеет две пары генитальных щупалец и полный набор генитальных щетинок. Она отличается от взрослой особи еще недоразвитым половым аппаратом и отсутствием побочных копулятивных структур у самцов.

Гипопусы, остающиеся в субстрате и «выжидающие» благоприятных условий, почти лишены придатков, напоминая яйцо или цисту в плотной оболочке (рис. 38: Г). Они лишены развитой гнатосомы и существуют за счет накопленных ранее резервов, не исполняя никаких вегетативных функций. Различают расселительных и покоящихся гипопусов. Первые используют пассивные способы расселения, используя в качестве средства транспорта (форезии) различных животных. Они имеют твердый панцирь, покрывающий плоское тело, короткие ноги и специальные приспособления для прикрепления к насекомым или грызунам. В первом случае (энтомохорные гипопусы) из щетинок развиваются пневматические присоски, фиксирующиеся на гладкой кутикуле избранного транспортера. Во втором (териохорные гипопусы) — своеобразные тиски с ребристыми зажимами для захвата волос. Эти приспособления, развивающиеся из видоизмененных щетинок, сочетаются с другими, например, с винтообразными коготками. Выбор «средства транспорта» целенаправлен. Поджидая его на подходящем субстрате, клещ мгновенно цепляется к нему и уносится по нужному адресу. На грызунах расселяются виды, живущие в гнездах и пищевых запасах. Гипопусы тироглифид, живущих в муравейниках

и пчелиных ульях, используют для переноса муравьев и пчел. Нередко, на одном насекомом транспортируются десятки и сотни гипопусов.

Покоящиеся гипопусы лишены прицепных приспособлений и конечностей, имея вид цисты. Они не предназначены для расселения, но могут без вреда проходить сквозь кишечный тракт млекопитающих и расселяться с их помощью (эндозоическое расселение). Причины формирования гипопусов различны. Они появляются не регулярно, под воздействием неблагоприятных условий, например при отсутствии пищевых ресурсов или пересыхании субстратов. В других случаях их появление обязательно и согласуется с ритмичностью внешних обстоятельств, например у видов, обитающих в гнездах перелетных птиц.

Для *Tyroglyphoidea* характерна сапрофагия. Питаясь органическими остатками и заселяющей их микрофлорой, они в ряде случаев переходят на ткани живых растений, на их луковицы и корнеплоды. Они нуждаются в высокой влажности среды и очень чувствительны к пересыханию субстратов на всех фазах развития, кроме гипопусов. Тироглифиды встречаются всюду, проникая в хозяйственные и жилые помещения человека, повреждая продуктовые запасы. Загрязняя их своими личочными шкурками они вызывают сильные катаральные и аллергические реакции, но, видимо не причастны к распространению инфекций.

Наиболее серьезными вредителями зерна являются мучной клещ *Tyroglyphus farinae* (рис. 38: А, Б) и удлинённые клещи *Tyrophagus putrescentiae* и *T. perniciosus*. Муке и другим продуктам переработки зерна вредят *Aleuroglyphus ovatus* и другие виды. Овощному и цветоводческому хозяйству большой ущерб причиняют *Rhizoglyphus echinopus*, нападающие на луковицы в грунте и при хранении. Тироглифоидные клещи обычны в местах скопления людей, в средствах транспорта. Они легко разносятся ветром на значительные расстояния и трудно назвать те места, где их невозможно найти.

Защита зерна от амбарных клещей предусматривает соблюдение режимов хранения. Особое значение имеет его охлаждение и поддержание низкой влажности. Тироглифиды вредят не только зерну и мучным продуктам. Сырный клещ *Tyrolichus casei* размножается на сырах и портит их, а *Carpoglyphus lactis* живет на субстратах, содержащих молочную, янтарную и уксусные кислоты — на сухофруктах, кисломолочных продуктах, на пиве, на разлагающихся овощах. Винный клещ *Histiogaster bacchus* размножается на поверхности вина в чанах виноделов. В природе — на бродящем древесном соке, особенно на дубах и разносится на дубовых клепках бочек, в которых сохраняются и транспортируются некоторые сорта вин. Луковичный клещ *Rhizoglyphus echinopus* вредит многим культурам, предпочитая лилейные и в природе, и в хранилищах луковиц, корнеплодов и клубнеплодов.

Тироглифиды патогенны для человека. Случайно проглоченные с пищей, клещи могут вызвать острые желудочно-кишечные расстройства. *Tyroglyphus longior* (Acaridia) вызывает у человека диарею с кишечно-желудочными симптомами и болезни в уро-генитальной сфере. Оказывает токсические и аллергические симптомы. Проходя живыми сквозь кишечный тракт, эти клещи обнаруживаются в стуле. Вдыхаемые с воздухом, вызывают астматические симптомы и катар верхних дыхательных путей. Их можно обнаружить при лабораторных анализах мочи и крови и в тканях трупов при их вскрытии. Разумеется, благодаря микроскопическим размерам, они могут быть занесены вторично при анализе лабораторного материала, но, видимо, способны поселяться в мочеполовых путях, вызывая болезненные симптомы. Их высохшие трупы и личочные шкурки являются сильными аллергенами.

3.2.2. Паразитические акаридии

К паразитическим акаридиям относят надсемейства перьевых клещей (*Analgessoidea*), волосяных (*Listrophoroidea*) и чесоточных (*Sarcoptoidea*). Связанные по происхождению с примитивными тироглифидами, они перешли через гнездовое сожительство с животными-хозяевами к паразитизму и сократили онтогенез. Расселительная дейтонимфа (гипопус) исчезла за ненадобностью. Это постоянные наружные или внутрикожные паразиты, питающиеся не кровью, а перьями, волосами, самой кожей и ее выделениями. У эктопаразитов развились приспособления против механического воздействия хозяина, против счесывания, разгрызания, раздавливания. Уплощенное тело, покрытое щитками, крепкие ноги с присосками и прицепные щетинки соответствуют избранному стилю жизни (рис. 35: Б, В, Е, З, И, Л, М, Н, О; рис. 39).

Наиболее разнообразны перьевые клещи. На птицах Палеарктики обнаружено более 1000 видов. Они обитают на бородах перьев и на коже птиц, питаются слущивающимся эпидермисом, но главным образом — их жировой смазкой. Некоторые виды избирают не только свое перо, но и различные участки его опухали. Самец здесь же спаривается с женской телеонимфой. Затем она линяет и превращается в уже оплодотворенную самку. Здесь же она откладывает яйца, приклеиваемые к бородам. Обычно, кроме шестиногой личинки, имеется прото- и телеонимфа. Некоторые виды обладают покоящейся дейтонимфой, выполняющей функции гипопуса в неблагоприятный для них период линьки птицы-хозяина. Поведение перьевых клещей и их жизненный цикл согласован с жизнью птиц — с их перелетом, гнездованием, выкармливанием птенцов и объединением в стаи перед осенним перелетом в теплые страны. Птицы мало страдают от своих поселенцев, но кожный зудень (*Knemidocoptes mutans*) причиняет им заметный вред (рис. 35: З). Поселяясь под

чешуйками неоперенной части ног, клещ вызывает зуд, расчесы и заболевание «известковые ноги», от которого они могут погибнуть. У волнистых попугайчиков этот клещ вызывает волнянку — губчатые разрастания восковицы клювов, ног, ступней, вокруг глаз и в клоаке.

Немногие виды волосяных клещей обитают в шерсти мелких млекопитающих, редко — в оперении птиц. У них продолговатое, сжатое с боков тело, покрытое щитками и щетинками разных форм и размеров. Либо максиллы, либо часть ноги или вся нога, либо грудной щиток приспособлены для ущемления волоса. Половые присоски имеются. У лабораторных белых мышей часто вызывает чесотку *Myocoptes musculinus*, распространенный по всему свету (рис. 35: E). К волоскам на спинке морских свинок прикрепляется *Chirodiscoides caviae* с уплощенными ногами. *Labidocarpus nasicolus* был собран с вибрисс на кожных выростах носа летучих мышей. Не способный быстро передвигаться из-за сильно видоизмененных ног, этот вид ползает по волоску, питаясь секретом сальных желез у его основания. В полости тела клещей *Labidocarpus rollinatti* и *L. nasicolus* находили их шестиногих личинок.

Чесоточные клещи представлены немногими видами — возбудителями зудневой чесотки млекопитающих. Они отличаются шаровидным телом без явственного шва между проподосомой и гистеросомой. Проподосома с парой вертикальных щетинок; в остальных отделах кожа с тонкими бороздками, прерываемыми чешуйчатыми полями или участками с мелким точечным рисунком или шипиками. Ноги очень короткие, часто с присосками и коготками. Половых присосок нет. Морфологически виды мало отличаются друг от друга и, возможно, принадлежат разным расам. Самки чесоточного зудня человека (*Acarus siro*) — вдвое крупнее самцов (до 0,3 мм) и с короткими ногами (рис. 35: H; рис. 39: A) прогрызают в роговом слое кожи извилистые ходы, длиной до 15 мм. Эти ходы различимы сверху, как сероватые тонкие линии. Здесь они откладывают немногие яйца, выгрызая над ними вентиляционные отверстия. Здесь же обитают личинки и протонимфы, питаясь нагрызенным самкой «опилками» и тканевой жидкостью. Дейтонимфы выползают на поверхность кожи ночью, когда пораженный человек спит. Некоторые из них превращаются в мелких самцов, спаривающихся с женскими телеонимфами. После этого самцы выгрызают в коже небольшие ходы, а оплодотворенные и более крупные телеонимфы, вгрызаясь в кожу более основательно, линяют на самок. Реагируя на сильный зуд, сопровождающий деятельность клещей, человек расчесывает пораженную кожу, открывая ворота для вторичных инфекций. Заражение происходит при тесных контактах с пораженным, реже — через одежду.

Новый хозяин, вероятнее всего, заражается только что оплодотворенными и очень подвижными самками (тритонимфами). Самка начинает

откладывать яйца уже через несколько часов после внедрения в кожу и продолжает откладку с перерывами в 2–3 дня в течение двух месяцев. Продолжая удлинять ход, она заполняет его яйцами. На тонкой коже могут быть заметные вздутия. Через 3–8 дней при температуре кожи (35 °C) вылупляются личинки и через 4–6 дней появляются зрелые самцы и незрелые самки. Немногочисленные самцы выгрызают более короткие ходы, но остаются в них недолго, продолжая поиск неоплодотворенных и еще незрелых самок на коже. Неоплодотворенные самки (тритонимфы) прогрызают небольшие ходы, но остаются в них на день. Спаривание видимо происходит на коже хозяина. Весь цикл завершается за 10–14 дней. Клещи вызывают сильный зуд, не позволяющий заснуть. От их присутствия в коже и расчесов появляется характерная сыпь — подмышками, вокруг пояса, на запястьях; на бедрах и щиколотках развиваются эритемы, покрытые фолликулярными папулами. Обычно первичное заражение не сопровождается зудом. Через месяц появляется сыпь и особая чувствительность зараженного. Сенсибилизированный больной начинает чесаться уже сразу же, что позволяет раньше удалить клеща механически. Чесотку человека могут вызывать и другие виды, паразитирующие на домашних животных. Чесоточные зудни родов *Acarus*, *Psoroptes* и *Chorioptes* сильно вредят в животноводстве.

Возбудителем чесотки собак является *Sarcoptes scabiei*, распространившийся по всему свету. Этот вид может переходить и на человека, так же как и его вариации, предпочитающие свиней. Представители рода *Notoedris* вызывают чесотку у кошек, белок и других более мелких животных. Нередко это заканчивается для них смертью.

§ 4. Подотряд Тромбидиформные клещи — Trombidiformes

Тромбидиформные клещи обнаруживают замечательное разнообразие организации, жизненных форм, сред обитания и редкую пластичность онтогенеза. Все это отразилось в сложности и противоречивости таксономической структуры подотряда. Здесь мы принимаем его деление на 6 когорт: *Endeostigmata*, *Tarsonemina*, *Tetrapodili* (*Eriophyidae*), *Prostigmata*, *Pterygosomata* и *Parasitengona*, в отличие от приведенной ранее определительной таблицы отряда *Acariformes*, где выделялись надсемейства и отдельные семейства этих клещей.

Наиболее полное расчленение тела сохранили примитивные *Endeostigmata*, тело которых разделено на протеросому, метаподосому и опистосому. Тритиреодидный тип тагмозиса отличает их от *Palaeacaridae* — примитивных *Sarcoptiformes* с рагоидным расчленением тела. У большинства *Trombidiformes* тагмы слиты, но сохраняется сеюгальная борозда,

разделяющая, как и у Sarcotiformes, протеросому и гистеросому. Таким образом, акаридный тип тагмозиса стал преобладающим в обоих подотрядах Acariformes.

Дифференциация сегментов привела к оформлению тагм. Как и у Sarcotiformes, первой образовалась протеросома, вероятно гомологичная голове трилобитов. В нее, кроме предротовой лопасти (акрона) вошли 4 туловищных сегмента, придатками которых стали хелицеры, педипальпы и две первые пары ног. Однако затем сегменты гистеросомы распределились на метаподосому из двух сегментов с двумя задними парами ног и опистосому. У Sarcotiformes от протеросомы обособилась гистеросома. Последующее сокращение числа сегментов и тагм по мере их интеграции связывалось с последовательным сокращением анаморфоза. Следы сегментации протеросомы обнаружены только у *Speleorchestes primordialis* из Endeostigmata (рис. 3: Б; рис. 30: А). У *Alycosmesis* протеросома полностью интегрирована, но сегментация метаподосомы и гистеросомы сохранилась. У *Pachygnathus*, *Terpnacarus* и многих других Endeostigmata сегментированной остается только опистосома. У менее примитивных Trombidiformes опистосома тоже теряет сегментацию и все три тагмы — протеросома, метаподосома и опистосома остаются несегментированными, но разделенными друг от друга. В конце концов все тагмы объединяются друг с другом. Таким образом, исходный для Trombidiformes тритиреоидный тип тагмозиса вырождается в акаридный и, наконец, в гидрахноидный, свойственный, например, водяным клещам.

У Trombidiformes сегменты гнатосомы сильно сокращены (рис. 43). Их тергиты сливаются между собой и с тергитами проподосомы, покрытой щитом пропельтидия. В отличие от саркоптиформных, они имеют хелицеры, предназначенные для прокола и всасывания жидкой пищи. Ротовой аппарат образован гипостомом из сросшихся между собой гнатокс педипальп и вклинившегося между ними маленького дейгостернума, эпистомом, хелицерами и педипальпами. Гипостом в виде конической пластинки, расположенной под хелицерами и между педипальпами, может разрастаться вверх, защищая хелицеры сбоку и даже срастаться над ними в замкнутую трубку. При этом передний край гипостома может образовывать выступающие лопасти (лацинии), несущие чувствительные бахромки или присоски.

У основания гипостома открывается глотка, защищенная сверху эпистомом, и снизу — гипофаринксом. У Endeostigmata на гипостоме располагаются свободные лопасти максилл (рутелли). Крупные, клешневидные хелицеры у специализированных форм укорочены до двух члеников и, срастаясь основаниями, образуют стилофор с выдвигаемыми колющими стилетами. Основные членики педипальп срастаются тоже, а их свободные пальпы расчленяются на вертлуг, бедро, колено, голень и лапку.

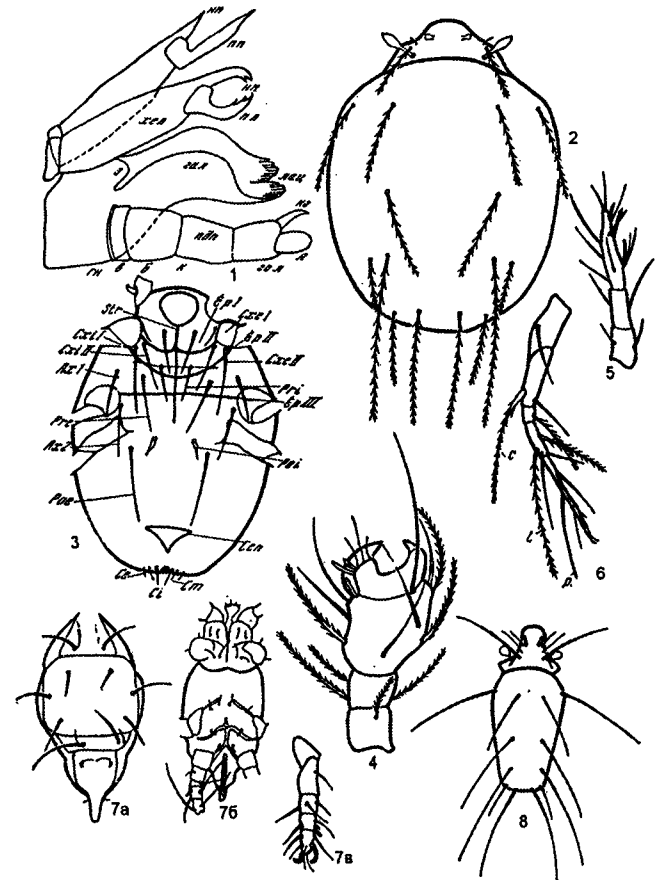


Рис. 43. Тромбидиформные клещи (по Вайнштейну, 1978):

1 — схема строения ротового аппарата: *gn* — гнатоксисы; *эл* — эпистом; *гол* — галеа (боковые лопасти гипостома); *лац* — лацинии (передние лопасти гипостома); *пдп* — педипальпы; (*е* — вертлуг, *б* — бедро, *к* — колено, *гол* — голень, *кг* — коготь голени, *л* — лапка); *хел* — хелицеры; *пп* — подвижный палец правой хелицеры, *нп* — ее неподвижный палец, *пн* — подвижный палец, правая хелицера жевательного типа, левая — колющего); 2 — *Petalomyia harpali*, самка сверху; 3 — то же, снизу: *EpI*, *EpII*, *EpIII* — эпимеры I–III, *Str* — стернум, *Gen* — генитальный щиток, щетинки: *SxeI* — наружные и *SxeII* — внутренние первой пары коксальных полей, *SxeIII* — внутренние второй пары коксальных полей, *Pri* — внутренние и *Pre* — наружные престеральные, *Poi* — внутренние и *Poe* — наружные постстеральные, *Ax1* и *Ax2* — первая и вторая пара аксиллярных, *Ci*, *Cm*, *Ce* — внутренние, срединные и наружные каудальные; 4 — *Pygmephorus scrobiculatus*, нога I; 5 — *Brennandania pumilis*, нога I; 6 — *Petalomyia harpali*, нога IV самки; 7 — *Pediculaster mesembrinae*, самец: *а* — сверху, *б* — снизу, *в* — нога I; 8 — *Siteroptes primitivus*, самка сверху

На вершине голени может быть крупная щетинка, преобразованная в шип или коготь, нависающий над лапкой, которая может редуцироваться. У основания хелицер, или на задней границе образованной ротовыми органами гнатемы (головки), открываются стигмы парных трахейных стволов и нередко расположены перитремы.

Передние две пары конечностей принадлежат проподосоме, две задних пары — метаподосоме, которая лишь изредка отделена швом от опистосомы. Тазик — первый членик лапки, может быть подвижным, полупогруженным или слитым с телом. В таком случае, как и у педипальп, свободными остаются 5 члеников ноги, причем последний членик — лапка, обычно вооружена 3 коготками: двумя боковыми, амбулакральными и осевым эмподием. Иногда коготки имеют иглы или железистые волоски (хетоиды) или они редуцируются в той или иной степени и даже полностью. Обычные для взрослых клещей 4 пары ног в некоторых семействах, оставаясь на уровне личинок, сокращаются до 3 пар (*Tarsonemina*, *Tetranychchoidea*), до 2 пар у четырехногих клещей (*Tetrapodili*), а у *Podapolipodidae* их может быть от 1 до 3 пар.

Опистосома обычно слита с метаподосомой в гистеросому. Она образована 6–8 слившимися между собой сегментами. На ее брюшной стороне, реже на конце тела, расположены генитальное и анальное отверстия, обычно прикрытые клапанами. Еще реже они смещаются на спинную сторону. Пенис, если он имеется, представляет собой жесткий вырост семяизвергательного канала. Имеются 2–3 пары половых присосок под клапанами или их нет. У низших Trombidiformes совокупительные аппараты самца и самки имеют вид втяжной трубки разной длины и разделенной на вершине в 3 лопасти с венцом щетинок.

Все тело и конечности покрыты многочисленными щетинками, число и расположение которых может оставаться постоянным (ортотрихия) или их бывает настолько много, что они теряют определенность расположения (неотрихия). Форма щетинок может быть самой разной, так же как и трихоботрий. На конечностях, помимо обычных щетинок, расположены акантоиды, соленидии, фамулюс и другие типы сенсилл. Наряду с хеморецепторами и органами механического чувства, у некоторых имеются глаза, всегда связанные с протеросомой. Они бывают трех типов: непарный медиальный, парные простые и сдвоенные. У *Nicolettiellidae* имеются линзы, а у *Erytraeidae* — своеобразные урнулы в виде 1–2 пар сенсорных углублений покровов тела.

Исходный онтогенез Endeostigmata сопровождается анаморфозом, при котором опистосома прибавляет по одному сегменту, но большинству тромбидиформных клещей свойственен эпиморфоз с ограниченными органоанаморфозами в наборах щетинок и отдельных органов. При этом различия между личинкой и взрослой формой могут нивелироваться

или, наоборот, возрастать, вызывая потребность в метаморфозе. В исходном состоянии имеется две личинки, три нимфы и взрослые, половой диморфизм которых выражен в разной степени (рис. 33: 1).

Первая личиночная стадия — предличинка у большинства видов эмбрионируется и протекает в яйце. Предличинка *Speleorchestes* выходит из яйца и свободно движется по субстрату. У других Endeostigmata этого нет. В когортах Parasitengona и Pterygosomata нимфы I и III совмещаются во время превращения личинки в нимфу II, достигающей половой зрелости. Внешне их онтогенез включает лишь одну нимфу. Нередко на основе неотении онтогенез завершается на уровне организации первой нимфы, личинки или даже предличинки у *Tetrapodili*.

Trombidiformes — постоянные обитатели почвы, встречаясь в ней до глубины в 1,5 м. Здесь и в подстилке сосредоточено наибольшее разнообразие группы, включающей около 100 семейств. Наряду с сапрофагами и хищниками, среди них имеются фитофаги и паразиты, обитатели пресных вод и морей. Преобладают активные хищники, поедающие других клещей, нематод, ногохвосток и, вообще, очень мелких животных. В ископаемом состоянии они известны со средней юры, а в верхнем мелу (в янтаре) обнаружено множество семейств, сохранившихся до наших дней. Самый древний из описанных клещей — девонский *Protacarus*, относится именно к Trombidiformes.

4.1. Когорта Endeostigmata

Эти мелкие клещи (0,2–0,8 мм) с мешковидным, удлинённым или округлым расчленённым телом и тонкими, обычно бесцветными покровами. Сегменты хелицер, педипальп и двух первых пар ног, как у кенений и сольпуг, образуют протеросому, соответствующую голове трилобитов. По бокам протеросомы имеются парные боковые глаза, а спереди — непарный, медиальный глаз (рис. 29: А).

Проподосома отделена от гистеросомы, и на ее поверхности имеются 1–2 пары трихоботрий и 3–4 тактильных щетинок. Перитремы у основания гнатосомы заметны у личинок и нимф, но за редким исключением почти не видны у взрослых. Хелицеры с мощной клешней грызущего типа. Педипальпы из 4–5 члеников, без коготка на голених. Гипостом снабжен парой жевательных лопастинок (максилл). Бедрa ног иногда разделены на 2 членика, амбулакры когтевидные, иногда отсутствуют на всех или только на передних ногах. Эмподий когтевидный или в виде щетинистой подушечки, или присоски, или отсутствует на передних ногах. «Рагидиев орган» представлен горизонтальным палочковидным соленидием, без углубления у его основания. Генитальных присосок 2–3 пары.

Онтогенез Endeostigmata включает яйцо, предличинку, иногда вылупляющуюся из него и способную к движениям, 3 стадии нимф и раз-

дельнополых взрослых. От них можно выводить многие семейства почвенных клещей, объединяемых в когорту Prostigmata. В этом направлении происходило сокращение исходного числа линек и всего жизненного цикла за счет смещения половой зрелости на более ранние стадии развития (педоморфоз и неотения). Вероятно, к этому вынуждала монотонность существования и скрытого образа жизни. Взрослые особи Prostigmata соответствуют тритонимфам Endeostigmata. Таковы паутинные (*Tetranychidae*) и галлообразующие клещи (*Tetrarodili*), постоянно обитающие на растениях и постоянные паразиты животных. Второе направление преобразований привело к пресноводным клещам (*Hydrachnidae*) и краснотелкам (*Trombiculidae*). Для них характерен личиночный паразитизм, резкая смена образа жизни по ходу развития и связанный с этим метаморфоз. Почвенные Trombidiformes разделились на многие семейства когорты тарсонемин (*Tarsonemina*).

4.2. Когорта Tarsonemina

Мельчайшие тарсонемиды с сосущими ротовыми частями и черепицей щитков на теле живут в почве или на растениях, насекомых и позвоночных в качестве паразитов (рис. 44).

Фитофагия для них не характерна, но некоторые виды повреждают растения. Их плоское или полусферическое тело овальное, круглое, реже ромбовидное, бесцветное или желтое, оранжевое, коричневое. На идиосоме различимы 3–6 тергитов, налегающих друг на друга. По бокам они загибаются вниз. На спинной стороне тела расположены 5–11 пар щетинок разных форм и размеров. Проподосома свободна или слита частично или полностью заходя под первый тергит гистеросомы. На проподосоме самок имеется пара стигм овальной или неправильной формы; от них вглубь тела отходят перитремы. За ними из чашевидных ботридий выходят булавовидные, уплощенные или иной формы трихоботрии. У самцов нет стигм, перитрем и трихоботрий.

Хелицеры тарсонемид имеют форму стилетов. Педипальпы короткие, из 2–3 члеников, прижаты к конической или сферической гнатосоме, у большинства маленькой, почти незаметной. Снизу на проподосоме, в переднем грудном щитке, имеется круглое или овальное шейное отверстие. Вторая и третья пары ног пятичлениковые; их лапки с присоской и двумя коготками. Первая пара ног у многих четырехчлениковая — голень сливается с лапкой в тибииотарзус с коготком или без него. Строение последней пары ног разнообразно.

Размножение, смещенное на более ранние фазы, сочетается с утробным развитием личинок, вплоть до рождения личинкоподобных взрослых особей.

Пузатый клещ (*Pyemotes ventricosus*) паразитирует на насекомых разных видов и может, нападая на человека, вызывать сильное раздражение

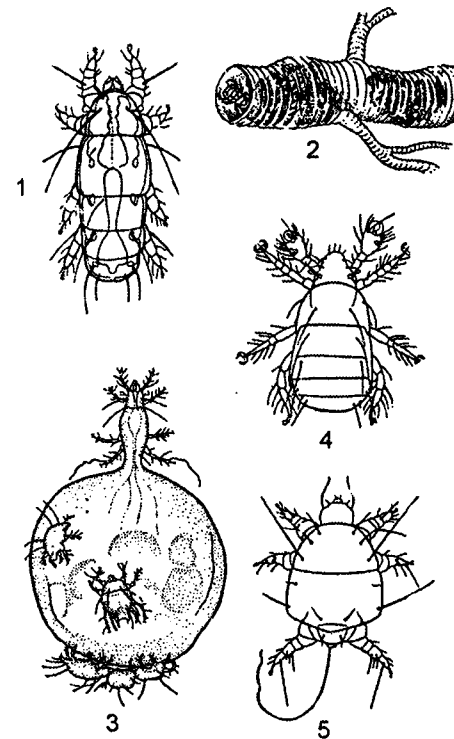


Рис. 44. Клещи-тарсонемиды (по Ланге, 1969):

1 — вредитель злаков *Siteroptes graminum*; 2 — трахея пчелы, больной акарозом с *Acaropsis woodi*; 3 — беременная самка пузатого клеща *Pyemotes ventricosus*, с мелкими самцами, позающими по ней; 4 — паразит грызунов *Pygmephorus forcipatus*; 5 — личинкоподобная самка *Locustacarus trachealis*, живущая в трахеях саранчи

кожи своими уколами. Самка отрождает взрослых клещей. В период их развития ее брюшко раздувается так сильно, что крошечные самцы, сосущие гемолимфу своей матери и осеменяющие рождаемых ею самок, мало заметны. Пчелиный клещ (*Acarapis woodi*) паразитирует на пчелах, в их трахеях. Злаковый клещ (*Siteroptes graminum*) вредит зерновым культурам и переносит им споры ржавчины.

4.3. Когорта Pterygosomata

Мелкие или средних размеров (от 0,16 до 1,3 мм) красноватые клещи с овальным или широким и мешковидным телом. В семействе *Pterygosomidae*, виды которого паразитируют на ящерицах, выражена неотрихия с палочковидными или листовидными хетами. В семействе *Pimeliaphilidae* —

паразитов скорпионов, тараканов и клопов с телом овальной формы, характерна ортотрихия с щетинковидными хетами. В обоих семействах гнатема частично погружена в тело, хелицеры раздельные с колющим подвижным пальцем. У ее основания расположены перитремы. Педипальпы с характерным когтем на голнях, не всегда нависающим над лапкой. На лапках по 2 коготка, с парой железистых хетоидов на каждом. Половые присоски отсутствуют; анальное отверстие занимает положение на конце брюшка.

Онтогенез сокращен, поскольку протонимфы и дейтонимфы представлены только личинными шкурками.

4.4. Когорта Prostigmata

Клещи разных размеров (0,1–3,5 мм) с мягкими или уплотненными в разной степени покровами и обычно с телом, разделенным на проподосому и гистеросому. Реже гистеросома разделена на метаподосому и опистосому и еще реже тело остается не разделенным. Спинная поверхность тела нередко покрыта одним, двумя или несколькими щитами, и при этом передний край образует выступ, прикрывающий или охватывающий гнатему. Клешневидные хелицеры разнообразны: режущие, колющие, слитые друг с другом или разделенные. Педипальпы с когтем на голени или без него. Ноги с разным числом коготков. Половые органы с 2–3 присосками или без них. Хетом почти всегда ортотрихический. Трихоботрии имеются или отсутствуют.

Онтогенез включает яйцо, предличинку, остающуюся в яйце, личинку, обычно 3 нимфы (иногда 2, редко 1). Судя по организации приступающих к размножению особей, они остаются на уровне нимф и, таким образом, имагинизованная, завершающая стадия развития выпадает. Включают сапрофагов, хищников, фитофагов и паразитов. Встречаются и водные формы.

Хищные клещи *Cheyletidae* с крупными, хватательными педипальпами (рис. 41: Е), живут в почве, в растительных остатках, в гнездах насекомых и позвоночных животных, нередко переходят на них в погоне за клещами-паразитами. Близкие к ним *Syringophilidae* и *Harpyrhynchidae* живут в полости очина перьев, на коже и в подкожной клетчатке птиц. *Myobiidae* паразитируют на мелких млекопитающих (рис. 41: Д). Они высасывают содержимое волосяных фолликулов и плазму крови. От них произошли железницы (*Demodicidae*), живущие в волосяных сумках и сальных железах млекопитающих. Приспособления к эндопаразитизму сильно изменили облик этих микроскопических клещей. Они похожи на червей с кольчатой кутикулой и короткими ножками, и сохраняют свой облик по ходу развития. Личинки, нимфы и взрослые различаются размерами. Виды рода *Demodex* — паразиты разных млекопитающих,

домашних и диких, вызывают чесотку (демодекоз). У человека это заболевание связано с железницей угревой (*D. folliculorum*), предпочитающей сальные железы ресниц. Демодекозы встречаются часто и выявляются врачами-окулистами. Более того, при сильном заражении они могут заноситься током крови к внутренним органам и вызывать очень сильные поражения у собак и кошек.

Среди обитающих в почве встречаются виды, высасывающие мхи и водоросли. Вероятно, с ними связаны и разнообразные тетраниховые (*Tetranychioidea*) и галлообразующие (*Eriophyoidea* или *Tetrapodili*) клещи. Последних еще именуют четырехногими, поскольку они утратили две пары ног в связи с крайней специализацией и неотенией. Надсемейство Тетраниховых, представленное семействами паутиных клещей (*Tetranychidae*) и плоскотелок (*Tenuipalpidae*) еще сохраняет типичный для Acariformis облик.

Семейство *Tetranychidae* представлено исключительно растительноядными видами, широко распространенными и, в ряде случаев, серьезными вредителями культурных растений. Включает более 60 родов. В общих особенностях организации и жизненного цикла господствует жизненная форма специализированного фитофага — потребителя соков растений.

Тело этих мелких (0,2–1 мм) клещей, обычно открыто обитающих на листьях и других зеленых частях побегов, цельное и овальное, у плоскотелок (*Tenuipalpus* и др.) — плоское и разделенное на протеросому и гистеросому. Первичный акаридный тагмозис почти не проявляется — тело представлено монолитным целым. Следы бывшего расчленения проявляются в расположении хет. Кожные покровы мягкие, перепончатые со складчатой структурой поверхности, иногда со вторичными мозаичными очагами склеротизации. Для большинства характерна яркая окраска зеленых, желтоватых, красных, фиолетовых и других интенсивных тонов. Она определяется пигментацией покровов и просвечивающим содержимым тела. Разнообразные по форме хеты располагаются на спинке правильными поперечными рядами: теменными (1 пара), лопаточными (2 пары), плечевыми и спинными (по 3 пары), поясничными и крестцовыми (по 2 пары) и хвостовыми (1 пара). Брюшная поверхность вооружена стернальным, околоанальным и окологенитальным комплексами хет. По бокам тела в его переднем отделе развиты двойные глаза. Как у всех Prostigmata стигмы трахей открываются у основания хелицер.

Ротовой аппарат колюще-сосущего типа. Хелицеры с объемистым полым основанием и заключенными в нем, как в футляре, колющими стилетами — преобразованными подвижными пальцами. Они способны выдвигаться наружу, глубоко внедряясь в ткани растения. Нижнечелюстной аппарат образован массивными, слившимися друг с другом основанием педипальп и сложно устроенным ротовым конусом. Внутри коротких,

сросшихся педипальп имеются железы, секретирующие паутину. Ротовой конус имеет сверху направляющий гребень, по сторонам которого движутся стилеты хелицер. В переднем отделе конуса имеет глоточный насос, перекачивающий полужидкую пищу из сока и хлорофильных зерен. Телоподиды педипальп четырехчлениковые; их последний членик имеет когтевидный спинной вырост, прикрывающий лапку. Основание всего ротового аппарата погружено в перепончатый воротник, в котором залегают перитремы (воротничковые трахеи), связанные с замкнутыми здесь стигмами. Ноги тонкие, типичные по набору члеников имеют разнообразные претарзусы, помогающие закрепляться на поверхности листьев. Их коготки иногда сведены до небольших склеритов с 2 длинными булавоподобными железистыми волосками; эмподий с дополнительными рассеченными придатками или с железистыми волосками.

Наружный половой аппарат самок, окруженный системой хет, упрощен до полового отверстия, прикрытого мягкими складками и более плотной генитальной пластинкой. У самцов имеется жесткий пенис, расположенный ближе к концу брюшка, а не к его основанию. Его строение используется в диагностике близких видов. Все паутинные клещи откладывают яйца, приклеивая их к листьям или, посредством паутинной нити, цепляющейся за паутинную сеточку. Для них характерно обоеполое размножение. Оплодотворение внутреннее, без сперматофоров. Некоторым видам свойственен партеногенез, иногда периодический, чередующийся с амфигонией (как у тлей). Яйца приклеиваются к листьям; зимующие откладываются в трещинки коры или в опавшую листву.

Паутинные клещи образуют колонии на листьях и зеленых частях растения под защитой общей паутины. Их жизненный цикл упрощен и постэмбриональное развитие, помимо личинки, включает 2 (у самок) или 1 (у самцов) нимфальные возрасты. Происходящие изменения организации от возраста к возрасту незначительны и личинки в строении ротового аппарата и по набору хет сравнимы со взрослыми. Они сводятся в основном к росту и появлению IV пары ног у протонимфы и оформлению полового аппарата при линьке на взрослую особь. В целом развитие паутинных клещей можно назвать прямым с явными признаками неотении.

Размножаясь в массе на заселяемых растениях, паутинные клещи быстро наращивают численность колоний за счет скорости развития потомков и быстрого чередования поколений. Многие виды приурочены к определенным видам растений, другие — полифаги, имеют широкий круг хозяев — растений разных семейств. Паутинные клещи заселяют многие растения, преимущественно древесные, но на хвойных встречаются лишь немногие виды. От их нашествий страдают и травянистые, и сельскохозяйственные культуры. Они обычны в теплицах и оранже-

ряях, нередко и на комнатных растениях. Питаясь, они выделяют тончайшую паутину, покрывающую листву и размножившихся на ней колоний. Поврежденные листья желтеют, покрываются мелкими пятнами и усыхают или краснеют, приобретают мраморную окраску и деформируются. Особенно страдают хлопчатник, бахчевые и огородные культуры, декоративные растения. Кроме того, эти клещи переносят вирусные болезни растений. Особенно вредоносен обыкновенный паутинный клещ (*Tetranychus urticae*) и близкие виды. Отличаясь многоядностью, они образуют быстро разрастающиеся колонии, включающие все фазы развития. Самки откладывают до сотни яиц; поколения чередуются с интервалом в 2–3 недели и накладываются друг на друга. Их агрессивность сопоставима с нашествием тли и белокрылок. Во второй половине лета они начинают подготавливаться к зиме; перестают питаться, приобретают красновато-оранжевый цвет и, выделяя паутину, зимуют в укромных местах, под опавшей листвой и комочками почвы, в массовых, тесных скоплениях.

4.5. Коропта *Parasitengona*

Крупные (0,5–4,0 мм) клещи с неразделенным на тагмы телом; лишь иногда с разграничением на проподосому и гистеросому и с неотрихическим хетомом. Все тело и конечности густо покрыты щетинками, порой со сложной структурой. На проподосоме обычно развит узкий, вытянутый щиток — лобный киль, с которым связаны 1–2 пары трихоботрий. По сторонам киля расположены одинарные или сдвоенные глазки, но иногда их нет, или имеется непарный медиальный глаз. Для видов некоторых родов характерен направленный вперед вырост проподосомы. Хелицеры колющего или режущего типа с редуцированным подвижным пальцем, иногда вместе с другими структурами ротового аппарата втягиваются в тело. Голень педипальп с когтем разных размеров; иногда он едва заметен или очень велик и разделен на части. Ноги с 5–6 свободными члениками и тазики I–II и III–IV ног сближены попарно. Лапки с 2 коготками и обычно без эмподия. Половых присосок 2–3 пары или они отсутствуют. Половое отверстие прикрыто створками.

Онтогенез включает фазы яйца, личинки, дейтонимфы и имаго. Протонимфа и тритонимфа сведены до личинных шкур. Личинка резко отличается от нимф и имаго. Из 680 известных родов и подродов 500 обитают в воде. Наземные формы встречаются в почве, подстилке, на растениях. Обычно хищничают, но личинки паразитируют на членистоногих и позвоночных животных.

Цикл развития тромбикулин обширного семейства *Trombidiidae* надсемейства краснотелок (*Trombeae*) значительно усложнен по сравнению с общей схемой. Из отложенных в почву или лесную подстилку яиц вы-

лупляется паразитическая личинка, присасывающаяся к коже различных позвоночных животных и питающаяся их кровью и лимфой. Вся остальная часть жизненного цикла проходит вне хозяина, в почве и других субстратах, причем активными являются только дейтонимфа и взрослая особь. Они ведут образ жизни сапрофагов и сильно отличаются от специализированной личинки. Прото- и дейтонимфы представлены покоящимися фазами и сведены до так называемых калиптостаз или аподерм, поскольку обнаруживаются только по личным шкуркам. Определение видов проводится в основном по личинкам. Это очень мелкие существа с нерасчлененным телом, имеют тонкую, собранную в складки, кутикулу, способную сильно растягиваться при кровососании. Плотный скелет представлен небольшим протеросомальным щитком, вооруженным 2 парными и 1 непарной хетой и парой нитевидных или булавовидных трихоботрий. Осязательные волоски, разнообразны и часто опушенные, располагаются правильными рядами, иногда вторично умноженными в числе. Ротовой аппарат сосущего типа с приспособлениями для фиксации в коже. Его хелицеры с крючковидным подвижным пальцем, а их гнатоксокс с дополнительными лопастями, охватывающими и хелицеры, и ротовой конус. Телоподиты педипальп 5-члениковые, со многими щетинками. Ноги, типичные по составу члеников, с двураздельным бедром и сращенными с телом тазиками, вооружены соленидиями и постоянным набором хет. Их претарзус с парой крупных коготков и когтевидным эмподием.

Все клещи — краснотелки (Trombeae) — примечательны прежде всего метаморфозом и дифференциацией фаз жизненного цикла. Одни из них питаются, накапливая резервы; другие, существуя за их счет, сосредоточились на формообразовании и неподвижны. Они напоминают куколку насекомых, но у краснотелок они чередуются друг с другом (рис. 45: 4).

Из отложенных в почву яиц вылупляются неподвижные предличинки. Используя остатки эмбрионального желтка, они развиваются в активных личинок подстерегающих насекомых или позвоночных животных. Надолго присасываясь к ним, они сильно возрастают в размерах и, накопив необходимые резервы, линяют на покоящихся протонимф. Затем следует активная дейтонимфа, которую сменяет покоящаяся тритонимфа и, наконец, активная взрослая фаза. Прозорливые активные фазы высасывают мелких членистоногих и их яйца. Избыточное питание, начиная с паразитирующих личинок, развивалось на основе хищничества. Начав с мелких членистоногих, личинки, нападая на более крупных насекомых и позвоночных животных, присасывались к ним и стали паразитами. Различия в приспособлениях паразитов и хищников, сопровождались преобразованиями стиля жизни и форм организации. Разделя-

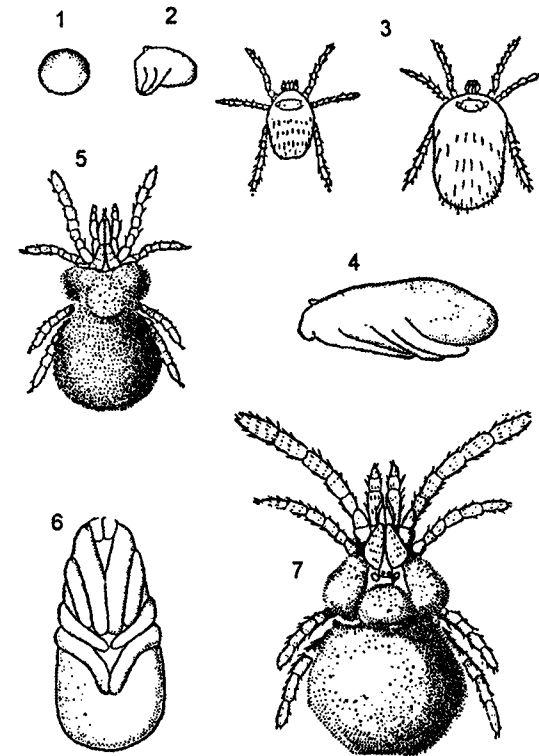


Рис. 45. Клещи-краснотелки Trombididae (по Ланге, 1969):

1 — яйцо; 2 — предличинка; 3 — паразитические личинки, голодная и питающаяся; 4 — покоящаяся протонимфа; 5 — хищная дейтонимфа; 6 — покоящаяся тритонимфа; 7 — хищная самка

ющие их неподвижные нимфы, как и куколки насекомых или самцов червецов, приобрели гладкие покровы, чехловидные конечности и неработающие ротовые органы. Значительная часть их тканей и органов подвергается гистолизу, тогда как из клеточных зачатков развиваются новые структуры.

Паразитическая личинка имеет мешковидное тело с эластичной кутикулой и редкими щетинками, ее ноги снабжены прицепными коготками, а ротовые органы, способные к проколам, обеспечивают фиксацию в покровах хозяина. Дейтонимфы и особенно взрослые клещи во много раз крупнее (до 3–5 мм) голодных личинок. Их тело разделено на протеросому и гистеросому и густо опушено бархатистыми волосками красного цвета. Хелицеры и педипальпы с когтевидными пальцами. Хорошо

развиты трихоботрии и две пары боковых глаз. Крепкие бегательные ноги оснащены кожными органами чувств, а наружный половой аппарат, включающий половой конус и три пары щупалец, предназначен к сперматофорному оплодотворению. В этом отношении они сравнимы с орибатидами, не имеющих резкого полового диморфизма, и близки *Endeostigmata*.

Личинки тромбикулин (*Trombiculidae*), являясь подстерегающими паразитами, не обнаруживают специфичности в выборе хозяев. Среди них встречаются и рептилии, и птицы, и разнообразные млекопитающие. Присосавшись к хозяину, личинка может оставаться на нем во время зимовки. Второй активной фазой является дейтонимфа, разительно отличающаяся от личинки. Ее формированию предшествует гистолитический метаморфоз в неактивной протонимфальной фазе, шкурка которой, сведенная к простой аподермальной оболочке, сбрасывается при линьке. Дейтонимфа значительно крупнее личинки и ведет образ жизни сапрофага. Она мало отличается от половозрелого клеща, и ее тело разделено перехватом на протеросому и гистеросому. Головной скелет представлен срединным килем и спаянным с ним ромбическим склеритом (ботридиальным полем) с трихоботриями. Нижняя поверхность тела укреплена слитыми с нею тазиками ног. Осязательное вооружение покровов и конечностей сильно полимеризовано. Оно похоже на шерстку из опушенных хет. Ротовой аппарат, в отличие от личинки, имеет вид обособленной гнатосомы. Членики ног разнообразны по форме, а на претарзусах сохраняются только коготки. В основании гистеросомы образуется пара генитальных клапанов с двумя парами расположенных под ними присосок.

Превращение в имаго происходит в покоящейся, тритонимфальной фазе, которая представлена только оболочкой. В отличие от протонимфы, объем испытываемых преобразований невелик. Взрослый клещ отличается от дейтонимфы наличием 3 пар генитальных присосок, второй внутренней парой генитальных створок у самок и копулятивным аппаратом самцов, нередко имеющего форму якоря. В постэмбриональном развитии тромбикулин угадываются признаки анаморфоза. Характерный гистолитический метаморфоз, сравнимый с метаморфозом в фазе куколки у насекомых, и наличие двух покоящихся фаз, наряду с паразитической личинкой, придают онтогенезу тромбикулин замечательное своеобразие.

Тромбикулины являются переносчиками некоторых эндемичных риккетсиозов, среди которых особенно известна японская речная лихорадка (цуцугамуси), передаваемая человеку несколькими видами — *Trombicula acamushi*, *T. intermedia* и *T. pallida*. Этот опасный риккетсиоз обнаружен и у нас, на Дальнем Востоке. Возбудители этой болезни переносятся

однократно питающимися личинками, передаются через яйцо (трансовариально) личинкам следующего поколения, заражающими человека. Природным резервуаром возбудителя служат местные виды полевок, крысы, насекомоядные и птицы. Помимо переноса инфекции личинки краснотелок, в частности обычной *Trombicula autumnalis*, нападая на человека, вызывают острый токсический дерматит (тромбикулез).

Крупные, ярко-красные тромбидии (*Trombidiidae*) нередко попадают на влажной почве, а их мелкие личинки — присосавшимися к насекомым. Они заметно крупнее тромбикулид (*Trombiculidae*). Их личинки часто встречаются на мелких млекопитающих и птицах, особенно на ушах грызунов. Они тоже вызывают раздражение кожи (тромбидиоз) у человека.

Водяные клещи разделяются на две группы — близких краснотелкам пресноводных гидрачнелл (*Hydrachnellae*) и далеких от них морских галакарид (*Halacarae*). Первые, представленные более 2000 видами, хорошо плавают, а некоторые виды постоянно обитают на водных растениях. Взрослые формы обычно в 1–2 мм, могут достигать 3–5 мм и даже 8 мм, являясь крупнейшими акариформными клещами. Их округлое цельное тело покрыто шипиками, сетчатым рельефом или щитками и окрашено в разные цвета. Как и у краснотелок имеется пара двойных глаз и дыхальца у основания хелицер. Ноги с плавательными волосками, а их крупные тазики сращены с телом коксальными щитками. Хелицеры с коготком у последнего членика; педипальпы с когтевидным выростом, образующим с их последним члеником хватательную клешню. Половой конус прикрыт створками. У самок он выполняет роль яйцеклада. Сперматофорное оплодотворение осложнено поведением партнеров; самец подтягивает самку к сперматофору, отложенному на субстрат третьей парой ног. Плодовитость самок достигает нескольких сотен яиц, откладываемых на подводные предметы и сливающимися друг с другом набухающими оболочками. Фаза предличинки предшествует вылуплению; выходящие из яиц личинки паразитируют на водных или амфибиотических насекомых. Они прикрепляются надолго и, высасывая гемолимфу, увеличиваются в сотни раз.

Клещи рода *Unionicola* паразитируют в мантийной полости и на жабрах пресноводных моллюсков. Дальнейшее развитие, как и у краснотелок, проходит с метаморфозом. Покоящиеся фазы — протонимфа и тритонимфа — проходят под покровами предшествующих фаз, а личинные шкурки сбрасываются по две. Под покровом личинки образуется кутикула протонимфы, под ней — кутикула дейтонимфы. Затем сбрасываются сразу шкурки личинки и протонимфы. То же происходит при линьке дейтонимфы во взрослого клеща. Создается впечатление только двух линек. В периоды метаморфоза клещ прикрепляется к подводным предметам

и окукливается. Крупная взрослая фаза с плотными покровами отличается сложными формами спаривания, долговечностью (более года) и способностью к активному расселению. В этом отношении она сопоставима с имагинальным состоянием орибатид, но с иным способом ее формирования в онтогенезе. Ее в полной мере можно назвать имаго и противопоставить неотеничным Trombidiformes. В водоемах разных типов, среди зарослей обычны виды родов *Eylais*, *Hydrachna*, *Piona* и другие. В подземных водах и горячих источниках найдены специфичные виды.

Галакариды обитают в морях; в пресных водах встречаются редко. Известно около 200 видов этих клещей. В отличие от гидрахнелл, это мелкие формы (0,2–1,7 мм) с четырьмя щитками на спинке и двумя — снизу. По бокам тело укреплено сросшимися пластинками тазиков. Хелицеры колющие; половой конус самок преобразован в яйцеклад. Клещи держатся на подводных предметах, и их ноги не свидетельствуют о способности к плаванию. Они высасывают соки водорослей, разлагающиеся остатки, мелких беспозвоночных и их яйца. Паразитизм редок и связывается с морскими ежами, хитонами и речным раком. Галакариды встречаются до полярных широт в прибрежных зонах морей и океанов.

4.6. Коропта *Tetrapodili*

Мельчайшие *Eriophyidae* (0,1–0,2 мм) утратили вторую пару ног, приобрели червеобразную форму тела, покрытого тонкими кольцами. Немногие виды, живущие открыто, имеют несколько уплощенное тело, покрытое чешуйками. Высасывая соки растений, они вызывают образования уродливых наростов, ржавых пятен, волосистых подушечек на листьях и разнообразных галлов (рис. 1: 2В; рис. 46).

Лишенные глаз и трахей, со сдвинутым вперед половым клапаном, они откладывают немногие яйца, крупные в отношении размеров самок. Вылупляющиеся личинки, похожие на маленьких взрослых, испытывают только две линьки. Сокращение онтогенеза на основе неотении и педоморфоза достигает крайней степени. Эти преждевременно вылупляющиеся эмбрионы (дезэмбрионизация) по мере роста не обнаруживают других различий между личинками и нимфами. Вероятно, они связаны с паутиными клещами через похожих на плоскотелок шестиногих клещей (*Phytoptipalpidae*), размножающихся в фазе личинок. Внешне эриофииды похожи на железниц, но паразитируют на растениях, а не на животных. Их жизненные циклы согласованы с фенологией поражаемых растений. У некоторых видов образуются самки двух типов — летних (протогинных), размножающихся в галлах, и зимних, заселяющих к осени почки, трещинки коры и другие убежища. Весной они мигрируют на зеленые части растений и основывают колонии во вновь образуемых галлах. Известно несколько сотен видов эриофиид, заселяющих свои виды растений.

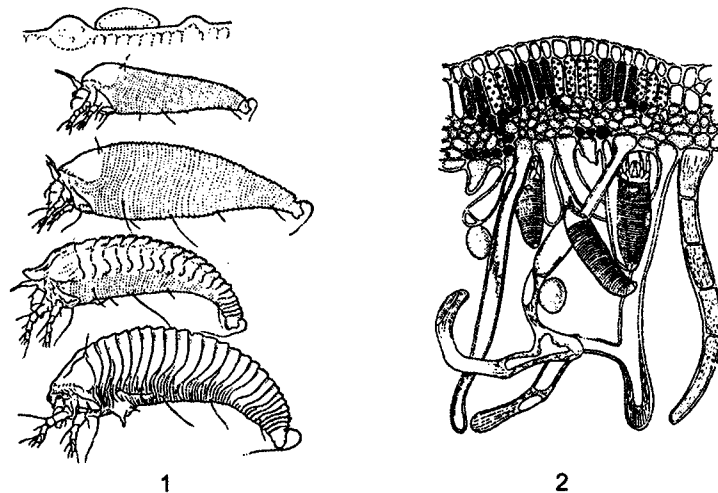


Рис. 46. Галлообразующие клещи *Eriophyidae* (по Ланге, 1969):

1 — развитие четырехногого клеща *Oxypleurites aesculifoliae*; сверху вниз — яйцо, неполовозрелые фазы, называемые личинкой и протонимфой, летняя самка, зимующая самка; 2 — виноградный галловый клещ *Eriophyes vitis* среди разросшихся волосков листа

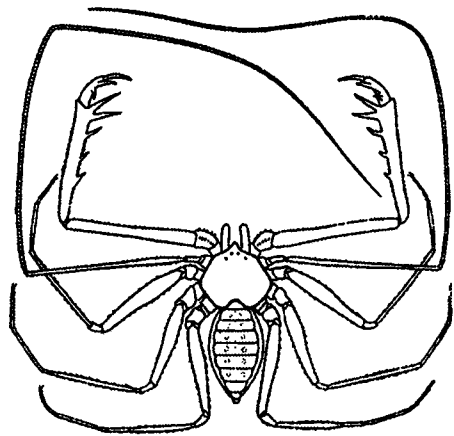
Большинство — кустарники и деревья. Особенно вредоносны почковый смородинный клещ (*Cecidophyopsis ribis*), грушевый (*Eriophyes piri*), виноградный (*E. vitis*). *Aceria tulipae* живет под чешуйками лукович чеснока, лука, тюльпанов. Многие виды переносят вирусные болезни растений.

§ 5. Надотряд Actinoderma

5.1. Отряд Фрины, или Жгутоногие пауки — Amblypygi

Несколько десятков видов этих тропических паукообразных примечательны окраской тела — от темной до красноватой и желтой, головогрудью, покрытой округлым щитом, и компактным членистым брюшком без хвостовых нитей, сочлененным суженным в стебелек предполовым (7-м) сегментом (рис. 47).

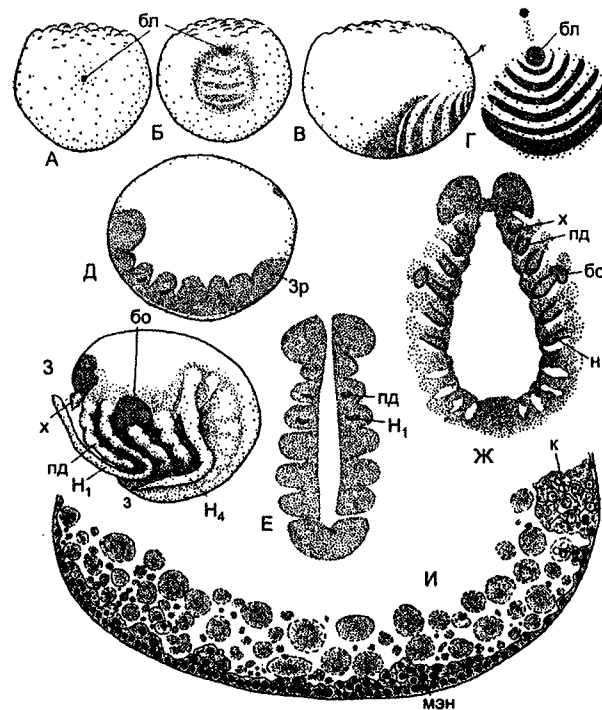
Фрины достигают средних размеров (до 45 мм). Их короткие хелицеры имеют концевой членик, согнутый крючком вниз, и мощные педипальпы, вооруженные шипами. Ножки с тонкими лапками расположены в одной плоскости и у некоторых видов имеют присоски, позволяющие ползать по стеклу. Как и у телифонов, у них особенно длинны передние ноги в виде гибких многочленистых жгутов. Близкие паукам, они лишены ядовитых и паутинных желез и обитают во влажных тропиках, скрываясь под лежащими стволами, в трещинах скал. При ярком свете замирают и

Рис. 47. *Damon medius* (Amblypygi) (по Hennig, 1968)

затем стремятся убежать в тень, двигаясь вкось и боком, как крабы. Питаясь мелкими насекомыми (в основном термитами), фрины схватывают их педипальпами и разрывают хелицерами. Они не прожорливы и могут длительно оставаться без пищи, но охотно пьют воду. Самки откладывают до 60 яиц в общей кожистой оболочке и покрывают их плоским брюшком.

Эмбриональное развитие *Tarantula marginemaculata* начинается поверхностным дроблением и формированием бластодермы (рис. 48). За счет концентрации ее клеток формируется бластодиск, на заднем крае которого из небольшого углубления (бластопора) выделяются клетки энтомеродермы.

Разрастаясь и включая в свой состав новые клетки бластодермы, бластодиск преобразуется в зародышевую полоску с терминальной зоной кумулюса. Приступая к сегментации, она выделяет в первую очередь сегменты педипальп и ног I пары. Затем выделяются сегменты хелицер и еще трех пар ног. В это время зародышевая полоска расщепляется продольно на две симметричные половинки и, сгибаясь на вентральную сторону, приступает к обрастанию желтка своим спинным краем. Одновременно значительно удлиняются зачатки передних ног. Расчлняясь вместе с другими придатками, они, занимая ограниченное пространство под яйцевой оболочкой, сильно изгибаются вперед. Завершается эмбриогенез, вполне сопоставимый с состоянием пауков, вылуплением из яйца личинки с полным набором сегментов тела. Как у телифонов и скорпионов, вылупляющиеся личинки, оставаясь под брюшком матери, не питаются самостоятельно. После линьки они расползаются и достигают половой зрелости через 3 года. Представители семейства Charontidae преобла-

Рис. 48. Эмбриональное развитие *Tarantula marginemaculata* (по Ивановой-Казас, 1979):

А — локальное образование бластодермы; Б — формирование зародышевой полоски и ее сегментация (В, Г); Д–Ж — появление и развитие зачатков конечностей; З — зародыш после эмбриональной линьки; И — продольный срез зародышевой полоски, приступающей к сегментации: бо — боковые органы; бл — бластопор; зр — зона роста; к — кумулюс; мэн — энтомеродерма; Н₁–Н₄ — ноги; пд — педипальпы; х — хелицеры

дают в индо-малайской фауне и в Африке, обитая в пещерах, нередко большими группами. Виды семейства *Tarantulidae* встречаются в Африке, в Южной и Центральной Америке. Выходя ночью на охоту, эти безобидные существа выглядят устрашающе, особенно, если их много. Таковы *Phrynichus ceylonicus* в Индии и *Damon medius* в Западной Африке.

5.2. Отряд Пауки — Aranei

Пауки соперничают с клещами по числу видов. Их более 20 000. Благодаря крупным размерам и широкому распространению по всем частям света, они изучены много лучше, чем другие представители класса. Они встречаются почти во всех возможных биотопах и столь же привычны для

нас, как и сплетаемая ими паутина. Они плетут ловчие сети, коконы для яиц и способны с ее помощью разноситься ветром на громадные расстояния. Выделяя длинную нить, новорожденные паучата подхватываются его порывами и долго парят в воздухе. Обитатели водоемов оплетают паутиной пузырьки воздуха, образуя воздушные колокола, покрывающие их подводные жилища. Примечательно, что прочность ее нитей намного превосходит прочность шелка и стали. Почти все аспекты жизнедеятельности пауков обеспечиваются их способностью к своеобразной паутинной деятельности. В отличие от паутиных клещей, они, приспосабливаясь к новым условиям, меняют в первую очередь свои паутиные изделия и инструменты, а не собственную организацию. Она более типична и однообразна, чем сплетаемые ими сооружения и устройства.

Головогрудь пауков покрыта жестким щитом, на переднем крае которого обычно расположены четыре пары глаз (рис. 49).

Короткие двучлениковые хелицеры с серповидным концевым члеником, вкладывающимся, как лезвие перочинного ножа, в бороздку основного членика. На их конце открываются протоки ядовитых желез. С помощью хелицер паук схватывает и убивает добычу, защищается от врагов, режет нити паутины и удерживает самку при спаривании. Обычно они расположены горизонтально, и концевые членики хелицер отгибаются вниз, но у высших пауков — навстречу друг другу. Педипальпы с одним

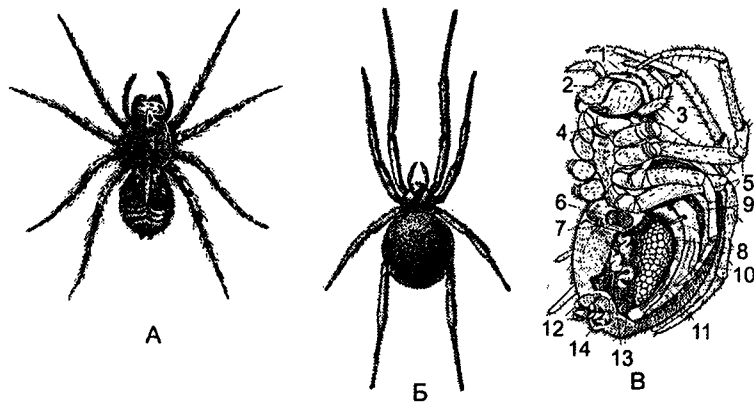


Рис. 49. (по Ланге, 1969):

А — степной тарантул (*Lycosa singoriensis*); Б — самка каракурта (*Latrodectes tredecimguttatus*); В — строение паука-крестовика (*Araneus diadematus*) (легочные мешки и полость брюшка вскрыты): 1 — глаза; 2 — хелицеры; 3 — педипальпы; 4 — коксальные лопасти педипальп; 5 — ноги; 6 — легкие; 7 — стигмы легких; 8 — средняя кишка; 9 — печень; 10 — сердце; 11 — яичник; 12 — паутиные бородавки; 13 — паутиные железы разных типов; 14 — анальное отверстие

коготком похожи на ноги. Их тазики, ограничивающие ротовую полость, имеют лопасти и волоски для процеживания полужидкой пищи. Для пауков характерно внекишечное пищеварение. В схваченную хелицерами жертву вводится яд и протеолитические ферменты. Обычно пауки отлавливают в свои тенета разных насекомых. Ферменты переваривают содержимое их тел, покрытых кутикулой. Затем оно высасывается, и в паутине остаются только пустые шкурки. Тазики 7-члениковых ног окружают жесткий грудной щит. Лапки имеют по два серповидных и обычно гребневидных коготка. Между ними расположен когтевидный эмподий, или липкая подушечка. У тенетников имеются дополнительные коготки из зазубренных щетинок. Остальные членики ног покрыты волосками, различающимися по размерам и форме. У пауков-скакунов передние ноги приспособлены для схватывания добычи. Пауки плетут тенета с помощью ног. Ими они натягивают нити, отмеряя расстояния между оборотами спирали и радиусами паутины, и обрывают их при необходимости. На ногах имеются осязательные и обонятельные сенсоры.

Эластичные покровы брюшка, опушенного волосками, обычно не имеют межсегментных борозд. У примитивных членистоногих пауков заметно расчленение брюшка на сегменты. У развивающихся эмбрионов в формирующемся брюшке проявляется участие 11 сегментов. На последнем из них открывается анус, а на сегментах у его основания из зачатков конечностей развиваются паутиные бородавки. Здесь же образуются легкие или трахеи. У примитивных пауков имеется четыре пары бородавок, разделенных на несколько члеников. У большинства их 3, реже 2 или 1 пара. Иногда они сильно вытянуты, достигая длины самого брюшка. Паутиные железы примитивного типа, образованные многочисленными пучками отдельных железок, характерны для членистоногих пауков и пауков — птицеедов. У более совершенных пауков-крестовиков имеются разного типа железы. Крестовик использует их секреты для разных целей. Одни — для плетения яйцевых коконов, другие, выделяющие наиболее толстые нити, для кругового каркаса тенет, а самые тонкие для заполнения каркаса по радиусам. Специальные железы и секреты образуют сигнальные нити. Вместе с паутиной выделяется клейкий секрет, покрывающий нити и застывающий на воздухе, сохраняя липкость долгое время. Сплетенные тенета совершенны по замыслу и исполнению. Используемые пауками алгоритмы плетения меняются в зависимости от поставленных задач, от условий и обстоятельств, от «психического» состояния исполнителя. При тестировании психотропных средств отмечаются нарушения и изменения привычных стереотипов, которые регистрируются фармакологами. Примечательно, что сплетенные струны тенет подвержены резонансным колебаниям. По поведению пауков можно

отметить их «музыкальную одаренность». Они предпочитают скрипку и другие струнные инструменты духовым и ударным.

Сложность поведения пауков демонстрируется прихотливостью их брачных ритуалов и заботой о потомстве. Первые нередко сопровождаются «свадебными подарками» самца, которые обычно мельче самок, иногда в тысячу раз по объему и массе. Нередко самка поедает самца после спаривания. У некоторых видов самец спешит спариться с только что перелинявшей самкой, с еще не затвердевшими покровами и, по-своему, беззащитной и не опасной. Число откладываемых самкой яиц и число необходимых для их защиты коконов различно. Иногда он один, иногда их несколько, а общее число формируемых яиц варьирует до нескольких десятков, до сотен и тысяч. Самки охраняют свои коконы в тенетах, в норках или гнездах. Самка тарантула экспонирует кокон под лучами, проникающего в норку солнечного света. Все время до вылупления паучат она ничего не ест и брюшко ее сморщивается. У некоторых видов она гибнет, не дождавшись выхода потомства. У других самка оставляет свои заботы после вылупления или после их первой линьки, иногда много дольше. При этом она охраняет и кормит молодых паучков, различая своих от «подкинутых» экспериментаторами. Между тем самку можно легко обмануть, заменив свежий кокон на похожий на него предмет. Некоторые пауки «кукушки» пользуются этим, подсовывая ей свои собственные коконы. Впрочем, чем совершеннее обустройство самого дома, тем спокойнее поведение матери и тем менее выражены проявления ее родительской опеки.

Яйца пауков богаты желтком. Их размеры варьируют от 0,4 до 1,9 мм, а форма от сферической до овальной. Дробление поверхностное, сопровождаемое образованием желточных пирамид (рис. 50).

Делящиеся ядра с окружающей их плазмой (энергиды) мигрируют к периферии и после 3-го деления у *Cupiennius* различаются тяжести плазмы между ее центральным скоплением и тонким слоем периплазмы. После 6–7 деления энергиды входят в периплазму и, обретая клеточные стенки, образуют бластодерму. Этот периферический эпителий, облегающий желточную массу, у некоторых видов сгущается на брюшной стороне яйца в зародышевый диск (бластодиск). Сопутствующие судорожные сокращения желточного синцития меняют форму яйца под его оболочками. Бластодиск образован будущими клетками мезэнтодермы, позднее мигрирующими под поверхность, образуя бластопоральную ямку. Кроме этих клеток, выделяются уходящие в глубь желтка вителлофаги, быть может участвующие в образовании среднекишечного эпителия. У многих пауков у заднего края бластодиска образуется выпуклый кумулюс (первичный узелок), в котором под слоем клеток эктодермы выделяется энтомезодер-

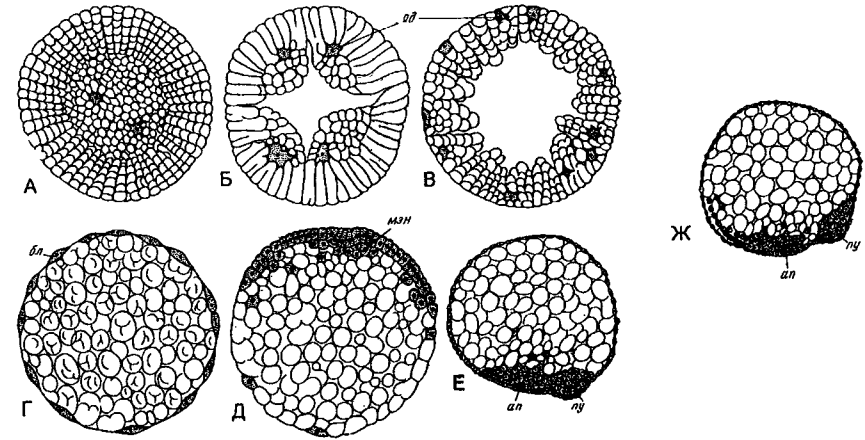


Рис. 50. Эмбриогенез *Theridium maculatum* (по Ивановой-Казас, 1979):

А — деления ядер, их миграция к периферии (Б, В), формирование бластодермы (Г) и зародышевой полоски (Д, на поперечном срезе): бл — бластодерма; мэн — мезэнтодерма; яд — ядра дробления

ма. Отделяясь от бластодиска, он сдвигается в область «дорзального поля» из тонкого слоя клеток, сокращается в размерах и в конце концов исчезает.

Маркировка края бластодиска выявила смещения его клеток к центру и внутрь, через ямку бластопора к противоположному полюсу яйца. Их основная масса представляет мезэнтодерму, а в области кумулюса — только энтодерму. Ее клетки распределяются в дорзальном поле, образуя «желточный мешок». На брюшной стороне яйца бластодерма становится толще, образуя эктодерму зародышевой полоски. По некоторым сведениям бугорок у заднего края бластодиска примитивного *Heptathela kimurai*, по положению и внешнему виду похожий на кумулюс, является зачатком последних сегментов брюшка. У некоторых видов пауков этот зачаток образуется наряду с кумулюсом.

Охватывая половину яйца, зародышевая полоска приступает к сегментации. Сначала образуются метамерные скопления мезодермы; потом появляются межсегментные борозды в эктодерме. У *Heptathela* и *Atypus* сначала выделяются сегменты ног, затем педипальп, хелицер и один за другим — сегменты опистосомы. У *Latrodectus* первыми обособляются сегменты педипальп и трех первых пар ног, у *Cupiennius* — сегменты педипальп и двух первых пар ног, у *Argiopiformia* сегменты просомы образуются сзади наперед, но до начала сегментации опистосомы. В соответствии избранной последовательности появляются зачатки конечностей. В тех случаях, когда на опистосоме закладывается шесть пар конечно-

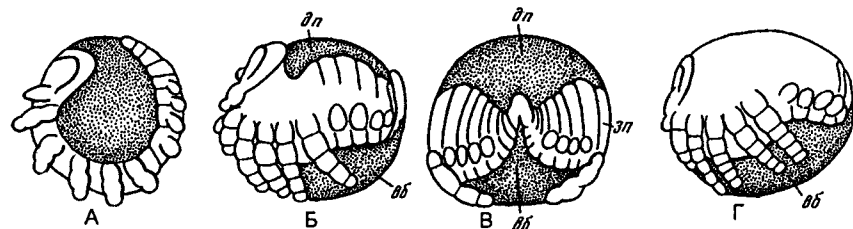


Рис. 51. Бластикинезы и обрастание желтка у *Agelena labyrinthica* (по Ивановой-Казас, 1979):

вб — вентральная бороздка; дп — дорзальное поле; зп — зародышевая полоска

стей, первая пара на VII (прегенитальном) сегменте вскоре исчезает, вторая и третья пары преобразуются в легочные мешки, либо редуцируются на третьей паре, четвертая и пятая дают начало паутинным бородавкам, шестая пара редуцируется. На головной лопасти появляются парные зачатки верхней губы, позднее сливающиеся в непарный орган. У примитивных членистоногих пауков хвостовая лопасть опистосомы загибается на брюшную сторону, как и у скорпионов. У высших пауков зародышевая полоска полностью распластана на желтке. В ее составе различаются 7–8 сегментов опистосомы, но у *Epiera*, *Lycosa* и *Agelena* их 11.

Для пауков характерны бластокинезы, при которых зародыш перегибается на вентральную сторону. Им предшествует продольное расщепление зародышевой полоски на две симметричные половины (рис. 51). Сходные бластокинезы свойственны фринам и многоножкам.

Производными эктодермы являются покровы тела, нервная система и органы чувств, передняя и задняя кишка (стомо- и проктодеум), трахеи и легочные мешки. Из энтодермы образуются средняя кишка, печень, мальпигиевы сосуды. Мезодерма дает мышцы и мезодермальные производные гонад, сердца, клетки гемолимфы и жирового тела, заполняющего все пространства между внутренними органами. Первичные половые клетки, вероятно, обособляются на ранних стадиях развития. Эмбриональное развитие пауков обычно продолжается 2–3 недели. Внутри яйца зародыш выделяет 2–3 кутикулы, отмечая эмбрионизованные стадии развития. Освободившись от хориона и личинок шкурки, паучки остаются в коконе, используя остатки эмбрионального желтка. Линяя еще 1–2 раза в яйцевом коконе, они обретают свободу и могут перейти к каннибализму. Число последующих линек связывается с видовыми размерами взрослых особей. Мелкие виды линяют 3–5 раз; самые крупные до 10–13. Особенно велики и долговечны пауки — птицееды. Их самки живут 7–8 лет, иногда до 20 (в неволе).

Значение пауков для человека многообразно, но обычно ограничивается уничтожением назойливых мух и болезненными укусами. В сравнении с насекомыми они менее понятны нам и менее привлекательны. Использование их в производстве паутины бесперспективно — их трудно культивировать и содержать вместе. Яд пауков предназначен главным образом для насекомых, но среди них есть очень опасные для человека и домашних животных. Чаще всего в месте укуса происходит ограниченный некроз тканей. Известны случаи гибели людей и животных, укушенных крупными тропическими птицеедами. Бушмены в Южной Африке используют их яд для отравленных стрел. В Перу очень опасны укусы *Mastophora gasteracanthoides* (семейство *Araneidae*); в Бразилии — *Lycosa raptorial* (*Lycosidae*) и *Ctenus nigriventris* (*Ctenidae*). Еще опаснее маленький (4–5 мм) паук, обитающий в Боливии — *Dendryphantes noxiosus* (*Ctenidae*). Однако наиболее ядовиты пауки рода *Latrodectus* (*Theridiidae*). Их яд в 15 раз сильнее яда гремучих змей. Каракурт *Latrodectus tredecimguttatus*, черный, с красными точками на брюшке, достигает 10–20 мм. Он встречается у арыков в Средней Азии, в Крыму, на Кавказе и в странах Средиземноморья. В северной Америке дурной славой пользуется близкий к нему вид *L. mactans*. Через 10–15 минут резкая боль от укуса распространяется по всему телу. Головокружение, судороги, психическое возбуждение, сменяется сердечной аритмией, замедлением пульса, удушьем. После введения специальной сыворотки страдания потихоньку утихают и через 3–4 дня наступает выздоровление. Без медицинской помощи смерть может наступить уже через день. Рекомендуют сразу же прижигать место укуса воспламеняющейся головкой спички, поскольку яд разрушается при нагревании. Менее опасны, но болезненны укусы южнорусского тарантула *Lycosa singoriensis*, обитающего в земляных норках в степной зоне.

5.3. Отряд Рицинулеи — Ricinulei

Около 20 видов этих своеобразных паукообразных известны только из тропиков Западной Африки и Южной Америки. Эти небольшие (5–10 мм) медлительные существа покрыты панцирем, передняя часть которого нависает подвижным козырьком над ротовыми органами. Короткое брюшко из трех сегментов заканчивается крошечной нерасчлененной метасомой с анальным отверстием (рис. 52).

Короткие двучлениковые хелицеры с видоизмененными клешнями не видны сверху. Третья пара ног у самцов приспособлена для переноса сперматофоров. Примечательно, что вылупляющаяся из яйца личинка имеет три пары ног. Четвертая пара прибавляется к ним после линьки. Современные ричинулеи мало отличаются от форм, известных из отложений среднего карбона.

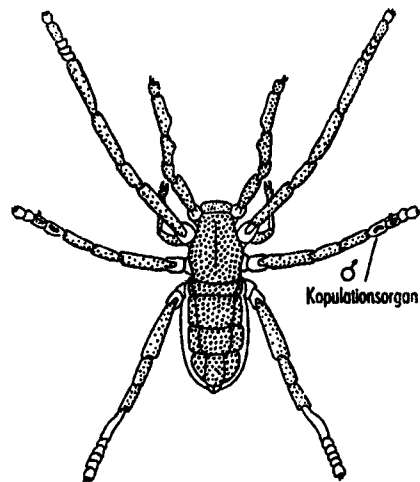


Рис. 52. *Ricinoides* (= *Cryptostemma*) *sjöstedti*: копулятивный орган самца (по Hennig, 1968)

5.4. Отряд Сенокосцы — Opiliones (Phalangida)

Своеобразные длинноногие пауки с относительно маленьким компактным телом, редко достигающим 1–2 см. Движения их тонких ножек с маленькими, иногда двойными коготками обеспечивается работой мышц и нагнетанием гемолимфы, позволяющим обвиваться их лапкам вокруг стеблей трав и других тонких предметов. Если схватить сенокосца за ножку, она может легко отломиться, и продолжая сокращаться, будет имитировать движение косы. Нога отделяется в месте сочленения тазика и вертлуга посредством автотомии, как хвост у мелких ящериц. Жертвуя частью тела, можно спастись от преследования.

Тельце сенокосцев имеет твердые, но эластичные покровы. Головогрудь покрыта щитком, на котором можно заметить границы сегментов III и IV пары ног. На переднем крае щитка расположена пара срединных глаз. Короткое брюшко из 9–10 сегментов свернуто на конце вниз, так что анальное отверстие несколько сдвинуто вперед (рис. 53). У некоторых видов щитком покрыто все тело. Трехчлениковые хелицеры обычно небольшие, но у форм, охотящихся за моллюсками, они длиннее туловища. Небольшие педипальпы имеют вид щупалец или они массивные, хватательные, с когтем и шипами. Тазики ног, занимая всю нижнюю поверхность головогруды, расположены радиально. Жевательные лопасти (гнатококсы или коксэндиты) сохраняются на тазиках педипальп и ног I пары. Членики ног удлиненные; жгутовидные, лапки расчленены вторично на множество члеников, обеспечивая им гибкость. Сенокосцы, не-

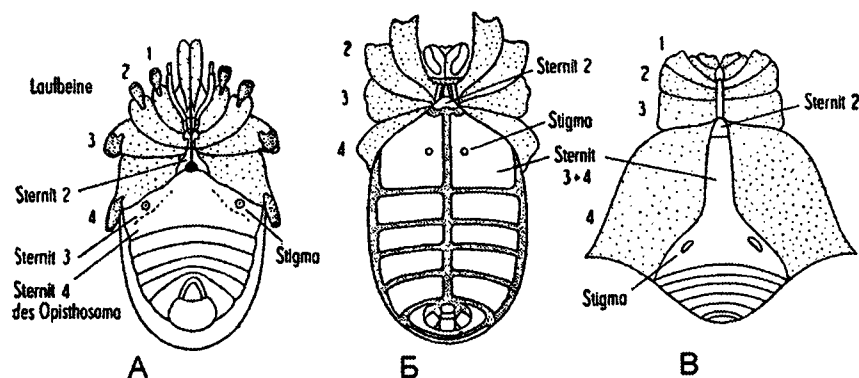


Рис. 53. Последовательное смещение вперед основания опистсосомы между бедрами ног у сенокосцев (по Hennig, 1968):

A — *Stylocellus* (*Gyphophtalmi*); Б — *Anelasmacephalus* (*Trogulidae*);
B — *Gonyleptidae*: 1–4 пары ног; стерниты 2–4; стигма

смотря на внешнюю неуклюжесть, быстро бегают, охотясь за насекомыми и моллюсками. Они дышат посредством хорошо развитых трахей, снабженных сложным фильтрационным и замыкательным аппаратом. Предпочитая увлажненные местообитания, они мало заботятся об укромном убежище, ночуя где придется.

Половое отверстие самки открывается на конце трубчатого втяжного яйцеклада, обычно скрытого под половым щитком. Во время откладки яиц он удлиняется во много раз, превосходя длину тела. Копулятивный орган самца расположен также у основания брюшка. Половой диморфизм проявляется в общих размерах (самцы несколько мельче), в пропорциях тела и в строении хелицер. При спаривании сенокосцы обходятся без сперматофора. Брачные церемонии сведены к минимуму, но нередки поединки самцов. Для некоторых видов характерен партеногенез. Яйца откладываются в почву, влажный мох, в прелые листья. Всего может быть отложено до 600 яиц несколькими партиями.

Яйцо сенокосцев богато желтком, но его дробление полное, ведущее к образованию компактной массы бластомеров. Лежащие на периферии, мелкие и свободные от желточных включений, делятся таким образом, что более крупные и заполненные желтком остаются под поверхностью. Таким образом оформляется бластодерма. Ее плоские клетки на одной стороне яйца становятся столбчатыми и образуют зародышевое пятно. В его задней части образуется кумулюс, в глубине которого остаются округлые первичные половые клетки, а из средней части обособляются клетки мезодермы. Они образуют сомиты передней части тела; позднее к ним сзади присоединяются новые сомиты, образующиеся в области

кумуляса. Некоторые клетки среди клеток мезодермы мигрируют в желточные бластомеры, преобразуясь в вителлофаги и энтодерму.

Вылупляющиеся маленькие сенокосцы похожи на взрослых и по мере роста линяют 5–7 раз. В умеренных широтах они появляются в начале лета, размножаются в июле–августе и зимуют в фазе яйца или вылупившихся личинок. Известны случаи появления маленьких сенокосцев в зимние оттепели, на талом снегу. Описано около 3000 видов этих паукообразных, распространенных от полярных широт до экватора.

Глава 7

Отряд Клещи-сенокосцы — Opilioacarina

Клещи-сенокосцы (Opilioacarina или Notostigmata), видимо, близкие примитивным сенокосцам (Opiliones), объединяет мелких (около 1 мм) клещеобразных с длинными ногами и овальным телом. Их кожистые покровы покрыты бороздками с многочисленными порами. Спинная часть гистеросомы со следами сегментации (рис. 54). На ее спинной стороне открываются четыре пары стигм трахейной системы.

На каждой стороне проподосомы расположены двойные боковые глаза. Ее сегменты тоже отделены друг от друга бороздами. Педипальпы с редуцированными амбулакральными коготками, иногда они развиты, но не на тарзальном членике, а на голених; хелицеры простые, прикрывают теркообразный орган, образованный ребристыми лопастями, ограничивающими ротовое отверстие. Вертлуги задней пары ног вторично расчленены. Тазики свободные и подвижные. На лапках развиты амбулакральные коготки. Половое отверстие расположено между тазиками ног третьей пары. Опилеоакарины ведут скрытый образ жизни, под камнями,

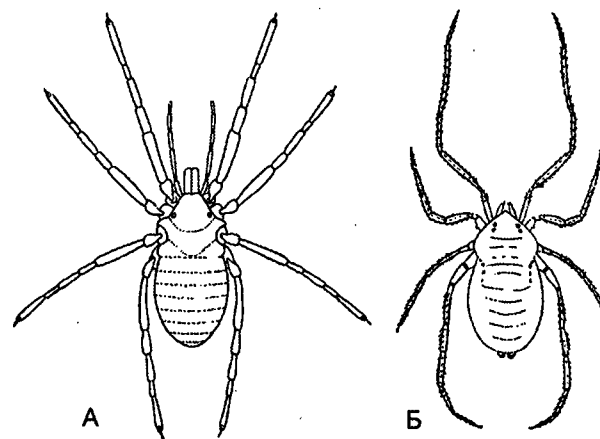


Рис. 54. Сенокосцы (по Неппиг, 1968)

А — сенокосец *Stylocellus beccarii*; Б — клещ-сенокосец *Opilioacarus segmentatus*

в почвенном гумусе. В их кишечнике попадают остатки мелких членистоногих. Видовое разнообразие клещей-сенокосцев невелико, и они встречаются редко в Средиземноморье, в Средней Азии и в Техасе. Полагают, что к этим примитивным формам с одним семейством *Opilioacaridae* близки *Holothyroidea* с двумя парами латеральных стигм, склеротизированной кутикулой и лишенные глаз. Во всяком случае, их сближает общие черты организации, хотя вторые лишены внешних признаков сегментации. Ранее тех и других объединяли в подотряд *Onychorpalpida*, противопоставляя в ее пределах две группы видов *Notostigmata* и *Holothyroidea*. Сейчас многие вводят их в отряд *Opiliones*.

Глава 8

Отряд Паразитиформные клещи — *Parasitiformes*

§ 1. Общая характеристика отряда

Отряд *Parasitiformes* объединяет менее трети известных нам клещеобразных хелицерных и отличается меньшим разнообразием, чем *Acariiformes*. Исходной жизненной формой является хищник, обитающий в почве и в растительной подстилке. Немногие из них сапрофаги, реже — переходящие к питанию живыми растениями (*Uropodina*). Наряду с малыми размерами и обитанием в почвенных скважинах это открыло им путь к паразитизму. Обычно хищники крупнее своих жертв; паразиты мельче хозяев. Хищные сенокосцы рвут добычу хелицерами, пополняя рацион потреблением животных останков и растительной пищей. Иной путь и характер паразитизма у *Parasitiformes* — переход от хищничества к сосанию крови наземных позвоночных животных. При всем разнообразии форм паразитизма оно создается здесь не в силу различий в источниках питания, а благодаря различным взаимоотношениям с хозяевами. Здесь различаются несколько типов кровососущих паразитов, происходящих один от другого: *временные* паразиты, подстерегающие хозяина в его убежище (*убежищные*) и *внеубежищные*, или *настбищные*, подстерегающие животных в открытой природе; *постоянные* паразиты — *наружные*, которые живут и размножаются на теле хозяина, и *полостные* паразиты, перешедшие к эндопаразитизму, например, в дыхательных органах животных.

Общая тенденция к развитию паразитизма осуществлялась параллельно: одни пришли к нему через форезию, другие от сожительства и хищничества, избрав хозяевами птиц, рептилий, млекопитающих, насекомых. Особенно разнообразны паразиты позвоночных животных. Питаясь их кровью, клещи вступили в тесные взаимодействия с возбудителями многих болезней животных и человека: вирусами, риккетсиями, бактериями, простейшими. В этом отношении наиболее опасны иксодовые клещи, передающие возбудителей энцефалитов, клещевых тифов, туляремии, чумы, бруцеллеза, гемоспорициальных болезней животных и человека. По числу переносимых ими трансмиссивных болезней они выдвинулись на первое место среди всех кровососущих членистоногих.

1.1. Морфология

Паразитиформные клещи разительно отличаются от Acariformes и планом строения, и ходом развития. Расчленение их тела на головогрудь и брюшко соответствует состоянию пауков, но не трилобитов, не кенений или сольпуг. Правда арахноидный тип тагмозиса сохранился лишь у примитивных *Rhodacaridae*, а преобладает разделение тела на гнатосому и идиосому. Исходный для хелицерных анаморфоз не выражен — из яйца вылупляется существо уже с полным набором сегментов тела и не пополняет их впоследствии. Постэмбриональные преобразования сводятся к эпиморфозу. Этот отряд, насчитывающий более 15 000 видов, включает три основные группы клещей: гамазоидных (Gamasoidea), уропод (Uropodoidea) и иксодовых (Ixodoidea). Первые два надсемейства объединяют свободноживущих видов и сожителей (комменсалов) насекомых или позвоночных животных. Их объединяют в подотряд Mesostigmata. Иксодовые клещи — кровососущие паразиты наземных позвоночных, включаются в подотряд Metastigmata. Именно они достигают особенно крупных размеров (15–25 мм), не характерных для подавляющего большинства клещей микроскопической величины.

Не имея явных признаков сегментации, примитивные Parasitiformes обнаруживают регулярность в расположении щетинок (хет) на теле. Хетологический анализ позволяет выявить шесть сегментов в составе головогруды и шесть — в составе брюшка, и еще 2–3 на его конце, остающихся недоразвитыми. На границе головогруды и брюшка имеется седьмой, предполовой сегмент. Реконструкция предполагаемого сегментарного состава в исходном для Parasitiformes состоянии (рис. 55) сравнима с состоянием протонимф примитивных *Rhodacaridae* и сегментирующегося зародыша. У многих свободноживущих форм во взрослом состоянии части внешнего скелета сливаются в сплошной твердый панцирь, особенно, у уропод. В ископаемом состоянии, кроме несколько похожих на гамазид *Anthracomarti* из каменноугольных отложений, Parasitiformes не известны.

В основе характерного для Parasitiformes арахноидного тагмозиса лежит противопоставление просомы и опистосомы. Эти отделы неподвижно сочленены друг с другом, а у более специализированных форм сливаются в монолитное целое. У примитивных *Rhodacaridae* просома покрыта карапаксом, но его передняя часть, отделенная швом, вероятно, соответствует пропельгидию. Нижний скелет просомы образован стернитом сегмента I ног (тритостернум) с вильчатым придатком и отделенной от него грудиной, образованной стернитами сегментов II–IV ног. У самок задний отдел грудины с гоноподами 8-го (генитального) сегмента становится генитальным щитом с клапаном, прикрывающим половую щель. Опистосома сверху покрыта нотогастральным щитом, а снизу — анальным,

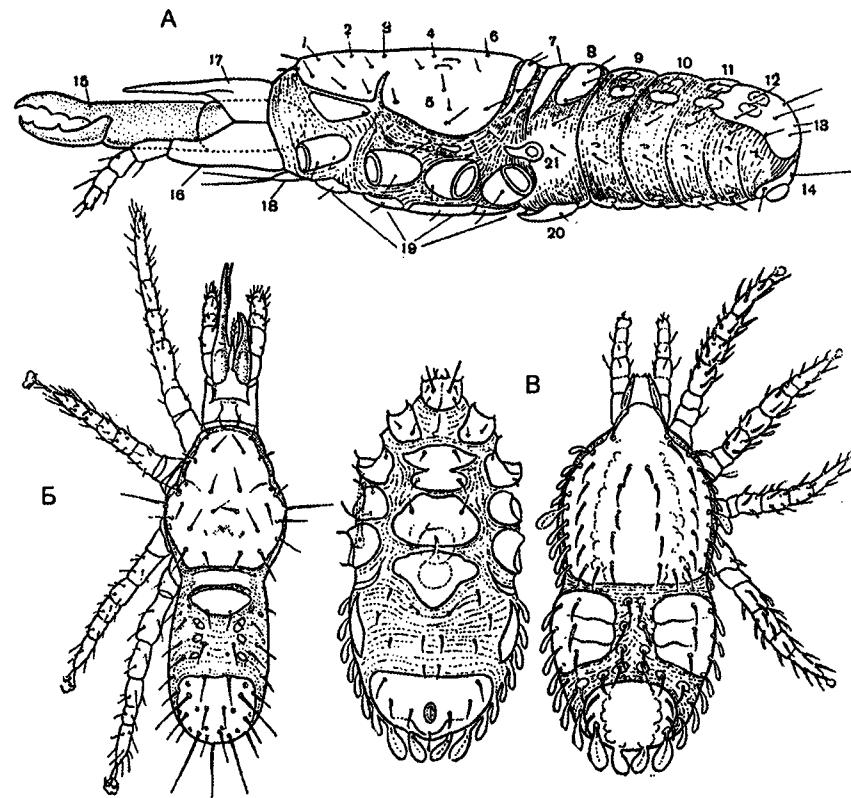


Рис. 55. Строение клещей отряда Parasitiformes (по Ланге, 1969):

А — реконструкция предполагаемой исходной формы, вид сбоку, ноги срезаны по тазику; Б — протонимфа клеща *Rhodacarus* со спинной стороны; В — самка *Microsejus* с брюшной и спинной стороны, сохранение расчленения щитков во взрослом состоянии: 1–6 — слившиеся сегменты головогруды; 7 — предполовой сегмент; 8 — половой сегмент; 9–13 — остальные сегменты брюшка; 14 — анальный щиток с анальными клапанами, образованными за счет слившихся структур трех последних сегментов тела; 15 — хелицеры; 16 — педипальпы; 17 — тектум; 18 — осязательный придаток; 19 — стерниты головогруды; 20 — половой клапан; 21 — стигмы трахей

с анальным отверстием и парой клапанов. У специализированных форм все эти склериты объединяются в щиты, вплоть до полной инкапсуляции тела у Uropodina. Между тем у крупных кровососов (*Argasidae*) жесткие элементы покровов сокращаются и исчезают, не препятствуя сильному наполнению и растяжению тела.

Вооружение покровов представлено постоянным набором хет и лировидных органов. У *Rhodacaridae* и других Mesostigmata эти наборы соот-

ветствуют поsegmentным кольцам, слившимся друг с другом (рис. 55: А). Каждый метамер просомы включает 5 пар хет и по 3 пары лировидных органов. На брюшной стороне просомы им отвечают 6 пар хет и по 4 пары лировидных органов. Общим признаком всех *Parasitiformes* служит отсутствие актинохитина в покровах тела и их производных.

Основание ротового аппарата представляет замкнутый цилиндр (гнатобаза), образованный слившимися тазиками педипальп. Внутри него расположены ротовой конус и крупные хелицеры; 1-й и 2-й членики хелицер цилиндрические, 3-й превращен в подвижный палец клешни с крупными зубцами. Неподвижный палец с зубчиками образован выростом 2-го членика. Хелицеры могут втягиваются в перепончатые влагалища основного членика. Вместе с педипальпами они входят в состав гнатымы (головки), строение которой своеобразно. В отличие от *Acariiformes*, тазики педипальп срastaются не только друг с другом, но и с передней частью предротовой лопасти, образуя кольцо. Из него выдвигаются хелицеры, и в нем размещен сосательный ротовой конус, ведущий в глотку. У многоядных и хищных форм мощные хелицеры имеют вид клещей; у кровососущих форм они преобразуются в тонкие стилеты. Кроме того, у самцов они используются при копуляции, имея щели и сперматодактили для переноса сперматофоров. У некоторых гамазид эти придатки пронизаны порами, наполняемыми семенной жидкостью; у самок некоторых видов здесь имеются семяприемники. В этом отношении они сравнимы с пауками, у которых в совокуплении участвуют педипальпы, а не хелицеры.

Верхняя стенка гнатобазы вытянута в эпистом, а нижняя представлена пластинчатыми максиллами, спаянными по средней линии и вооруженными отчлененными максиллярными рожками. Ротовой конус сформирован желобчатой верхней губой, переходящей в глотку. Пятичлениковые телоподиты педипальп заканчиваются лапкой с вильчатой претарзусом. На них и на гнатобазае расположены постоянные наборы хет. У паразитических форм этот тип ротового аппарата, свойственный хищникам, видоизменен в колюще-сосущий орган с приспособлениями для фиксации в коже (*Dermanyssoidea*, *Ixodoidea*, рис. 1: 3Б).

Шестичлениковые игои состоят из тазика (кокссы), окруженно-го в основании субкоккальными склеритами, вертлуга, одночленикового бедра, коленного членика, голени, лапки (тарзуса) и предлапки (претарзуса). Ноги, длинные у гамазид, очень короткие у уropод. На ногах имеется постоянный набор хет и лировидных органов, которые на бедрах и голених располагаются кольцами. У постоянных паразитов передние ноги толстые с мощными коготками для крепления к хозяину. Лапки оканчиваются перепончатыми претарзусами с парой коготков и присоской. На лапках I ног, выполняющих почти всегда функцию чувствующего органа, имеется тарзальный орган — группа щетинок и сенсилл, заклю-

ченных у *Ixodoidea* в орган Галлера (рис. 58: А25). Этот орган лоцирует приближающуюся жертву или хозяина. Коккальные органы, характерные для *Acariiformes*, отсутствуют, но пара коккальных желез, принадлежащих в разных группах разным сегментам, хорошо развиты. Хорошо развита и трахейная система. Ее стигмы открываются над основаниями IV ног или позади них. От них тянутся вперед перитремы, примыкающие снизу к средним плевритам. Стигмы возникают из боковых лировидных органов генитального сегмента, а перитремы — из линочного шва. У *Ixodoidea* трубчатые перитремы не развиты и стигмы окружены мелкими склеритами запирающего клапана. Обычно имеется кровеносный аппарат с 1–2-х камерным сердцем, 2 парами остий и, у крупных форм, с четырьмя боковыми сосудами. Пищеварительный аппарат прост и эффективен; средняя кишка со слепыми выростами особенно велика у подстерегающих кровососов. В этом отношении *Parasitiformes* напоминают сенокосцев (*Opiliones*), как, впрочем, и наличием мальпигиевых сосудов, и сокращением набора коккальных желез до одной пары, и крайней концентрацией нервной системы.

Наружный половой аппарат самок имеет вид поперечной щели на уровне III–IV тазиков. Он ограничен кожными складками и прикрыт генитальным клапаном. У самцов половое отверстие обычно смещено к переднему краю стерального щитка. У *Rhodacaridae* на нижней поверхности генитального сегмента сохраняются рудименты гонопод. Строение полового аппарата осложняется в связи с живорождением за счет образования раздвижного генитального склерита. У мелких подстерегающих кровососов оно упрощено и сходно у обоих полов. При спаривании самец с помощью хелицер вводит сперматофор в половое отверстие самки. У большинства иксодид и уropод самки откладывают яйца. Среди гамазид наблюдаются все переходы — от яйцекладки до живорождения личинок и нимф. Обычно яйца откладываются по одному, но у крупных кровососущих иксодид — одной кладкой в сотни и тысячи яиц.

1.2. Биология размножения и развития

У *Argas persicus* развивающиеся ооциты соединяются с яичником только коротким стебельком и получают питательные вещества из омывающей их гемолимфы; затем они переходят в его полость, где завершают рост без участия вспомогательных клеток (солитарный тип оогенеза). У клещей рода *Alectorobius* (*Ornithodoros*) спирохеты проникают в ооциты из гемолимфы. Несмотря на малые размеры яиц, дробление поверхностное, и формирование зародыша сосредоточено у вегетативного полюса. Позднее оно приобретает черты, типичные для арахнид. При поверхностном дроблении у *Boophilus calcaratus* образуется 30–35 вторичных вителлофагов из возвращающихся с периферии клеток, когда их общее

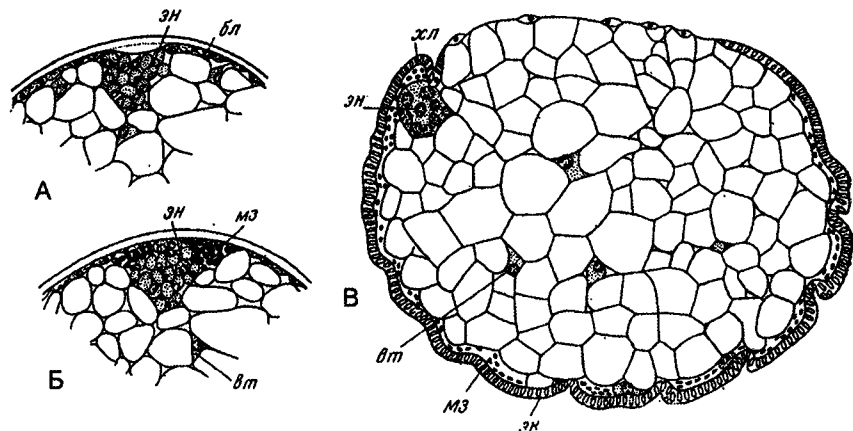


Рис. 56. Обособление зародышевых листков у *Ornithodoros (Alectorobius) moubata* (по Ивановой-Казас, 1979):

А — образование энтодермы и Б — мезодермы; В — продольный срез зародышевой полоски: бл — бластодерма; вт — вителлофага; мз — мезодерма; хл — хвостовая лопасть; эк — эктодерма; эн — энтодерма

число достигает приблизительно 160. У *Alectorobius* вителлофаги образуются вместе с энтодермой (рис. 56).

Образование бластодиска у *Vooporus* сосредоточено на одной из сторон яйца, где из бластодермы выделяются крупные клетки энтодермы. Затем по бокам от ее зачатка вырастают парные тяжи плотных мезодермальных клеток. Сходным образом обособляются зародышевые листки у *Alectorobius*. После иммиграции энтодермы из временной ямки бластопора двумя симметричными группами мигрируют клетки мезодермы.

Хвостовая лопасть формирующейся зародышевой полоски *Voophilus* заходит на спинную сторону и сближается с головными лопастями. У *Alectorobius* положение зародыша варьирует: чаще всего он располагается поперек, реже — косо, еще реже — по продольной оси яйца. Его сегментация начинается с обособления сегментов трех пар ног, затем почти одновременно выделяются сегменты педипалпов и IV пары ног. У *Voophilus* внешним проявлением сегментов становятся зачатки конечностей просомы, в то время когда мезодерма еще не разделилась на сомиты. В опистосоме сначала формируются сомиты. Они выделяются последовательно как парные группы мезодермальных клеток, соответствующие 8–9 сегментам, почти не выраженным в эктодерме.

Процессы перегибания зародышевой полоски на брюшную сторону начинаются появлением продольной борозды, разделяющей ее на две симметричные половины. Оставаясь связанными на обоих концах тела,

эти половинки расходятся друг от друга и между ними начинает обнажаться поверхность желтка. Сходные смещения (бластокинезы) в более явной форме характерны для пауков, фринов и многоножек. Одновременно с этим зародыш укорачивается и, становясь более компактным, нарастает на желточную массу своими краями. У некоторых клещей продольное расщепление зародыша выпадает.

Тем временем на развивающейся головогрудь оформляются зачатки четырех пар ног. Они достигают изрядных размеров и расчленяются. Затем зачатки четвертой пары съеживаются до небольших бугорков. У *Alectorobius* они превращаются в бесформенные клеточные массы, но остаются связанными с сегментарным нервным узлом парой нервов. Позднее, уже после вылупления из яйца и первой линьки, шестиногая личинка восстанавливает IV пару ног. Ее шестиногость вторична, а не исходна, как у Acariformes.

Постэмбриональное развитие включает фазы личинки, двух нимф и взрослого клеща (рис. 57: 1). У примитивных представителей отряда все фазы соответствуют одной жизненной форме активного хищника, обитающего в почвенных скважинах и разлагающихся субстратах.

Вылупляющаяся из яйца личинка шестинога, но IV пара ног представлена темной массой клеток под кутикулой, позади тазиков III пары ног. Покровы ее тела еще слабо склеротизованы; головогрудь покрыта карапаксом; брюшко только в задней части прикрыто небольшим нотогастером. Между этими склеритами имеются парные, более мелкие щитки. Тергит прегенитального (VII) сегмента недоразвит, но отчетлив. Осязательное вооружение покровов представлено постоянным, но еще неполным набором хет. Расчлененный внешний скелет, небольшой головогрудной щит и грудина, маленький пигидий на конце брюшка и посегментные склериты перед ним, стигмы без перитрем и другие признаки протонимфы примитивны для Parasitiformes. Ноги и ротовые органы построены по типу имагинальных, но стигмы, трахеи, перитремы и наружный половой аппарат еще отсутствуют у личинки, ведущей образ жизни активного хищника.

В фазе протонимфы оформляются все сегменты тела и IV пара ног. Появляются стигмы и короткие перитремы. При линьке в дейтонимфу формируются вентро-анальный и стернальный щитки и другие структуры дефинитивного скелета, развиваются перитремы, смыкающиеся с плевральными склеритами, посегментные наборы щетинок. Вооружение покровов и придатков тела достигают окончательного состояния. При последней линьке на взрослого клеща развиваются половое отверстие и у самок — половой щиток, у самцов — копулятивные структуры хелицер и значительное уплотнение всего панциря. У примитивных Rhodacariidae опистосома отделена от подосомы. Это бесцветные, золотистые или

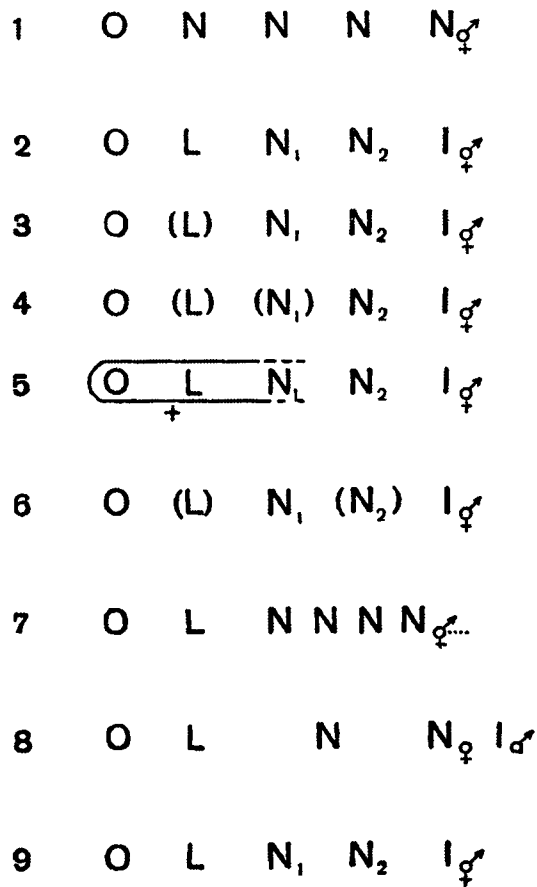


Рис. 57. Эволюция индивидуального развития в отряде Parasitiformes (по Захваткину, 1953 и Ланге, 1969):

1 — предполагаемый исходный цикл (прямое развитие, как у большинства арахнид); 2 — большинство свободноживущих гамазоидных клещей; 3 — факультативные кровососы семейства *Laelaptidae* и некоторые свободноживущие гамазиды; 4 — семейство *Haemogamasidae*, часть видов рода *Hirstionyssus*; 5 — семейство *Spinturnicidae*. Часть видов рода *Hirstionyssus* (утробное развитие, живорождение); 6 — род *Ornithonyssus*, часть полостных паразитов семейства *Rhinonyssidae*; 7 — семейство *Argasidae*; 8 — семейство *Ixodidae*; 9 — надсемейство *Uropodoidea*; O — яйцо; L — личинка; (L) — желточное питание личинки; N — нимфа; N₁, N₂ — прото- и дейтонимфы; I — имаго; (N₁) — желточное питание протонимфы; (N₂) — не питающаяся активно дейтонимфа; значками «самка-самец» обозначены размножающиеся фазы

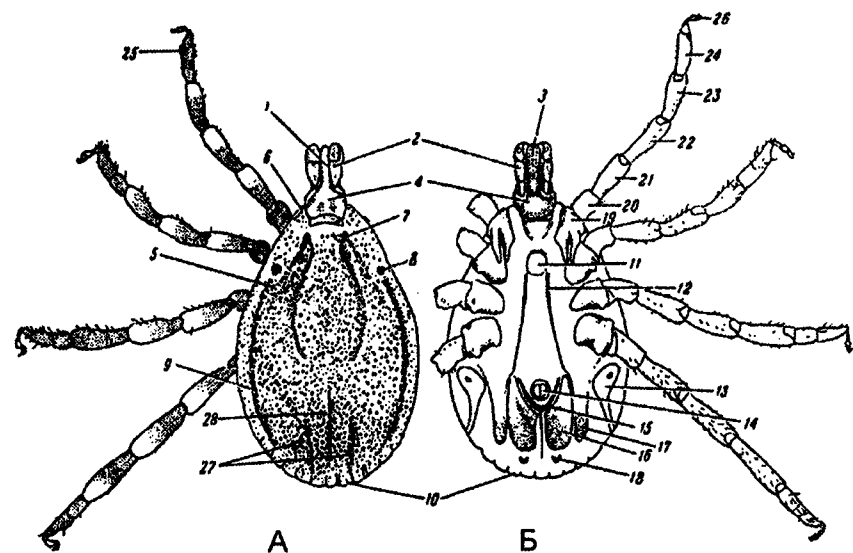
розовые клещи с удлинненным телом (0,3–0,5 мм) и глубокой бороздой между подсосомой и опистосомой, сохраняющих взаимную подвижность. Кроме того, у них имеется борозда между проподосомой и метаподосомой. Стернальный щиток, выдаваясь вперед, прикрывает половое отверстие самцов. Все эти признаки и свойства сближают их с сенокосцами (*Opiliones*), отдаляя Parasitiformes от Acariformes.

Постэмбриональные превращения можно характеризовать как эпиморфоз с ограниченными органоанаморфозами. Вероятно, что свободноживущие хищные предки паразитиформных клещей с более крупными и богатыми желтком яйцами, подвергающимися поверхностному дроблению, вылуплялись из яиц с четырьмя парами ног. Эта исходная схема онтогенетических преобразований претерпела значительные изменения либо за счет эмбрионизации развития, либо осложнений нимфального периода (рис. 57).

Разнообразие форм паразитизма гамазоидных клещей, примитивные представители которых сохранили образ жизни свободных хищников, выражают общие тенденции и возможности преобразований организации и жизненных циклов Parasitiformes. Их реализацию и завершение мы находим за пределами надсемейства *Gamasoidea* (или когорты *Gamasina*), среди представителей подотряда *Metastigmata*, в однообразии аргасовых и иксодовых клещей (*Argasidae* и *Ixodidae*). Между тем некоторые тенденции не имели продолжения за пределами этой группы. Все, что реализовалось в ее собственных пределах, демонстрирует некоторые аналогии с паразитическими акаридиями отряда Acariformes.

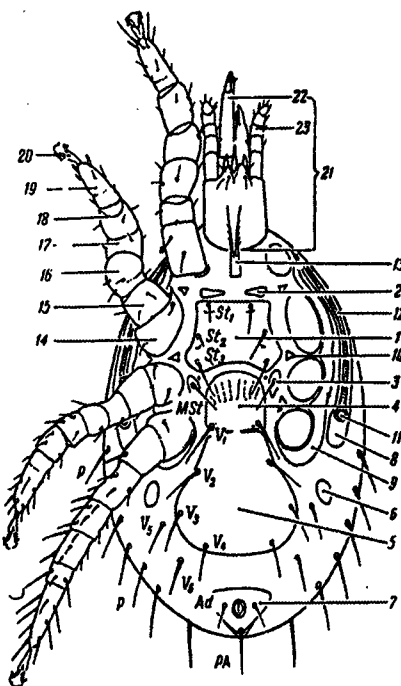
§ 2. Определительная таблица подотрядов, семейств и отдельных родов отряда Parasitiformes

- 1 (20). Основание ротовых органов со срединным выростом — гипостомом с рядами направленных назад зубчиков (рис. 1: 3Б; рис. 58: БЗ). Стигмы открываются на пластинчатых перитремах (рис. 58: В12). На лапках по одной небольшой полости с группой сенсилл (рис. 58: А25), образующих орган Галлера. Пальцы хелицеры тоже с направленными назад зубчиками. Взрослые клещи, напитавшиеся крови, достигают 25 мм... Надсемейство *Ixodoidea* — Иксодоидные клещи.
- 2 (13). Хоботок направлен вперед; спинной щиток есть, перитремы крупные со стигмой посередине; присоски на лапках хорошо развиты... Семейство *Ixodidae* — Иксодовые клещи, или Иксодиды.
- 3 (4). Глаза имеются, анальная бороздка не выражена. Пальпы короткие, ребристые. У самцов 2 пары брюшных щитков... Род *Boophilus*.

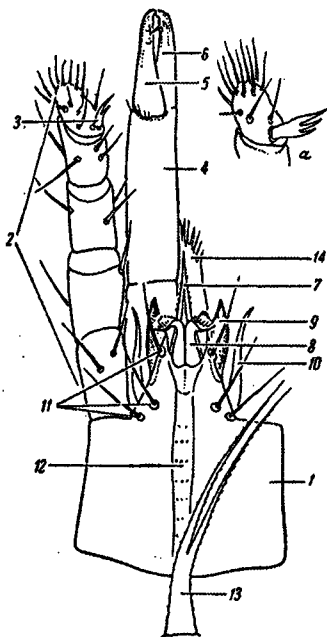


А

Б



В



Г

← Рис. 58. Строение клещей отряда Parasitiformes (по Ланге, 1969):

А — наружное строение самца иксодиды *Hyaloma plumbeum*, вид сверху и Б — вид снизу: 1 — футляр хелицер; 2 — пальпа; 3 — гипостом; 4 — основание хоботка; 5 — спинной щиток; 6 — скапула; 7 — цервикальная бороздка; 8 — глаз; 9 — латеральная бороздка; 10 — фестоны; 11 — половое отверстие; 12 — половая бороздка; 13 — перитрема; 14 — анальное отверстие; 15 — анальная бороздка; 16 — аданальный щиток; 17 — акцессорный щиток; 18 — субанальный щиток; 19 — тазик первой ноги; 20 — вертлуг; 21 — бедро; 22 — голень; 23 — предлапка (претарзус); 24 — лапка; 25 — орган Галлера; 26 — коготки и присоска; 27 — задне-боковые бороздки; 28 — заднесрединная бороздка. В — брюшная сторона тела самки гамзойидных клещей: 1–10 — щитки: 1 — грудной (стернальный); 2 — предгрудные (югулярные); 3 — боковые грудные (метастернальные); 4 — половой (генитальный) с клапаном; 5 — брюшной (вентральный); 6 — боковые брюшные (инвагинальные); 7 — анальный (с анальным отверстием, прикрытым створками); 8 — перитремальные; 9 — прикоккальные; 10 — межкоккальные; 11 — стигма; 12 — перитрема; 13 — тритостернум; 14–20 — членики ног: 14 — тазик (кокса); 15 — вертлуг (трохантер); 16 — бедро (фемур); 17 — колено (пателла); 18 — голень (тибия); 19 — лапка (тарзус); 20 — предлапка (претарзус) с присоской и коготками; 21 — гнатосома; 22 — хелицеры; 23 — пальпы. Щетинки: St_1 – St_3 — грудные; MSt — метастернальные; V_1 – V_6 — вентральные; Ad — аданальные; PA — постнатальная; P — плевральные. Г — Гнатосома гамзойидных клещей с брюшной стороны: 1 — основание (слившиеся тазики педипальп); 2 — пальпы; 3 — двураздельная щетинковидная предлапка (вилочка); 4 — хелицеры; 5, 6 — подвижный и неподвижный пальцы хелицер; 7 — верхняя губа; 8 — гипостом с лопастями; 9 — максиллярные «рочки»; 10 — стилеты; 11 — максиллярные щетинки; 12 — желобок тритостернума; 13 — тритостернум; 14 — тектум (эпистом); а — трехраздельная предлапка пальп

- 4 (3). Анальная бороздка, огибающая анус хорошо заметна.
- 5 (6). Анальная бороздка огибает анус, спереди почти всегда замкнутым полукольцом; глаз нет. У самцов почти вся брюшная сторона тела покрыта щитками... Род *Ixodes*.
- 6 (5). Анальная бороздка огибает анус сзади.
- 7 (8). Глаз нет. На тазиках I пары ног 1 зубец, либо нет ни одного. Пальпы обычно выдаются в стороны за основание хоботка. Самцы лишены брюшных щитков... Род *Haemaphysalis*.
- 8 (7). Глаза есть. На тазиках передних ног по два зубца. Пальпы не выдаются за основание хоботка.
- 9 (10). Спинной щиток со светлым рисунком, редко не отчетливым. Основание хоботка прямоугольное; пальпы короткие; их второй и третий членики не длиннее своей ширины. Самцы не имеют брюшных щитков... Род *Dermacentor*.
- 10 (9). Спинной щиток без рисунка; самцы с брюшными щитками.
- 11 (12). Основание хоботка прямоугольное; пальпы длинные — их второй и третий членики заметно длиннее своей ширины. Хорошо

заметные глаза сферические. Самцы с тремя парами брюшных щитков... Род *Hyalomma*.

- 12 (11). Основание хоботка шестиугольное; пальпы короткие, их второй и третий членик не длиннее своей ширины. Глаза малозаметные, плоские и продолговатые. Самцы с двумя парами брюшных щитков... Род *Rhipicephalus*.
- 13 (2). Хоботок смещен вниз на брюшную сторону тела, лишенного щитков. Перитрема маленькая со стигмой у края. Присоски на лапках слабо развиты или отсутствуют... Семейство *Argasidae* — Аргасовые клещи или Аргазиды.
- 14 (15). Тело дисковидное со складчатыми покровами и мелкими бородавками. Край тела с рантом из шва и прилегающих складочек. На летучих мышах... Род *Carios*.
- 15 (14). Тело продолговатое.
- 16 (17). Тело спереди притупленное со складчатыми, в мелких бородавках покровами. Край тела с рантом из шва и прилегающих табличек или складочек. Преимущественно на птицах... Род *Argas*.
- 17 (16). Тело спереди приостренное. Край тела без ранта.
- 18 (19). Покровы с окруженными валиками ямками, из радиально направленных гребешков. Щеки, преанальная и постанальная бороздки отсутствуют... Род *Alveonasus*.
- 19 (18). Покровы тела бугорчатые. Щеки, преанальная и постанальная бороздки имеются... Род *Alectorobius*.
- 20 (1). Гипостом незаметен или лишен зубчиков (рис. 58: Г8). Стигма с ленточными или трубчатыми перитремами (рис. 58: В12). Лапки с группой сенсилл, не оформленных в орган Галлера (рис. 58: А25). Хелицеры обычно клешневидные или игловидные (рис. 58: Г; рис. 59: О, П). Мелкие клещи размером 0,2–1,5 мм, редко до 3,5 мм.
- 21 (48). Тазики I ног не прикрывают ротовые органы снизу. Тело с несколькими щитками (рис. 49). Ноги не вкладываются в желобки на брюшной стороне тела... Надсемейство *Gamasoidea* — Гамозоидные клещи.
- 22 (35). Половой щиток самки слит с брюшным, анальный обособлен (рис. 58: В; рис. 59: К, М). Щетинковидная вилочка предлапки пальп всегда двураздельная (рис. 58: Г3). На ногах самцов нет неподвижных выростов апофиз; лишь иногда утолщенные щетинки. Если апофизы есть, тогда спинной щит небольшой.
- 23 (30). Стигмы и перитремы расположены на брюшной стороне тела (рис. 58: В11, 12). Тригостернум вполне развит и обычно с двумя ветвями (рис. 58: В, Г13).

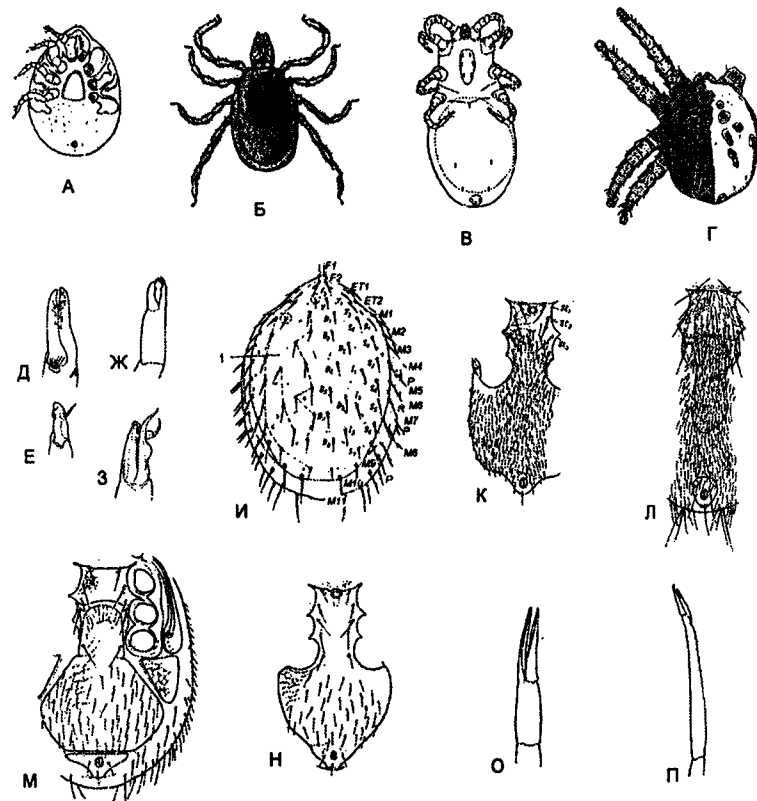


Рис. 59. Уроподы и гамазиды (по Ланге, 1958):

А — Уропода или панцирная гамазида — *Urodinychus* sp., самка с брюшной стороны (*Uropodina*, *Urodinychidae*); Б — *Ixodes persulcatus*, самка, вид сверху; В — *Pneumonyssus semicola* (*Halarachnidae*), самка с брюшной стороны; Г — *Larinyssus orbicularis* (*Rhinyssidae*), самка со спинной стороны; Д — хелицера самки *Macrocheles* sp. (*Macrochelidae*); Е — хелицера самки *Laelaps clethrinydis* (*Laelaptidae*); Ж — хелицера самки *Haemogamasus serdjukovae* (*Haemogamasidae*); З — окончание хелицеры самки *Haemogamasus kitanoi* (*Haemogamasidae*); И — спинная сторона тела гамазоидных клещей: 1 — спинной щит; щетинки: F_1-F_3 — лобные; V — теменные; T_1-T_2 — височные; ET_1-ET_2 — наружные височные; Sc — лопаточные; D_1-D_8 — спинные; S_1-S_8 — предкраевые; M_1-M_{11} — краевые; I_1-I_3 — промежуточные; P — плевральные; К — брюшной щит самца *Haemogamasus nidi* (*Haemogamasidae*); Л — брюшные щитки самки *Haemogamasus hirsutosimilis*; М — брюшная сторона тела самки *Eulaelaps strobularis* (*Laelaptidae*); Н — брюшной щит самца *Eulaelaps strobularis*; О — хелицера самки *Hirstionyssus isabellinus* (*Demmanyssidae*); П — хелицера самки *Ornithonyssus bacoti* (*Demmanyssidae*)

- 24 (27). Пальцы хелицер самки с зубчиками по внутреннему краю, иногда мелкими и немногочисленными (рис. 59: Д, Е, Ж, З), если их нет, то тело густо покрыто щетинками или анальный щиток крупный и поперечный. Спинной щит крупный, с полным набором щетинок (есть все краевые М, рис. 59: И) или густо покрыт щетинками.
- 25 (26). Тело густо покрыто щетинками (рис. 59: И)... Семейство *Haemogamasidae*.
- 26 (25). Тело покрыто щетинками не густо, но имеется их полный набор. Если щетинок относительно много, то боковые брюшные щитки самок крупные, треугольные (рис. 59: М), а щитки перитрем расширены... Семейство *Laelaptidae*.
- 27 (24). Хелицеры самки без зубчиков, с клешней похожей на ножницы (рис. 59: О) или тонкие, длинные, игловидные с недоразвитой клешней (рис. 59: П). Если зубчики есть, то большая часть тела с мягкими покровами и маленькими щитками. Спинной щит у обоих полов с неполным набором щетинок, по крайней мере, большая часть краевых (М) расположена за пределами щита и неразличима среди плевральных щетинок.
- 28 (29). Пальцы хелицер без зубчиков. Ноги II самца без апофиз... Семейство *Dermanyssidae*.
- 29 (28). Хелицеры самки клешневидные с зубчиками на пальцах (рис. 60: А). Спинной щит у обоих полов небольшой, суженный назад; грудной, половой и анальный щитки самки, как на рисунке 60: Б. Ноги II самца с апофизами (рис. 60: В), грудной щиток разобщен с анальным и удален от него... Семейство *Railiettidae*.
- Комментарий:** Паразитируют в наружном слуховом проходе жвачных. Широко распространенная *Railietta auris* найдена в ушах крупного рогатого скота; вызывает воспаления, иногда сопровождаемые нарушением координации движений.
- 30 (23). Стигмы и перитремы расположены на спинной стороне тела. Тритостернум без ветвей, недоразвит или отсутствует. Ноги обычно толстые, с крупными коготками (рис. 60: Г, Д).
- 31 (32). Ноги крупные, массивные, расположенные радиально и с многочисленными крупными щетинками (рис. 60: Г). Щитки плотные, коричневатые... Семейство *Spinturnicidae*.
- Комментарий:** Постоянные эктопаразиты летучих мышей. Около 10 видов рода *Spinturnix* обычны, но с мало разработанной систематикой и не выясненным медицинским значением.
- 32 (31). На ногах и теле короткие и обычно немногочисленные щетинки. Беловатые покровы слабо склеротизированы. Стигмы с корот-

кими перитремами или без них. Полостные паразиты наземных позвоночных.

- 33 (34). Тело червеобразное или продолговато-овальное (рис. 60: Е); половой щиток недоразвит или утрачен. Спинной щит цельный... Семейство *Halarachnidae*.

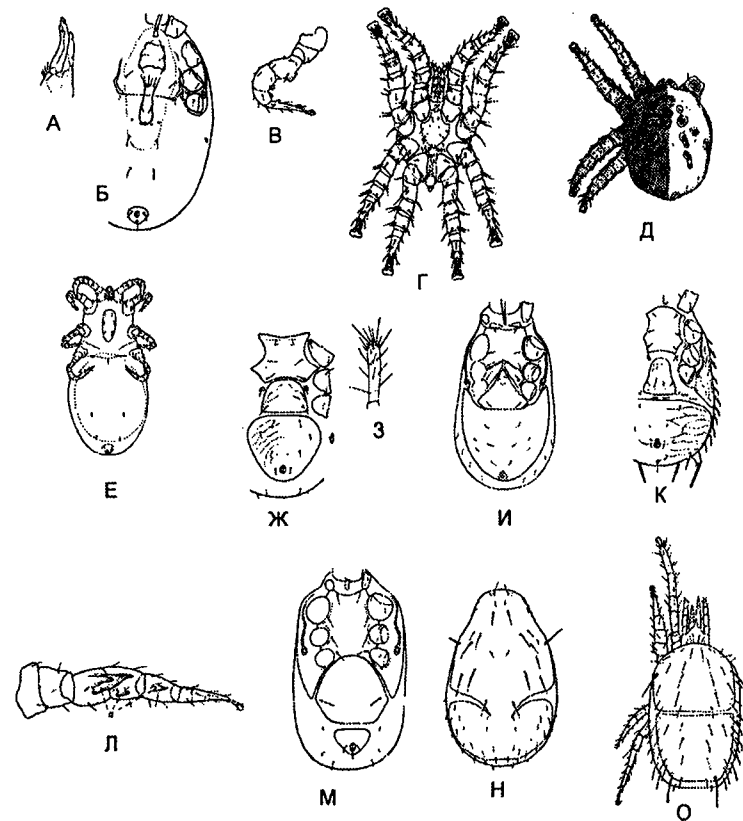


Рис. 60. Гамазовые клещи (по Ланге, 1958):

А — хелицера самки *Railietta auris* (*Railiettidae*); Б — самка *Railietta auris* (*Railiettidae*) с брюшной стороны; В — то же, нога II самца; Г — самец *Spinturnix vespertilionis* (*Spinturnicidae*) с брюшной стороны; Д — самка *Larynyssus orbicularis* (*Rhinonyssidae*) со спинной стороны; Е — самка *Pneumonyssus semicola* (*Halarachnidae*) с брюшной стороны; Ж — самка *Nothrolaspis decoloratus* (*Macrochelidae*) с брюшной стороны; З — то же, лапка I самки; И — самка *Pergamasus* sp. (*Parasitidae*) с брюшной стороны; К — самка *Asca* sp. (*Ascaidae*) с брюшной стороны; Л — II нога самца (а — апофизы) *Pergamasus* sp.; М — самка *Pachylaelaps* sp. (*Pachylaelaptidae*) с брюшной стороны; Н — самка *Veigaiia* sp. со спинной стороны; О — самка *Euryparasitus emarginatus* (*Gamasolaelaptidae*) с брюшной стороны

Комментарий: Паразитируют в дыхательных путях ластоногих (виды рода *Halarachme*), обезьян и собак (виды рода *Pneumonyssus*).

34 (33). Тело овальное; половой щиток обычно развит. Спинной щит цельный или разделен на два или несколько щитков... Семейство *Rhinonyssidae*.

Комментарий: Паразитируют в носовой полости птиц. *Sternostomum* (*Rhinolethrum*) вызывает воспаление носовых проходов у домашних гусей.

35 (22). Половой щиток самки отделен от брюшного (рис. 59: Л; рис. 60: М) или боковые брюшные щитки крупные треугольные, слиты с перитремальными (рис. 60: М). Предлапка пальп трехраздельная (рис. 58: Гв), реже двураздельная. Ноги самца с апофизами (рис. 60: Л), иногда последние отсутствуют, но при этом спинной щит разделен.

36 (37). Задний край тела с четырьмя выростами, снабженными щетинками (рис. 60: К). Спинной щит разделен на два или более щитков... Семейство *Liroaspidae*.

Комментарий: Сапрофаги; в почве, мху, растительных остатках.

37 (36). Задний край тела без щетинконосных выростов или только с двумя выростами.

38 (41). Передние ноги лишены претарзуса, присосок и коготков (рис. 60: З).

39 (40). Тело продолговатое. Спинной щит разделен на три щитка. Брюшко отделено перехватом, подвижное. Мелкие розоватые клещи с красными ротовыми частями... Семейство *Rhodacaridae*.

Комментарий: Хищники в глубоких слоях почвы и влажных гниющих остатках.

40 (39). Тело овальное, спинной щит цельный. Щитки самки как на рис. 60: Ж. У самца ноги II, а иногда IV с апофизами, лапки IV часто искривлены. Относительно крупные коричневатые формы... Семейство *Macrochelidae*.

Комментарий: Многоядные обитатели почвы, гниющих субстратов, нор и гнезд. Самки расселяются на насекомых и мелких позвоночных. Виды рода *Macrocheles* размножаются в нечистотах и, расселяясь на синантропных мухах, могут попадать на пищевые продукты. Обычный в гнездах грызунов *Nothrolaspis decoloratus* охотно сосет кровь, вытекающую из ранок и выделения наружных слизистых оболочек.

41 (38). Передние ноги с претарзусом, коготками и присосками.

42 (43). Половой щиток треугольный с примыкающими к его боковым краям относительно крупными метастермальными щитками. Спинной щит разделен надвое или цельный. Ноги II самца

обычно утолщены, с апофизами на бедрах, коленях и голенях (рис. 60: Л)... Семейство *Parasitidae*.

43 (42). Половой щиток иной формы, метастерральные щитки маленькие или слиты с грудным щитом.

44 (45). Спинной щит частично или полностью разделен по изогнутой линии (рис. 60: Н). Анальный щиток обособлен. Хелицеры самок с длинными крепкими клешнями; у самцов с очень длинными жгутовидными сперматодактилями... Семейство *Veigaiidae*.

Комментарий: Специализированные почвообитающие хищники.

45 (44). Спинной щит цельный или разделен по прямой линии надвое (рис. 60: О).

46 (47). Спинной щит разделен (рис. 60: О). Половой щиток обособлен, анальный слит с брюшным (рис. 60: К), боковые брюшные щитки маленькие. Лапки II без когтевидных щетинок на вершине. У самца ноги II обычно утолщены, с апофизами, а иногда со вздутыми бедрами... Семейство *Ascaidae*.

Комментарий: Многоядные и хищные формы, обитающие в почве, наозе, гниющей древесине, в норах и гнездах. Обычный в фазе дейтонимф расселяется на грызунах и насекомых.

47 (46). Спинной щит цельный. Боковые брюшные щитки крупные треугольные, слиты с перитремальными (рис. 60: М). Половой щиток слит с брюшным; анальный слит или обособлен. У обоих полов лапки с когтевидными щетинками... Семейство *Pachylaelaptidae*.

Комментарий: Многоядные. Обитают в почве, гниющих остатках, во мху, иногда в норах грызунов.

48 (21). Ротовые органы прикрыты тазиками I ног. Выпуклое, щитовидное тело покрыто сплошным панцирем и уплощено снизу. Ноги моут вкладываться в желобки на брюшной стороне тела (рис. 59: А; рис. 62)... Надсемейство *Uropodina* — Уроподы, или Панцирные гамазиды.

Комментарий: Сапрофаги, переходящие к питанию растениями и мелкими беспозвоночными. Слабо изученные, но широко распространенные клещи, обитающие в почве, лесной подстилке, растительных остатках, в гнездах насекомых и позвоночных животных. Многие в фазе дейтонимф расселяются на насекомых.

Отряд объединяет надсемейства *Gamasoidea*, *Ixodoidea*, *Uropodina* и ряд более мелких группировок. Мелкие (0,2–3,5 мм) *Gamasoidea* и *Uropodina* объединяются в подотряд *Mesostigmata*; подотряд *Metastigmata* (*Ixodides*) соответствует одному надсемейству более крупных (до 25 мм)

Ixodoidea (рис. 58: А, Б). Общим, хорошо различимым признаком, является наличие пары дыхалец (стигм) с перитремами (рис. 58: В) по бокам тела. Хелицеры подвижны в замкнутой гнатобазе, образованной тазиками педипальп (рис. 58: Г).

Тазики ног всегда хорошо развиты, подвижные цилиндрические или неподвижно сращенные с телом. Щитки расчленены (рис. 58: В) или слиты в той или иной степени (рис. 59: А) (*Uropodina*), реже сохраняется небольшой спинной щиток (рис. 59: Б) (самки *Ixodidae*) или щитки недоразвиты (рис. 59: В, Г) (*Argasidae*, полостные *Gamasoidea*). Половое отверстие смещено вперед, у самок между IV или II тазиками, в виде поперечной щели, прикрытой кожными складками или щитком; у самцов — между III или I тазиками, в виде щели или зияющей воронки (рис. 58: Б, В; рис. 59: К). Претарзус с парой коготков и обычно с присоской (рис. 58: В).

Оплодотворение сперматофорное; самки откладывают яйца или живородящие. Цикл развития включает личинку, протонимфу, дейтонимфу и взрослую фазу. Линькам не предшествуют периоды покоя. Ранние фазы (личинка, и иногда протонимфа) могут быть недоразвитыми, не питаться и пребывать внутриутробно (многие *Gamasoidea*). Иногда недоразвита или выпадает дейтонимфа (некоторые *Gamasoidea* и все *Ixodidae*) или нимфальных фаз более двух (*Argasidae*) (рис. 57).

Паразитиформные клещи — свободноживущие (многоядные, хищники, сапрофаги) или факультативные и облигатные кровососы, паразитирующие на наземных позвоночных. Среди последних выделяются подстерегающие, гнездово-норовые и пастбищные. Многие из них нападают на человека. Встречаются эктопаразиты и полостные эндопаразиты. Отряд включает переносчиков опасных болезней человека и животных.

§ 3. Подотряд Mesostigmata, или Гамазоидные клещи — Gamasoidea

Гамазоидные клещи, составляют большую часть отряда Parasitiformes. Хищные и многоядные формы населяют почву, растительную подстилку и разлагающиеся субстраты, переходя к сапрофагии. Многие живут в гнездах общественных насекомых, птиц, млекопитающих. Переходя от гнездового сожительства и хищничества к питанию кровью животных, демонстрируют различные типы паразитизма. Вместе с тем хищные *Phytoseiulus persimilis* и *Amblyseius californicus* (*Phytoseiidae*) используют в практике защиты растений для борьбы с паутиными клещами.

3.1. Когорта Гамазовые клещи — Gamasina

Тело этих мелких клещей (0,2–3,5 мм) с хорошо развитыми щитками (рис. 58: В; рис. 59: И, М). Спинной щит цельный или разделенный

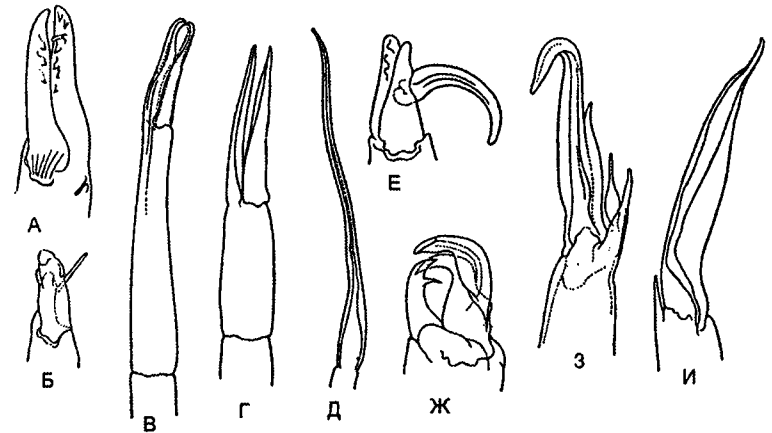


Рис. 61. Строение хелицер гамазоидных клещей (по Ланге, 1958):

А — самка *Macrochelis* sp. (*Macrochelidae*); Б — самка *Laelaps clethrionomydis*; В — самка *Haemogamasus hirsutus* (*Haemogamasidae*); Г — самка *Hirstionyssus isabellinus* (*Dermanyssidae*); Д — самка *Dermanyssus gallinae* (*Dermanyssidae*); Е — самец *Macrocheles* sp. (*Macrochelidae*); Ж — самец *Haemogamasus nidi* (*Haemogamasidae*); З — самец *Haemolaelaps glasgowi* (*Laelaptidae*); И — самец *Dermanyssus gallinae* (*Dermanyssidae*)

на отдельные щитки, особенно на брюшной поверхности самок. Узкие, длинные перитремы у брюшного края, со стидами у середины тела, простираются вперед. Половое отверстие самки в виде поперечной щели, позади грудного щитка, прикрыто половым клапаном. У самца оно имеет вид открытой воронки у переднего края грудного щитка. Впереди него, у заднего края гнатосомы имеется тритостернум (рис. 58: В, Г13). На теле и его придатках имеется характерный набор щетинок, число, форма и расположение которых используются для диагностики видов. Клещи хелицер с зубчиками (рис. 59: Д–З) или без них (рис. 59: О, П), или они длинные, игловидные, с недоразвитыми пальцами. На хелицерах самца имеется сперматодактиль (рис. 61: З, И). Пальпы педипальп пятичлениковые. Претарзус пальп с щетинковидной вилочкой. Ноги с предлапкой, присоской и парой коготков.

Онтогенез складывается из 5 фаз (рис. 57): яйца, личинки, протонимфы, дейтонимфы и взрослой особи. Наряду с откладкой яиц имеется живорождение личинок, протонимф и иногда дейтонимф. У большинства свободно живущих видов, личинка с недоразвитыми щитками и ротовыми органами не питается; иногда не питаются протонимфы и дейтонимфы.

Распространенные во всех частях света и климатических поясах гамазоидные клещи живут в почве, в скоплениях органических остатков, в норах и гнездах насекомых и позвоночных животных. Преобладают

хищники и многоядные формы. Многие используют других животных для расселения и переходят к разным формам паразитизма на рептилиях, птицах, млекопитающих. Встречаются факультативные и облигатные кровососы, гнездово-норовые, пастбищные и постоянные эктопаразиты и полостные эндопаразиты, обитающие в дыхательных путях птиц и млекопитающих, в слуховых проходах жвачных. Некоторые виды нападают на человека и передают ряд инфекционных заболеваний.

Среди гамазид, ведущих свободный образ жизни, распространено использование насекомых и других животных для расселения (форезия). Это важно для обитателей временных и случайных субстратов — помета, трупов животных, причем чаще расселяются взрослые самки, но иногда и дейтонимфы, как у *Macrochelidae* и *Parasitidae*. Эти быстрые и относительно крупные клещи (до 2,5 мм) питаются мелкими беспозвоночными, яйцами и личинками мух, нематодами и микрофлорой в толще разлагающихся субстратов. На поверхность выбираются только защищенные плотными щитками расселительные самки. Они чутко реагируют на звуки прилетающих насекомых, прицепляются к ним и разносятся ими на свежий помет, падаль и другие разлагающиеся субстраты. Есть виды, избирающие в качестве средств транспорта жуков-мертвоедов, навозников, синантропных мух. На мясных мухах рода *Calliphora* иногда размещаются десятки макрохелид, разносимых и на продукты питания человека. Трупный клещ *Poecilochrus necrophori* расселяется в фазе дейтонимфы, тогда как взрослые особи, личинки и протонимфы остаются внутри разлагающегося трупа. Среди гамазид распространены некоторые формы девственного размножения — партеногенеза. Это имеет приспособительное значение при их разnose форезерами. Достаточно лишь одной самке попасть на благоприятный субстрат, что бы основать здесь новые поселения и колонии.

Гамазиды обычны среди поселенцев гнезд общественных перепончатокрылых, термитов, птиц, рептилий, млекопитающих. Среди них встречаются хищники, занесенные при форезии, паразиты, нахлебники и комменсалы. Мелкие мирмекофильные *Antennophoridae* с длинными, похожими на антенны передними ногами, прикрепляются к нижней стороне головной капсулы муравьев и подхватывают капельки с их щупиков и челюстей при характерном для них взаимном обмене пищей и информацией (трофаллаксисе).

Через гнездовое сожительство и форезию многие виды гамазоидных клещей перешли к паразитизму на мелких млекопитающих и птицах. В семействе *Laelaptidae*, наряду со свободноживущими хищниками и сожителями, имеются формы, подсасывающие кровь из случайных поранений кожи своих хозяев. Виды родов *Eulaelaps* и *Haemolaelaps* становятся факультативными кровососами. Наряду с питанием мелкими беспозвоноч-

ными животными и микрофлорой, они испытывают потребность в крови, выраженную в разной степени. Некоторым она становится необходимой для нормального завершения развития и полового созревания.

Большинство факультативных кровососов размножаются в гнездах своих хозяев, периодически заползая на них, чтобы напиться крови. Многие, не имея приспособлений для нанесения ран, способны прогрызать только тонкую кожу новорожденных и сосунков мелких млекопитающих или вылупившихся птенцов. В отличие от непаразитических гамазид, цикл их развития предполагает существование кратковременной фазы личинки, существующей за счет эмбрионального желтка и не питающейся активно. Иногда это состояние распространяется и на протонимф. Примечательно, что развивающиеся самки *Haemogamasidae*, обычно откладывающие яйца, переходят к отрождению личинок.

Факультативные кровососы, существующие в гнездах, заползают на хозяев на короткое время. Их жизненный цикл отличается от состояния свободноживущих форм только тем, что личинки, а иногда протонимфы не питаются самостоятельно, существуя за счет запасов, накопленных материнским организмом. Обычно это желток формирующихся и откладываемых яиц, реже собственные резервы самки, перешедшей к живорождению. Взрослые клещи, а нередко и дейтонимфы, переходят к жизни в шерсти хозяев и, насасывая кровь, формируют богатые желтком яйца. При этом они развивают приспособления, против счесывания и механических воздействий, развивая плотные покровы, крепкие ноги с цепкими коготками. При живорождении эти защитные приспособления сокращают уязвимость развивающихся личинок и протонимф. Развитие средств защиты, в свою очередь, сокращает возможный выбор хозяев, содействуя специализации, например, *Laelaps muris* избирает водяную полевку, *L. algericus* — домовую мышь, *L. echidninus* — крысу-пасюка, *L. jettmari* — хомячков.

Наибольшей специализации как постоянные паразиты достигли Spinturnicidae, живущие на летучих мышах и других рукокрылых, и полостные паразиты дыхательных органов наземных позвоночных (*Entonyssidae*, *Rhinyssidae*, *Halarachnidae* и другие). Довольно крупные спинтурнициды с маленьким туловищем, большими плоско расставленными ногами с крепкими коготками и похожими на гарпун хелицерами фиксируются на коже летательной перепонки рукокрылых. Здесь самка рождает дейтонимфу, похожую на взрослого клеща. Прицепляясь, она начинает сосать кровь и вскоре превращается во взрослую особь.

Полостные энтониссиды обитают в воздушных мешках змей, риносиссиды — в носовой полости птиц, галарахниды — в трахеях и легких млекопитающих. Сходство жизненных циклов и наличие непитающейся дейтонимфы позволяет выводить этих клещей от похожих на подстерегающих дерманиссид *Ornithonyssus* и других близких родов подсемейства

Ornithonyssinae. Среди них есть формы постоянных эктопаразитов, через которых можно перейти к существованию в более доступных дыхательных путях хозяина. Вместе с тем скрытый образ жизни эндопаразитов отразился на их облике. У взрослых форм уже нет необходимости в прочных щитках, крепких щетинках, перитремах и других имагинальных структурах. Они уподобляются протонимфам, сокращая процессы формообразования, но все-таки сохраняют коготки для фиксации на тонких слизистых оболочках хозяина. Взрослые клещи и протонимфы сосут кровь, личинки и дейтонимфы вообще не питаются, но всегда сохраняют приверженность специфическим хозяевам. Все эти формы представляют исключительный интерес для паразитологии, но изучены недостаточно. Это самые специализированные представители дерманиссоидного комплекса. *Dermanyssus silvianum*, *Lepronyssus flavus* и некоторые другие виды утратили многие привычные черты гамазоидного облика, приспособившись к существованию в дыхательных путях разных позвоночных животных.

Для расшифровки и понимания общих тенденций развития паразитизма крупных иксодовых клещей (*Ixododea*) особое значение имеют факты биологии семейств *Laelaptidae* и особенно *Dermanyssidae*. Клещи этого семейства паразитируют на птицах, рептилиях, млекопитающих, формируя три направления специализации: гнездово-норовых, внеубежищных и постоянных эктопаразитов.

3.1.1. Семейство *Laelaptidae*

Представители этого семейства демонстрируют переходы от свободноживущих обитателей почвы и лесной подстилки, через норových и гнездовых сожителей и факультативных кровососов, к постоянным эктопаразитам, связанным преимущественно с грызунами. Они являются переносчиками туляремии и других опасных инфекций в природных очагах этих инфекций.

Переход к кровососанию на теле животных привел к формированию защитных приспособлений против возможного счесывания их из шерсти в виде мощного скелета и различных прицепных структур, к преобразованию ротового аппарата и глубокой эмбрионизации развития, сопряженной с живорождением. Укрепление покровов тела, особенно у самок, происходило за счет разрастания и слияния склеритов карапакса и нотогастера в сплошной спинной панцирь с плотными боковыми эпиплеврами. К ним примыкают плевральные склериты, образующие вместе с длинными лентовидными перитремами от стигм до переднего края тела прочную защиту передней части туловища. Нижняя поверхность укреплена стернальным щитом, примыкающим к ротовому аппарату, субкоксам I и II пары ног и крупному генитальному щитку с генитальным клапаном. Сзади к этим плотным образованиям примыкает анальный щит. У сам-

цов все щитки нижней поверхности тела сливаются вместе, и лишь его задне-плевральная часть остается перепончатой.

Монолитное овальное тело этих клещей сплющено сверху вниз, а его суженный передний край ограничен по сторонам небольшими плечевыми выступами. Все эти приспособительные изменения организации скрывают черты первичного тагмозиса и сегментацию тела. Его осязательное вооружение принимает на себя механическую функцию, превращаясь в систему прицепных средств в виде набора игольчатых, шиповидных, кинжальных, извитых хет. При их исключительном разнообразии наборы хет *Laelaptidae* отличаются строгим постоянством и сводятся к исходной схеме, выявленной у примитивных *Rhodacaridae*. Сильные ноги с короткими члениками, крепкими коготками и присосками вооружены прицепными хетами разной формы.

Ротовой аппарат самок преобразован в грызуще-лижущий и грызуще-сосущий. Пальцы хелицер мельче и короче и, судя по их строению, способны нанести крошечные рваные ранки на коже хозяина. Верхняя губа образует очень крупный сосательный конус, а эпистом преобразуется в присоску. Клещи при кровососании не фиксируются плотно на коже — сосут кровь многократно, небольшими порциями и перемещаются по телу хозяина.

Самцы, не способные принимать пищу, преобразуют подвижные пальцы хелицер в желобчатые сперматодактили, переносящие сперматофоры при копуляции с самками. Дополнительные шипы на их ногах позволяют удерживать самку, а вторичное половое отверстие связывается с выведением сперматофора. Самцы некоторых видов обнаруживают явный полиморфизм в размерах и пропорциях тела, в вооружении ног и других признаках, подчеркивающих проявления резко выраженного полового диморфизма с самками, половой аппарат которых представлен генитальной щелью с широким клапаном и сложным шарнирным скелетом. Эти приспособления обеспечивают отрождение крупных личинок.

Преобразования жизненного цикла *Laelaptidae* связываются с прогрессирующей эмбрионизацией развития и редукцией ранних фаз при живорождении. С другой стороны, развитие приспособлений к паразитическому образу жизни ведет к имагинизации взрослых фаз и резкому половому диморфизму при афагии самцов. В соответствии с этими взаимно противоположными тенденциями жизненный цикл расчленяется надвое. Первая его часть связывается с непитающейся личинкой, существующей за счет остатков эмбрионального желтка; вторая часть — с паразитирующими нимфами и взрослой фазой.

Новорожденная личинка имеет недоразвитый ротовой аппарат, тонкие покровы тела, не укрепленного щитками, и сокращенное осязательное вооружение. Вскоре после рождения она преобразуется в протонимфу. По существу, она не имеет особых функций, кроме самого рождения.

У представителей рода *Hyperlaelaps* самки рожают уже сформированных протонимф. Их личинки полностью эмбрионируются — превращаются в стадию эмбрионального развития.

Протонимфа переходит к эктопаразитизму. Ее ротовой аппарат приспособлен к кровососанию и мало отличается от состояния взрослого клеща. Покровы тела укрепляются щитками. Развивается осязательное вооружение в виде наборов хет. Дейтонимфа продолжает совершенствовать приспособления к паразитическому образу жизни, пополняя осязательное вооружение покровов и их укрепление. Она достигает состояния сравнимого с состоянием половозрелых форм других, менее специализированных, менее приспособленных к эктопаразитизму. В этом состоянии начинает проявляться резкая дифференциация самцов и самок. Различия между ними нарастают, и при последней линьке на имаго они проявляются в полной мере. При этом самки сильно вырастают, формируют почти сплошной щит, покрывающий их тело, и полное осязательное вооружение. Они приспособлены к длительному существованию в шерсти хозяина, к многократным кровососаниям и вынашиванию потомства. В мужском ряду имагинальные преобразования проходят в сокращенном виде. Эфемерные самцы развивают приспособления к спариванию с самками и сокращают все вегетативные функции. Именно на основе вырождения этих функций проявляется дезинтеграционная изменчивость и полиморфизм самцов, особенно в пределах рода *Laelaps*.

В пределах семейства *Laelaptidae* прослеживается нарастание связей паразита с хозяином: первые (*Eulaelaps*, *Haemolaelaps* и др.) не обнаруживают специфичности выбора, ограничиваясь лишь разными семействами грызунов. Вторые, объединяемые в группу *Laelaps*, включающие рода *Echinolaelaps*, *Laelaps* и *Macrolaelaps*, связываются с близкими видами хозяев, вплоть до монофагии. Есть основания полагать, что роль видов этого семейства в качестве переносчиков туляремии ограничиваются отдельными популяциями избранного вида грызунов.

3.1.2. Семейство *Dermanyssidae*

Группа семейств, объединяемых здесь в надсемейство *Dermanyssoidea*, представлена паразитами рептилий, птиц, млекопитающих. В их взаимоотношениях с хозяевами закладываются все известные у Parasitiformes типы паразитизма и стратегии их реализации. При всем их многообразии эта группа гамазид объединяется наличием колюще-сосущего ротового аппарата, тенденцией к сокращению склеротизации покровов, частичным нарушением хетома и хетатаксии. Для демонстрации этих тенденций и стратегий ограничимся семейством *Dermanyssidae* и его подсемействами.

Подсемейство *Dermanyssinae*. Виды этого подсемейства связаны с птицами (*Dermanyssus*) и грызунами (*Allodermanyssus*). В основном это под-

стерегающие паразиты — постоянные обитатели гнезд и нор. Они контактируют с хозяевами только при кровососании. Последующее переваривание крови, линьки и откладка яиц происходит вне контакта с ними, но в пределах убежищ. Жизненный цикл дерманиссин определяется суточными и сезонными сроками пребывания в них хозяев и сезонными изменениями микроклимата в убежище. Все это определяет длительность цикла, характерного для большинства паразитических *Gamasina* и его дифференциации на этапы в соответствии с ходом онтогенеза — непаразитического (яйцо и непитающаяся личинка) и паразитического (нимфы и имаго). На втором этапе отмечается избыточное насыщение крови, поскольку пребывание хозяина в убежище может быть очень кратким. В свою очередь, это связывается с увеличением размеров тела и сокращении плотности его покровов. Растяжимая, складчатая кутикула не препятствует их растяжению при насыщении крови и нарушает первичное распределение хет. Оно сохраняется только на щитках, сокращающихся с фазы протонимфы, но вторично полимеризуется на поздних фазах онтогенеза. Способность к быстрому однократному приему больших порций крови обеспечивается преобразованиями ротового аппарата. Его хелицеры превращаются в длинные, эластичные стилеты, способные глубоко внедряться под кожу хозяина и образующие вместе тонкую сосательную трубочку. Педипальпы образуют мягкий ротовой конус, охватывающий хелицеры. Конечности других сегментов сравнительно слабы и обеспечивают достаточную подвижность клеща только в голодном состоянии. Лапки I ног с хорошо развитыми тарзальными органами выполняют роль рецепторов при отыскании хозяина в пределах убежища. Вероятно, эти органы предшествуют формированию органа Галлера у иксодид. Примечательно, что самцы дерманиссин, в отличие от других представителей семейства, способны как и самки насыщать большие порции крови. Они внешне похожи на самок, но отличаются структурами полового аппарата.

Среди гнездовых паразитов наиболее известен куриный клещ — *Dermanyssus gallinae*, обитающий в птичниках, гнездах голубей, в клетках певчих птиц и в дикой природе. Голодная самка, размером в 0,7 мм очень подвижна и спаривается с самцом. Днем клещи прячутся в щелях стен, насестов и в сухом помете и обычно нападают на птиц ночью. Насывшись крови они снова уползают в щели и, по мере переваривания крови, самка формирует яйца и уже через сутки — двое откладывает их. Число яиц зависит от количества поглощенной крови и обычно не превосходит 20. Вскоре вылупляются личинки, которые, не питаясь, линяют на протонимф. Протонимфы сосут кровь и превращаются в дейтонимф, снова нападающих на птиц. После кровососания и через 9–10 дней после вылупления из яйца личинки они превращаются во взрослых клещей, спаривающихся и откладывающих яйца. Размножаясь в птичниках в не-

сметном количестве, в виде сплошной копошащейся массы под обшивкой стен и в сухом помете, они сильно вредят птицам. Пораженные птицы становятся беспокойными, плохо растут, а молодняк часто гибнет. Клещи могут длительно голодать и при этом нападают на людей, вызывая сильное раздражение кожи и дерматиты. Зимой, после перевода птиц в теплые помещения, клещи промерзают в опустевших летних птичниках, но быстро оттаивают и восстанавливают активность в теплоте.

В гнездах диких птиц обычен птичий клещ *Dermanyssus hirundines*, размножающийся в массе в период гнездования. После вылета птенцов, клещи остаются в опустевших гнездовых, не питаясь много месяцев. Перезимовывают в основном голодные протонимфы, весной нападающие на прилетевших пернатых и завершающие свое развитие. Близкий вид — воробьиный клещ *Dermanyssus passerinus*, летом обитает в гнездах, а зимой переходит в оперение воробьиных птиц. Мышиный клещ *Allodermanyssus sanquinensis* паразитирует на домовых мыши в южных районах России; может размножаться в жилье и нападать на человека.

Паразитами вне убежищ являются некоторые дерманиссиды, связанные с рептилиями, не имеющими постоянных пристанищ, и крысиный клещ — *Ornithonyssus bacoti*. Этот тропический вид, распространившийся со своим хозяином — пасюком — по всему свету, теплолюбив и в умеренных широтах стал синантропным. Поселяясь в жилище и хозяйственных постройках человека, он предпочитает самые теплые места у радиаторов и труб отопления, у нагревательных приборов и теплых стоков. При этом вероятность встреч с хозяином сокращается, сокращается частота возможных кровососаний до двух в течении всего жизненного цикла. Насосавшаяся крови самка откладывает яйца в укромном месте и вылупляющиеся из них личинки, не питаясь, преобразуются после линьки в протонимф. Протонимфы нападают на крыс, сосут кровь; при этом будущие самки сосут ее дважды и покидают хозяина. Будущие самцы, довольствуясь однократным насасыванием крови, остаются в шерсти хозяина до наступления половой зрелости. Здесь они превращаются в непитающихся дейтонимф и, затем, в самцов, которые разыскивают присосавшихся женских дейтонимф, прицепляются к ним и ждут их превращения в самок. После оплодотворения самка снова нападает на хозяина, создавая резервы для развивающихся в ее теле яиц. Способные к длительному голоданию, эти клещи сразу высасывают много крови. Их хелицеры с откидным подвижным пальцем фиксируются в коже как гарпун. Приняв полную порцию крови, самка формирует и откладывает полную партию яиц, до 20 одной кладкой. Таким образом гонотрофические отношения, связывающие питание и продукцию яиц, достигают гонотрофической гармонии. Оставаясь голодными долгое время, эти клещи, связанные общим гонотрофическим ритмом жизни, могут нападать и на человека.

Переход к постоянному паразитизму проходил в разных группах дерманиссин параллельно. У некоторых видов рода *Hirstionyssus*, паразитирующих на мелких млекопитающих и обитающих в их норках, нападение и сосание крови носит эпизодический характер, другие задерживаются в шерстке надолго и здесь же размножаются и развиваются. В связи с этим они развивают приспособления, уже отмеченные в роде *Laelaps*. Они направлены против счесывания и механических воздействий хозяина и проявляются в развитии защитных щитков на теле, укреплении ног, снабженных цепкими коготками и приобретении способности к живорождению, вплоть до фазы дейтонимфы. Виды *Hirstionyssus*, как и виды рода *Laelaps*, обычно приурочены к специфическим хозяевам, например, *H. sciurinus* паразитирует на белках (*Sciurus*), *H. eusorcus* — на землерейках (*Sorex*), *H. talpae* — на кротах (*Talpa*), а *H. criceti* — на хомяках (*Crucetus*).

Подсемейство Ornithonyssinae. Паразиты бездомных ящериц и змей подстерігают их в открытой природе. Ящеричный клещ (*Sauronyssus saurarum*) и, особенно, змеинный (*Ophionyssus natricis*), присасываясь между брюшными чешуями своих хозяев, высасывают много крови. При содержании змей и ящериц в неволе, в ограниченном объеме террариума или садка, клещи размножаются в массе, обрекая своих хозяев на скорую смерть, если человек запоздает и нарушит необходимость регулярной уборки их жилищ.

Основное ядро этого подсемейства составляют подстерегающие паразиты рептилий (*Neoliponyssus*, *Ophionyssus*), крыс (*Ornithonyssus* = *Bdellonyssus*) и немногих других мелких млекопитающих. В отличие от дерманиссин, они контактируют с животными — прокормителями только при сосании крови. Заселяя не только убежища, но станции их обитания, они встречаются с ними в часто посещаемых ими местах и развиваются вне убежищ, которые, например, для рептилий не характерны. Связь с бездомными хозяевами снижает возможную частоту встреч; паразитизм бделлониссин является пастбищным. Среди Parasitiformes типичным пастбищным паразитизмом отличаются только иксодовые клещи.

Особенности биологии и образа жизни бделлониссин предполагают сокращение числа питающихся фаз развития, что проявляется в афагии личинки и редукции дейтонимфы вплоть до того, что она отмечается только сбрасыванием покровов при линьке на тритонимфу. Протонифа сосет кровь дважды и покидает его после повторного кровососания. Избыточное кровососание особенно показательно для паразитов змей — *Ophionyssus variabilis*. Женские протонимфы и самки этого вида насасывают порции крови в десятки раз превосходящие их вес в голодном состоянии. В мужском ряду протонимфа сосет кровь один раз, самцы довольствуются малыми порциями или не сосут вовсе. Они задерживаются на хозяине вплоть до спаривания с сытыми дейтонимфами самок.

Размеры напитавшихся самок возрастают до 3,5 мм. Их тело освобождено от жесткого панциря, который сохраняется в виде небольшого спинного щитка, не препятствующего растяжению тела. В этом отношении они похожи на иксодовых клещей. На поздних фазах развития у бделлониссин на их мягких покровах развивается новая система хет. У самцов, разительно отличающихся от самок, щитки тела и их вооружение более постоянны. В сравнении с дерманиссинами строение их ног и хелицер обнаруживает большую цепкость и возможность длительной фиксации клещей на теле прокормителя. Потребление больших порций крови обеспечивает повышение плодовитости. Самка может отложить до 30 и более яиц за один гонотрофический цикл, что близко к возможному для гамазид пределу. Как и дерманиссины они способны длительно голодать и, при необходимости, использовать другие виды прокормителей. Создается впечатление, что представители этого подсемейства избрали стратегию жизни, характерную для иксодид, но еще не достигли ее полного воплощения.

Подсемейство *Liponyssinae*. Подсемейство *Liponyssinae* с центральным родом *Liponyssus* представляет своеобразных эктопаразитов мелких млекопитающих. Длительное и постоянное обитание в их шерстке требует защиты от счесывания и других механических воздействий, что сближает их с *Laelaptidae* в развитии соответствующих адаптаций. Они также испытывают глубокую эмбрионизацию развития вплоть до протонимфы, сопряженную с живорождением, в то время как приобретение плотного покрова и прицепных приспособлений ведет к имагинизации поздних стадий онтогенеза. Все это обеспечивается постоянством пребывания на источнике пищи и частым питанием малыми порциями, не требующим растяжения тела при кровососании, как у норовых и пастбищных паразитов.

Внешним проявлением образа жизни и характера жизненного цикла *Liponyssinae* являются их мелкие размеры, крепкие структуры покровов тела в виде дорзального, стерального, генито-вентрального и анального щитов с относительно полным набором разнообразных хет. Их ротовой аппарат, лишенный специальных приспособлений для фиксации в коже, образован короткими хелицерами с крупными пальцами, похожими на кинжалы. Крепкие, коренастые ноги с крупными претарзусами, вооруженными сильными коготками и присосками, обеспечивают фиксацию в шерсти прокормителей и проявления характерного для гамазид полового диморфизма и полиморфизма самцов.

Биологическими проявлениями свойств организации *Liponyssinae* становятся низкая плодовитость, компенсируемая скоростью развития, малая долговечность при отсутствии гармонии пищеварения, линек и гонотрофических циклов. Многократность питания допускает развитие эмбрионов по одному и отсутствие сезонности в размножении даже в зим-

нее время. Все это сочетается со строгой монофагией и олигофагией, как и у паразитических *Laelaptidae*, когда каждый вид рода *Liponyssus* приурочен к одному или немногим близким видам прокормителей и четко дифференцирован в своем таксономическом диагнозе.

Роль гамазид в переносе возбудителей инфекций еще слабо изучена, хотя особенности их биологии допускают эту возможность. В их организме обнаруживались возбудители различных энцефалитов, геморрагических лихорадок, риккетсиозных тифов, туляремии, чумы. Достоверно известно, что мышинный и крысиный клещи, обитающие в жилище, передают человеку от грызунов везикулезный риккетсиоз — острое лихорадочное заболевание, встречающееся на юге России.

Многообразие связей дерманиссид с различными животными и человеком открывают возможности переноса инфекционных заболеваний. Установлено участие этих клещей в распространении и хранении почти всех категорий возбудителей — от вирусов, риккетсий и бактерий, до спирохет, простейших и гельминтов. Важнейшие в этом отношении следующие виды:

- крысиный клещ *Bdellonyssus bacoti*, связанный преимущественно с крысами и нападающий на человека, доказанный переносчик крысиного тифа, эпидемического тифа, американской «риккетсиозной оспы» и подозреваемый в переносе чумы;
- *Allodermanyssus sanguineus* — паразит домового мыши, нападающий на человека, доказанный переносчик «риккетсиозной оспы» и «везикулярного» риккетсиоза;
- паразит птиц *Dermanyssus gallinae*, переносчик американского энцефалита Сан-Луи среди птиц, который передается человеку от птиц комарами, и лошадиного энцефаломиелита;
- связанные с домашней птицей *D. gallinae*, *Bdellonyssus bursa* и другие виды, считаются переносчиками птичьих спирохетозов и, в условиях зоопарков, поддерживают ряд губительных для рептилий заболеваний.

3.2. Когорта Уроподы — *Uropodina*

Уроподы (*Uropodoidea*), достигающие 2 мм, отличаются твердым панцирем, край которого иногда образован слившимися щетинками. Их тело сверху похоже на выпуклый щит, снизу плоский. Брюшная часть тела спереди вырезана, так что гнатосома и тритостернум заключены в полость, дорзальная стенка которой образована стенкой тела; с нижней стороны гнатосому могут прикрывать тазики передней пары ног. Эта полость называется камеростомом. Метастеральные щитки у уропод или сильно редуцированы (*Urodiaspis* и *Uroplitella*), или отсутствуют. Половое отверстие самца и эпигинальный щиток самок расположены в центре стерального щитка. Тритостернум в передней части обычно разделен на три

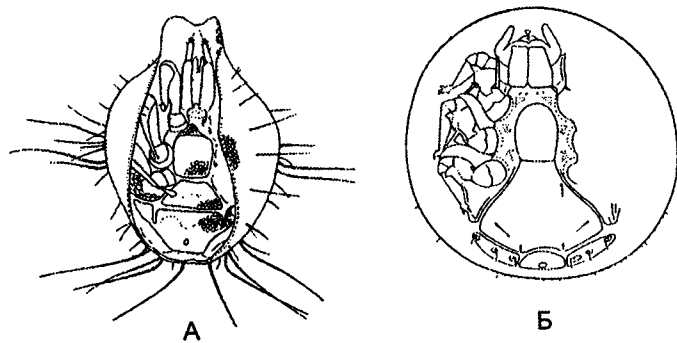


Рис. 62. Панцирные гамазиды, или уроподы (*Uropodina*) (по Бэкеру и Уартону, 1955):

А — самка *Coxequesoma collegianorum* с брюшной стороны;
Б — *Circocylliba camerata* с брюшной стороны

лацинии. Дорзальный щит взрослых особей всегда цельный. На нижней поверхности тела имеются желобки для вкладывания коротких ног, плотно прижимающихся к телу. Стигмы расположены против ног второй и третьей пары. Перитремы обычно изогнуты соответственно гребням, ограничивающим желобки для вкладывания ног. Хелицеры обычно втянуты в идиосому, иногда достигая заднего конца тела.

Уроподы выглядят необычно (рис. 62), напоминая то ли черепаха, то ли потревоженных божьих коровок в танатозе. Эти медлительные клещи, вылупляясь из яиц еще имеют несколько щитков, сливающихся у дейтонимфы. Обитая в почве, подстилке, перепревшем навозе, они часто встречаются в муравейниках. Их диета разнообразна и включает почвенных нематод, мелких личинок насекомых, органические субстраты и растения. Повреждая рассаду в парниках, они могут повредить ей лишь при массовом заселении. Обычно они расселяются в фазе дейтонимфы, прикрепляющихся к насекомым клейким секретом из анального отверстия, застывающем в виде гибкого стебелька. Они мало изучены и у некоторых (*Microsejidae*) сохранилась членистость брюшка.

§ 4. Подотряд *Metastigmata*, или *Ixodoidea* — Иксодовые клещи

Самые крупные клещи с ротовыми органами, приспособленными для разрезания кожи и прочной фиксации на хозяине. Связанные с переносом возбудителей опасных болезней человека и животных, иксодовые клещи изучены намного лучше, чем все другие представители отряда.

Иксодовые клещи (*Ixodoidea*) специализированные кровососы, подстерегающие наземных позвоночных животных. Голодные достигают 3–5 мм, а сытые — 10–15, иногда до 25 мм. Подотряд представлен двумя когортами и семействами паразитов — иксодидами, или собственно иксодовыми клещами (*Ixodidae*), и аргазидами, или аргасовыми клещами (*Argasidae*). И те и другие — специализированные подстерегающие кровососы, достигшие гипертрофических форм и размеров, связанных с избыточным питанием. Аргазиды (*Argasidae*) характерны для стран с сухим жарким климатом, вплоть до пустынь, скрываясь от Солнца в закрытых убежищах. По ночам они могут преследовать своих хозяев многие километры. Иксодиды (*Ixodidae*) подстерегают хозяев на пастбищах и в лесах, предпочитая более прохладные условия. И те, и другие опасны как переносчики многих болезней животных и человека. Они привлекаются запахами с помощью органа Галлера на лапках передних ног. И те, и другие способны голодать долгое время, до 2–3 лет. Ожидая случайных посетителей своих убежищ аргазиды не медлят. Быстро присасываясь к ним, они в несколько минут насасывают крови в сотни раз больше своего веса. Иксодиды чаще встречают своих прокормителей в их собственных стациях и сосут их дольше.

Тело клещей образовано гнатосомой с ротовыми органами и хоботком и нерасчлененным, слитым в общий мешок, туловищем — идиосомой с четырьмя парами ног (рис. 58: А, Б; рис. 63: 2, 3, 5, 6). Оно несколько сужено к передней части, а заканчивается широким овалом. У клещей рода *Dermacentor* на спинном щитке и прилегающих частях тела имеется беловатый, как бы эмалевый рисунок (рис. 63: 2). Большинство окрашено тускло в желто-серые тона, иногда до почти черных. Покров тела кожистый, растяжимый и упругий, может быть уплотнен жесткими щитками. У представителей семейства *Ixodidae* самцы имеют щит покрывающий всю спину, у самок и развивающихся нимф щиток покрывают лишь небольшую ее часть спереди (рис. 63: 3, 5). Щиток может быть гладким, глянцевым, или с тонкой пунктировкой. Небольшие щитки могут быть и на брюшной стороне тела, редко занимая все брюшко у самцов (рис. 63: 1 а, б, в). У самок, нимф и личинок их не бывает. Свободные от щитков покровы исчерчены штрихами и бороздками, позволяя им распрямляться и растягиваться при насасывании крови (рис. 63: 1). По заднему краю тела многих видов *Ixodidae* имеются насечки или фестоны (рис. 63: 5). У *Argasidae* их не бывает. На переднем крае спинного щитка, по бокам выступают скапулы для вкладывания хоботка. На спинном щитке имеются парные бороздки, к которым у самцов добавляется непарная (рис. 63: 12 а, б-7, 8, 11). Бороздки на брюшной стороне тянутся назад от полового отверстия к анальному и окружают его двумя

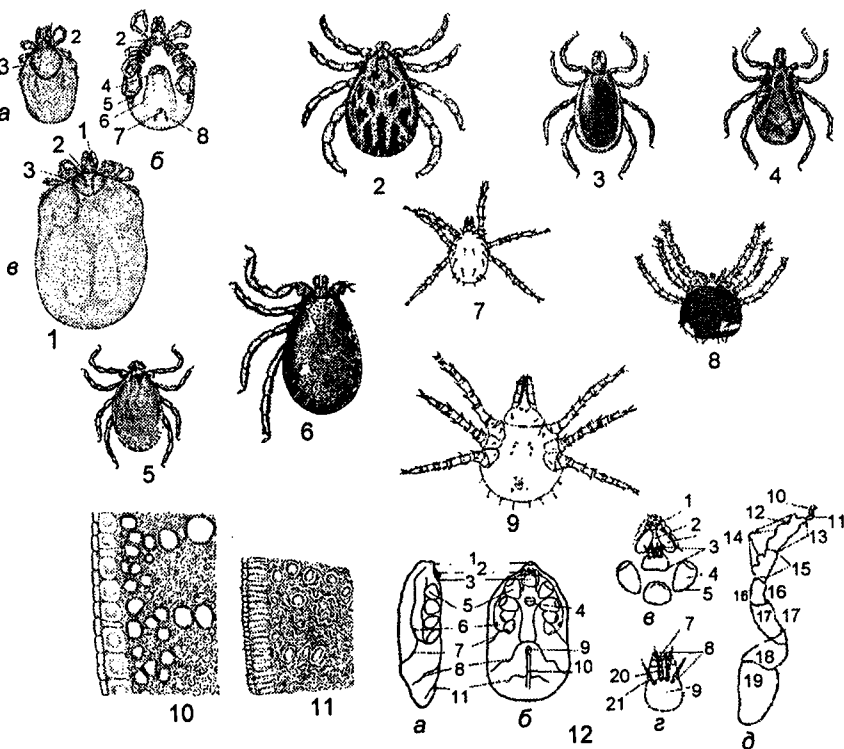


Рис. 63. Иксодовые клещи (Ixodoidea) (по Беклемишеву, 1958):

1 — самки *Ixodes ricinus* в разной степени насыщения: а — слабо напитавшаяся, вид сверху; б — то же, вид снизу; в — сильно насытившаяся, вид сверху: 1 — хоботок; 2 — основание хоботка; 3 — спинной щиток; 4 — половое отверстие; 5 — перитрема; 6 — половая бороздка; 7 — анальное отверстие; 8 — анальная бороздка; 2 — самец *Dermacentor pictus* сверху; 3 — самец *Ixodes persulcatus* сверху; 4 — то же, снизу; 5 — самец *Haemaphysalis concinna*, сверху; 6 — самка *Haemaphysalis inermis*, сверху; 7 — личинка *Alectorobius tholozani*; 8 — личинка *Argas persicus*; 9 — личинка *Carios vespertilionis*; 10 — боковой рант и покровы тела *Argas persicus*; 11 — боковой рант и покровы тела *Argas reflexus*; 12 — наружное строение аргасид: самка а — сбоку, б — снизу: 1 — клюв; 2 — щека; 3 — основание хоботка; 4 — половое отверстие; 5 — тазик I ноги; 6 — стигма; 7 — дорзовентральная бороздка; 8 — преанальная поперечная бороздка; 9 — анальное отверстие; 10 — аномаргинальная бороздка; 11 — постанальная поперечная бороздка; самец в — переднебрюшная часть; 2 — гоботок; д — нога I пары: 1 — клюв; 2 — камеростом; 3 — щека; 4 — хоботок; 5 — тазик I ног; 6 — половое отверстие; 7 — гипостом; 8 — пальпа; 9 — основание хоботка; 10 — коготки; 11 — присоска; 12 — орган Галлера; 13 — лапка; 14 — дорзальные бугорки; 15 — предлапка; 16 — голень; 17 — бедро; 18 — вертлуг; 19 — тазик; 20 — постгипостомальная щетинка; 21 — постпальпальная щетинка

полукольцами сзади и спереди (рис. 63: 12 б). У видов рода *Voophilus* анальной бороздки нет, или она остается незамкнутой у других видов.

Покровы тела аргасовых клещей лишены щитков и особенно растяжимы, благодаря складкам, бороздкам и бугоркам. Лишь у их личинок намечается более плотная спинная пластинка (рис. 63: 7, 8), отличающаяся от спинного щитка иксодид отсутствием волосков. Для покровов характерны мелкие диски, отмечающие места прикрепления мышц. Они располагаются правильными радиусами или группами, иногда по дну бороздок. По краю тела нередко тянется шов, с прилегающими к нему складочками или табличками со спинной и брюшной стороны (рис. 63: 10, 11). У видов рода *Alectorobius* брюшная сторона несет две поперечные бороздки перед анусом и позади него; с брюшной стороны на спинную иногда переходит дорзовентральная бороздка, и еще одна — от ануса к заднему концу тела (рис. 63: 12 б-7).

Для аргасид характерны многочисленные щетинки на теле, но у некоторых видов они малочисленны. Их положение у личинок может быть регулярным, или лишенным всякой правильности у нимф и взрослых, которые отличаются парой стигм на перитремах. У иксодид крупные перитремы расположены позади IV пары ног; у аргасид они мелкие и расположены над ногами. Кроме того, виды некоторых родов иксодид имеют пару глаз на боковых краях спинного щитка (рис. 58: А8). У аргасовых клещей их нет. Половое отверстие расположено на уровне ног и у самок рода *Ixodes* прикрыто пластинкой разной формы. Иногда по его бокам имеются крыловидные придатки. Анальное отверстие, сильно смещенное назад, иногда имеет плоские выросты на покрывающих его клапанах.

Объединенные в хоботок ротовые органы (рис. 1: 3Б; рис. 64: А-Д) сочленены с телом подвижно на его переднем крае у иксодид и с брюшной стороны у аргасид. У первых они направлены вперед и хорошо заметны; у вторых они скрыты под краем тела и не видны сверху. Между тем у их личинок они иногда расположены так же, как и у иксодид. Со спинной стороны основание хоботка имеет разную форму — прямоугольную, трапециевидную, треугольную или шестиугольную. По заднему краю основание хоботка нередко образует направленные назад парные зубцы, или дорзальные рожки (рис. 64: А). С брюшной стороны изредка формируются вентральные рожки и ближе к передней части — пара выростов разной формы (рис. 64: Б). У основания хоботка на спинке самок имеются поровые поля (рис. 64: А, Б, В). У аргасид хоботок может вкладываться в камеростом (рис. 63: 12 в-2) с боковыми лопастями — цельными или с пальчатыми выростами. Спереди он защищен свисающим вниз клювом (рис. 63: 12 а, б). Снизу на основании хоботка у аргасид бывает 2 пары крупных щетинок; у иксодид они мелкие и их только одна пара.

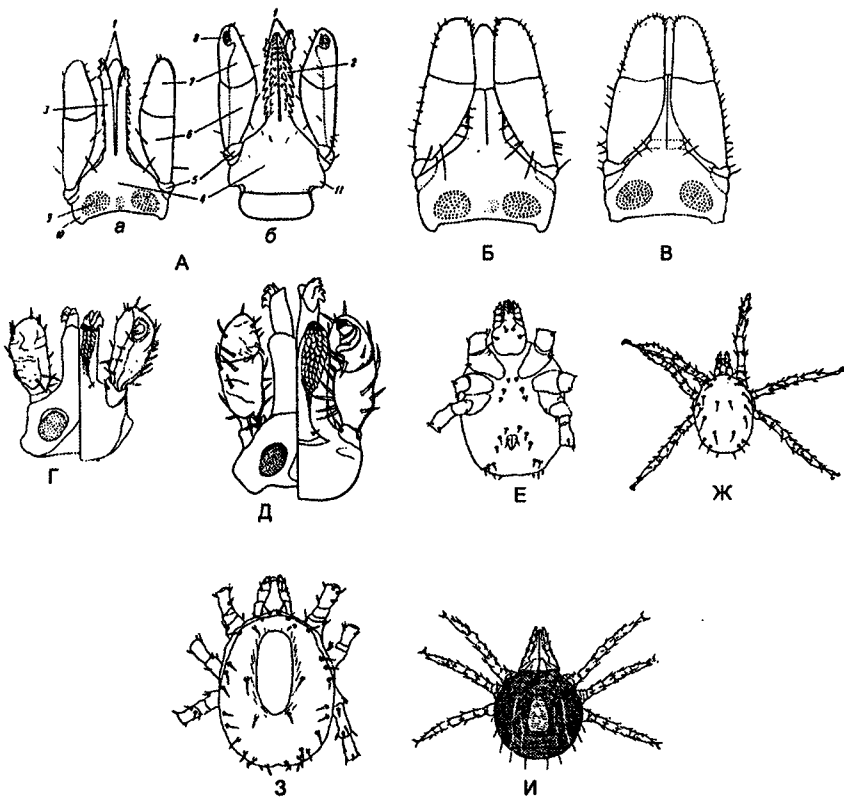


Рис. 64. Хоботки иксодид и их личинки (по Ланге, 1958):

А — Хоботок самки *Ixodes laguri*: а — сверху; б — снизу: 1 — хелицеры; 2 — гипостом; 3 — футляр хелицер; 4 — основание хоботка; 5 — первый членник пальп; 6 — второй членник пальп; 7 — третий членник пальп; 8 — четвертый членник пальп; 9 — поровые поля; 10 — дорзальные корнуа; 11 — аурикули; Б — хоботок *Ixodes kasakstani* сверху; В — хоботок самки *Ixodes persulcatus* сверху; Г — комбинированный рисунок хоботка самки *Naemaphysalis inermis*, сверху (налево) и снизу (направо); Д — то же, *N. warburtoni*; Е — личинка *Alveonasus canestrinii*, снизу; Ж — личинка *Alectorobius tholozani*, сверху; З — личинка *Alveonasus canestrinii*, сверху; И — личинка *Carios vespertillonis*, сверху

В основание хоботка входят тазики педипальп; остальные членники образуют пальпы разной формы, иногда с выростами и зубцами (рис. 63: 12 г-8). Последний, четвертый членник пальп у иксодид рудиментарен, но нормально развит у аргазид. С внутреннего края брюшной стороны пальпы вооружены щетинками. От основания хоботка вперед отходит плоский гипостом с направленными назад зубчиками (рис. 63: 12 г-7) и мелкозубчатой короной на вершине. Под гипостомом расположены

хелицеры в виде длинных стержней с пальцами, вооруженными загнутыми назад крючьями. Они служат для разрезания кожи и в спокойном состоянии втягиваются в кожистые футляры.

Половой диморфизм иксодид очевиден, у аргазид проявляется слабо, в форме полового отверстия. Все они откладывают многочисленные яйца. Личинки не имеют дыхалец и трахей и отличаются регулярным, но численно меньшим набором хет на теле и конечностях (рис. 64: Е, Ж, З, И). У личинок аргазид иногда имеется спинная пластинка (рис. 64: З). Нимфальных стадий в онтогенезе иксодид только одна, у аргазид их от 2 до 7. Они отличаются отсутствием или недоразвитостью полового аппарата. С возрастом возрастает число хет на лапках, хоботке и на теле. Кровососущи все фазы развития, кроме яйца. Большинство способно нападать на человека и многие представляют опасность, как переносчики возбудителей многих болезней.

4.1. Когорта Аргазиды, или Аргасовые клещи — *Argasidae*

Уплощенное тело аргазид одето кожистым покровом, собранным в складочки. Они расправляются при наполнении кишечника кровью. Щитков нет — остались небольшие диски в местах прикрепления мышц. Ротовые органы спрятаны под нависающим краем тела. Между педипальп, имеющих вид щупалец, в кожистых чехлах спрятаны хелицеры. Их острые пальцы прорезают кожу животного. В ранку вводится гипостом — вырост с направленными назад зубчиками, как у гарпуна. Присосавшийся клещ с его помощью прочно фиксируется на теле хозяина. Слюна обладает анестезирующими свойствами и прокол нечувствителен. В средневековье этих клещей собирали на дно ямы, в которую опускался обреченный преступник. В истории Средней Азии эти ямы называли клоповыми. Они не были пыточными — смерть наступала быстро и безболезненно от потери крови, высасываемой аргазидами. Характер их паразитизма определяет ход жизненного цикла. Самки и самцы похожи друг на друга и спариваются в избранном убежище. Высокая плодовитость в несколько сотен яиц зависит от количества выпитой крови. Шестинogie личинки иногда не питаются вовсе и мало похожи на взрослых. Нимфы похожи на них, но лишены полового отверстия. Их число (3–7) непостоянно, и перед каждой линькой клещ должен насосаться крови. В лабораторных условиях, при максимальном голодании на всех фазах, жизнь развивающегося клеща достигает 25 лет. Примечательно, что голодные клещи могут присасываться к напитавшимся, заимствуя малую порцию крови и не содействуя их гибели (омовампиризм).

Argasidae приурочены к жарким засушливым районам, избирая хорошо защищенные убежища с относительно устойчивым микроклиматом в виде нор, пещер, глинобитных построек — единственным пригодным

для жизни и развития биотопам среди пустынно-каменистых и степных ландшафтов. В качестве животных-прокормителей эти клещи избирают случайных посетителей этих убежищ и способны, поджидая их, длительно голодать. В этом отношении они несколько напоминают норových Dermatyssidae, но существенно превосходят их в своей приспособленности и специализации. Намеченная у этих гамазид растянутость жизненного цикла достигает здесь крайних пределов за счет увеличения нимфальных возрастов от 2 до 7 и их непостоянстве. Вылупляющаяся из яйца личинка, обладая уже известными нам признаками гамазид (ее редукция или афагия, складчатость покровов тела, при исходном типе их вооружения) сочетает их с характерными для аргазид свойствами в строении ротового аппарата и редукции скелетных структур. После первой линьки, формирующиеся нимфы обнаруживают уже явное сходство с фазой половозрелого клеща. Впрочем, именно эта фаза педоморфна, сохраняя облик нимф у самцов и у самок. Она отличается гигантскими для клещей размерами. Все ее тело представляет собой овальный или грушевидный мешок, уплощенный и прорезанный сложной системой глубоких борозд, способных расправляться при раздувании клеща выпитой кровью.

Плотный первичный панцирь практически редуцирован и заменен толстым эластичным покровом со сложной скульптурой из ямок, бугорков и гребней. Соответственно этим преобразованиям осязательное вооружение покровов теряет правильность в расположении мелких игольчатых хет, приуроченных к ямкам и бугоркам.

Сравнительно слабые ноги вполне типичны по составу члеников, но отличаются специализацией тарзального органа I ног — органа Галлера, обеспечивающего рецепцию и локацию зашедшего в убежище прокормителя.

Слабо выраженный половой диморфизм проявляется в строении половой щели на уровне тазиков I–II ног, прикрытой кожными складками, более плотными у самцов. Для аргазид характерно строение стигм, снабженных плотным запирающим клапаном, во избежание излишнего испарения всегда дефицитной для них влаги.

Способность одновременно и сравнительно быстро насыщаться огромные порции крови сочетается с очень высокой плодовитостью и способностью откладывать до тысячи яиц небольшими партиями, в зависимости от принятой порции крови. Широчайшая полифагия большинства видов, сезонная нерегулярность размножения, способность длительно голодать и колоссальная долговечность (до 25 лет), связанная с практически неограниченной способностью к голоданию отличает аргазид не только от других клещей, но и других кровососущих членистоногих.

Среди аргазид известны переносчики клещевого возвратного тифа. Это виды рода *Alectorobius* или *Ornithodoros* старой номенклатуры, со-

хранившейся во многих пособиях медицинской паразитологии. Кроме того, эти виды подозреваются в распространении лихорадки Ку и энцефаломиелита.

4.2. Когорта Иксодовые клещи, или Иксодиды — *Ixodidae*

Иксодиды распространены по всем материкам, в разных климатических зонах — от таежных лесов до степей и пустынь. Подстерегающие пастбищные кровососы, заселяющие станции своих хозяев, они достигают максимальной специализации, лишь изредка уподобляясь норovým паразитам. Редкость встреч со своими прокормителями видоизменила жизненный цикл, который, как и у пастбищных дерманиссид, ведет к сокращению кровососущих фаз. Афагия и редукция дейтонимфы, намеченная у *Ornithonyssinae* (= *Bdellonyssinae*), завершается ее выпадением у *Ixodidae*. Как и у этих гамазид, кровососущие фазы задерживаются до питания протонимф (виды с одним хозяином) и даже до питания одной самки (виды с двумя хозяевами). Гипертрофия достигает крайних пределов, охватывая все фазы, включая личинок. При однократном питании насыщаются громадные порции крови, в сотни раз превосходящие вес клеща в состоянии голода. У самцов, как и у *Ornithonyssinae* (= *Bdellonyssinae*), сокращается и выпадает имагинальное питание.

Внешним проявлением особенностей жизненного цикла *Ixodidae* становится превращение тела в мягкий объемистый мешок, способный раздуваться и растягиваться при насыщении кровью, и редукция панциря до небольшого спинного щитка у неполовозрелых фаз и самок. В соответствии с этим осязательное вооружение покровов, еще сохраняющее некоторую регулярность в расположении хет у личинок, утрачивается и замещается их вторичной полимеризацией у нимф и взрослых особей. Ротовой аппарат с мощным гипостомом и похожими на гарпун хелицерами, обеспечивает прочную, длительную фиксацию паразита на теле хозяина — до нескольких месяцев при зимовке. В отличие от аргазид гнатосома сильно видоизменена и торчит вперед. Телоподиты педипальп из 4-х плотно сомкнутых члеников имеют желобок на внутренней поверхности, охватывая и гипостом, и хелицеры. Сильные ноги с шипами на тазиках и крупными коготками имеют хорошо развитый орган Галлера. С его помощью клещ лоцирует подстерегаемого прокормителя и быстро устремляется на него. В отличие от аргазид, признаки полового диморфизма ясно выражены; самцы имеют сплошной спинной щит и сложно расчлененный скелет на нижней стороне тела; иногда у них, в отличие от самок, проявляется гипертрофия ног.

Ixodidae отличаются гармонией пищеварения и линек и продукцией яиц, число которых достигает десятков тысяч. Столь высокая плодовитость компенсирует заметную гибель клещей при дефиците хозяев,

несмотря на способность голодать до 2-х лет. В отличие от аргазид, они обнаруживают сезонность размножения, но так же как и они отличаются широкой полифагией и закономерными сменами хозяев в зависимости от обстановки и ситуации.

Ротовые органы иксодид имеют вид головки, торчащей вперед. С помощью режущих хелицер клещ прорезает кожу и прочно фиксируется на теле прокормителя гипостомом. В покое педипальпы прижаты к гипостому; при питании они отводятся в стороны. В отличие от аргазид, иксодовые клещи сосут кровь долго. При этом продолжается развитие слюнных желез, и клещ растет, не линяя. Спаривание чаще всего происходит на хозяине и для нормального развития партии яиц необходимо насосать полную порцию крови. Здесь также, как и у кровососущих комаров, отмечается связь между питанием и продукцией яиц — гонотрофическая гармония. Обычно откладывается несколько тысяч яиц, после чего самка гибнет. Развитие яиц завершается вылуплением личинок. Они линяют только два раза — на нимфу и на взрослого клеща. Для превращения в следующую фазу клещ должен насосать крови, меняя хозяина. Большинство видов меняют трех хозяев, но есть и двух- и однохозяинные иксодиды. Личинки и нимфы питаются на мелких животных; взрослые — на крупных. При смене двух хозяев, напитавшаяся личинка здесь же превращается в нимфу, присасывающуюся второй раз и сразу же покидающая прокормителя. У однохозяинных видов развитие происходит на одном хозяине, и самка покидает его, чтобы отложить яйца. По сути дела, здесь происходит переход от временного, пастбищного паразитизма к постоянному. Некоторые виды обитают в норах грызунов и гнездах птиц, не покидая их в течении жизни. Есть, развивающиеся больше года и зимующие на разных фазах. В теплых южных районах они могут дать несколько поколений за один сезон. При смене хозяев создаются условия для переноса возбудителей болезней, например, вируса весеннее-летнего энцефалита таежным клещом (*Ixodes persulcatus*). Вирус, полученный от диких животных, накапливается в теле клеща и проникает в слюнные железы. Продолжительность кровососания обеспечивает продолжающийся рост желез и числа размножающихся в них вирусных частиц. При длительном кровососании в кровь прокормителя поступает больше вирусов. Обнаружив присосавшегося клеща его надо удалить сразу же, стараясь извлечь из кожи и внедрившийся в нее гипостом. На таежного клеща похож близкий вид — *I. ricinus*, часто присасывающийся к собакам. Он переносит вирус западной формы энцефалита и северный пироплазмоз, возбудителем которого являются гемоспоридии. Клещи рода *Haemaphysalis* могут служить переносчиками клещевого сыпного тифа, похожего по симптомам с сыпным тифом, передаваемом вшами. *Dermacentor marginatus* сохраняет бактерий туляремии животных, от которых

они могут передаваться человеку, либо от больных животных при их промысле, или посредством питающихся на них слепней и комаров. Другие виды иксодид являются переносчиками марсельской пятнистой лихорадки (*Rhipicephalus sanguineus*), крымской геморрагической лихорадки (*Hyalomma plumbeum*), пироплазмозов крупного рогатого скота и многих других болезней, опасных и для животных, и для человека.

Заклучение

I

Трилобиты, несмотря на внушительные размеры взрослых форм, откладывали мелкие яйца. Об этом свидетельствуют отпечатки их крошечных личинок — протасписов в отложениях кембрия и силура. В этих отложениях сохранилась вся последовательность стадий до взрослых форм, вся последовательность анаморфного наращивания сегментов их тела. По конструктивному уровню протаспис с 4 первыми сегментами тела сравним с науплеусом ракообразных с 2 парами антенн и мандибулами. Эта личинка преобразуется во взрослое существо тоже посредством анаморфоза. Она формируется в мелких и бедных желтком яйцах, при их полном и равномерном дроблении с признаками спирального расположения бластомеров. При этом ось ее тела совпадает с осью полярности яйца (протаксония). Вылупляющийся из яйца протаспис трилобитов еще не имел зачатков конечностей, а когда они развивались, то, помимо 1 пары антенн, все придатки сегментов были устроены одинаково. Они располагались по бокам щелевидного blastopora и жевательные отростки (коксандиты) у их основания принимали участие в пережевывании пищи. На этом основании можно предположить, что ось тела личинки трилобита не совпадала с осью полярности яйца, а образовывала с ней перекрест (плагиаксония), как и у большинства членистоногих, и у онихофор, и у тардиград. У науплеуса ракообразных рот, формирующийся у переднего края blastopora, не имеет формы щели. Он расположен на вентральной стороне яйца, а не на его вегетативном полюсе.

II

Вряд ли трилобиты могли дать начало ракообразным, а ракообразные — трилобитам. На трилобитов больше похожи хелицероые и близкие к ним пикногоны. Пикногоны подверглись эмбрионизации развития, но не глубокой. Они сократили анаморфное наращивание сегментов тела и, в сравнении с трилобитами, ракообразными и кольчатými червями, приобретали половую зрелость преждевременно. Они просто переставали развиваться дальше. Их эмбриональное развитие сравнимо с развитием клещей, но не скорпионов, пауков или фаланг. Среди хелицероых только они, ракоскорпионы и акариформные клещи, сохранили остатки анаморфоза.

У мелких пикногонов и клещей мелкие яйца испытывают тотальное дробление, но не такое, как у низших ракообразных или у ногохвосток. У низших ракообразных формирующиеся бластомеры продолжают дробиться тотально до образования бластулы. У высших, в связи с эмбрионизацией развития и обогащением яиц желтком, тотальное дробление вырождается в поверхностное. У мечехвостов с относительно крупными и богатыми желтком яйцами — тоже.

В основе вырождения дробления лежит расхождение ритмов митозов (деления ядер) и цитотомии (деления тела яйца). Это расхождение особенно наглядно в ряду ногохвосток по мере увеличения размеров яиц и обогащения их желтком. В начале ряда стоят формы с тотальным и синхронным дроблением и признаками спиральности в расположении образующихся бластомеров. Дробление продолжается до формирования бластулы с маленьким blastocelom. Затем оно теряет синхронность, и клетки, преобразующиеся в зачатки органов, продолжают делиться в собственном ритме. В середине ряда — ногохвостка *Sinella curbiseta*. Ее яйца, приступая к дроблению, развивают первую борозду. Травмируемые сфокусированным лучом света под микроскопом, они могут утратить начавшуюся борозду и затем распадаются сразу не на 2, а на 4 blastomeres. Затем, испытывают еще 1–2 синхронных делений и, теряя синхронность, начинают дробиться по поверхностному типу. У *Tomocerus* и *Tetradontophora*, завершающих ряд, дробление поверхностное с самого начала — делящиеся ядра, с окружающей их цитоплазмой, остаются связанными в общий синцитий.

Эмбриология насекомых изучена намного подробнее, чем хелицероых и пикногонов. Тотальное дробление яиц отмечено не только у ногохвосток, но и у многих паразитических и живородящих форм, заменяющих желток яиц на питание из других источников. В отличие от ногохвосток, тотальное дробление их очень мелких и бедных желтком яиц быстро сменяется делением ядер, связанных в общий синцитий. Здесь нарушение ритмов митозов и цитотомии проявляется раньше, чем при вырождении тотального дробления в поверхностное при обогащении яиц желтком и увеличении их размеров. Именно это наблюдается у клещей и пикногонов, что позволяет предполагать вторичный характер тотального дробления их яиц. Возможно, ему предшествовала эмбрионизация развития, обогащение яиц желтком, нарушение ритмов митозов и цитотомии, развитие поверхностного дробления и его последующее вырождение в тотальное при дезэмбрионизации, сокращении размеров яиц и запасов желтка.

Вероятно, клещи и пикногоны рано перешли к паразитизму и, сократив размеры яиц, сохранили черты поверхностного дробления в ранней синцитиальности вторично тотального дробления. В этом отношении они

поступили как многие насекомые, достаточно изученные для суждений такого рода.

Разумеется, если могли бы наблюдать все это, то не прибегали к рассуждениям и догадкам, которые — худой исход, когда нет непосредственного восприятия. Добавим, что личинка пикногонов — протонимфон имеет облик хищника, а не паразита. Хищник крупнее своих жертв и умервщляет их; паразит мельче хозяина и стремится использовать его долговременно. Это противопоставление условно, если хищник поедает не сопротивляющуюся жертву и она настолько крупнее его, что легко переносит наносимые повреждения. Именно таков характер паразитизма или хищничества пикногонов. В отличие от них, клещи разных отрядов обнаруживают колоссальное разнообразие жизненных форм и стратегий реализации самосохранения, воспроизводства, расселения. Анализ этих стратегий, проведенный А. А. Захваткиным (1953), вскрывает самые общие тенденции существования и эволюции клещей разных отрядов. В реализации этих тенденций проявляется исключительная пластичность их онтогенеза.

III

1. Среди отрядов фалангоидного и арахноидного комплексов, клещи выделяются исключительным разнообразием. Если все остальные входящие сюда отряды представлены жизненной формой наземного свободноживущего хищника, то среди клещей мы находим целую гамму переходов, от примитивных групп, биологически близких большинству других паукообразных, до крайне специализированных и притом, в самых различных направлениях.

2. Наиболее примитивные представители клещеобразных (*Endeostigmata*, *Palaeacariformes*, *Rhodacaridae*), обладающие достаточной сравнимостью с другими *Chelicerata*, важны в том отношении, что они соответствуют теории трилобитоидного происхождения этого класса. При сравнении низших *Acariformes* с примитивными трилобитами (*Mesonacidae* и др.) их сходство проявляется особенно явно. Помимо общего типа тагмозиса, оно особенно наглядно в строении головного (протеросомального) отдела. И там, и здесь он образован, помимо производных головной лопасти (акрона), тремя посторальными первично головными сегментами, к которым сзади примыкает в той или иной степени обособленный тергит затылочного сегмента. Все эти сегменты у низших *Acariformes* слиты, но бывшее расчленение их рахидиальной части легко усматривается в расположении кожных органов чувств. Судя по положению линочного шва, боковые отделы головы полностью гомологичны «свободным щекам» трилобитов, на что указывает положение развитых здесь боковых глаз, принадлежащих акрону. В этой связи замечателен факт типичного

анаморфоза у низших *Acariformes*, который таким образом наблюдается среди *Agachnomoirpha* (*Chelicerata* + *Trilobita*) только у них и трилобитов, и частично у ископаемых *Eurypteroidea*. Исключительная древность низших представителей отряда делает их сходство с трилобитами еще более значимым.

3. Сходственные отношения примитивных *Parasitiformes* и трилобитов не столь ясны — мы можем только догадываться о большой палеонтологической древности этой группы клещей, так как в ископаемом состоянии они неизвестны. Однако некоторые признаки намечаются и здесь. Из них отметим только своеобразный вставочный рост сегментов, наблюдаемый в развитии *Parasitiformes* признак, свойственный среди всех *Agachnomoirpha* только им и некоторым группам мелких трилобитов (*Agnostidae*, *Trinucleidae*), правда, довольно специализированным.

IV

1. Примитивные группы *Acariformes* характеризуются узким экологическим ареалом (почва и лесная подстилка в условиях устойчивой влажности) и низкими расселительными способностями, тринимфальным типом развития, анаморфным его характером, однородностью всех фаз развития и отсутствием особых (имагинальных) признаков у половозрелой фазы, едва отличимой от последней нимфальной без признаков вторично-половых отличий.

2. Основные тенденции прогрессивного развития *Acariformes* сводятся к следующему:

- а) приобретение к концу индивидуального развития специальных расселительных и защитных приспособлений (панциря, дыхательных аппаратов, средств защиты потомства), ведущих к оформлению и биологическому закреплению имагинальной фазы. Она приобретает большую экологическую валентность и способность к заселению широкого круга местообитаний: это путь эволюции *Oribatei*, объединения разнородных сапробиотических *Acariformes*, развившихся в этом направлении (*Brachychthoniidae* — панцирные *Endeostigmata*: *Belbidae* — *Palaeacariformes* и т. д.);
- б) преобразование 2-й нимфы в расселительную и неспособную к питанию фазу (гипопус), что равнозначно ее выпадению из онтогенеза и ведет к недоразвитию животного, к смещению онтогенетического уровня и «омоложению» половозрелой фазы. Она сохраняет характер дейтонимфы, а имагинальные признаки (панцирь, дыхательные аппараты и т. д.) так и не образуются; подобное отпадение специализированной дефинитивной фазы открывает новые возможности приспособительных изменений. Это — путь эволюции *Acaridae*, характеризующихся широчайшей адаптивной дифференциацией и рас-

цветом; они делятся на разные экологические группы, причем гипопальная фаза имеется почти только у детритофагов;

- в) стабилизация личиночного или протонимфального уровня организации (*Tydeidae*, *Tarsonemini*);
- г) гипертрофическое развитие — все краснотелки, включая гидрахнелл. Типичные по своей организации личинки переходят к прикрепленному паразитическому образу жизни и непомерно раздуваются насасываемой кровью (гемолимфой); протонимфа и тритонимфа практически выпадают (калиптостазы), причем дейтонимфа и взрослая фаза достигают более крупных размеров, что сопровождается полимеризацией вооружения покровов тела и т. п.

3. Низшие *Parasitiformes* (*Rhodacaridae* и др.) характеризуются узким экологическим ареалом (почва, подстилка), низкими расселительными способностями, двухнимфальным типом развития, эпиморфным его характером, биологической однородностью всех фаз развития (хищничество) и относительно слабой выраженностью имагинальных признаков у половозрелой фазы, в особенности в женском ряду развития.

4. Прогрессивная эволюция *Parasitiformes* идет в основном по пути паразитизма. Свободноживущие формы переходят, с одной стороны, к форезии, преимущественно на насекомых (*Parasitidae*, *Uropodina*, *Attenophoridae* и т. д.), с другой — ко все более и более высоким формам паразитизма.

- А. Форетическая линия опирается на специальное преобразование дейтонимфы, во многом аналогичное *Acariformes*, но с тем отличием, что это преобразование оказывается необратимым, поскольку взрослая фаза дублирует дейтонимфу (*Uropodina*). Форезия часто достигает очень сложных форм (мирмекофилы и термитофилы среди гамазид).
- Б. Свободноживущие хищные формы переходят к эктопаразитизму широким фронтом (через хищничество в норах и дейтонимфальную, реже имагинальную форезию на хозяевах), особенно на млекопитающих, причем их личиночная фаза обычно эмбрионируется. В пределах *Parasitiformes* намечаются два главных пути эволюции паразитизма: путь постоянного (безотрывного) паразитизма и путь подстерегающего паразитизма.

Первый из них проявляется в достижении все более и более стойких специализированных форм постоянного паразитизма: от факультативно-кровососания к облигатному (*Laelaptidae*), от экто- к эндопаразитизму (*Liponyssinae*, *Halarachnidae*, *Pneumonyssidae* и др.). Этот путь развития на этапе эктопаразитизма обнаруживается в преобразовании онтогенеза посредством идущей эмбрионизации ранних фаз развития (личинки и протонимфы), обычно сопряженной с живорождением, и имагинизации

поздних фаз — выработка мощного скелета, прицепных сооружений, кровососущего ротового аппарата. Переход к эндопаразитизму и скрытому образу жизни в дыхательных путях, ведет к измельчанию и глубокому изменению всей организации (червеобразная форма, утрата плотного панциря и т. д.).

Путь выработки все более совершенных форм подстерегающего паразитизма связан с возникновением и упрочением гипертрофических форм развития, что обнаруживается в избыточном питании кровососущих фаз и связанных с ним гигантизме, редукции плотного панциря, полимеризации осязательного вооружения тела, выработке фиксационного ротового аппарата и т. д. Этот путь эволюции получает специфическое выражение норového или пастбищного паразитизма в зависимости от характера связи с животными-хозяевами. Онтогенетическим выражением норového паразитизма является увеличение числа нимфальных возрастов при неопределенности онтогенетического уровня половозрелой фазы (путь *Dermanyssinae* — *Argasidae*), пастбищного паразитизма — напротив, максимальное их сокращение путем редукции дейтонимфы (путь *Bdellonyssinae* — *Ixodidae*).

В. В целом *Parasitiformes* обладает более консервативным онтогенетическим развитием, чем *Acariformes*, что и объясняет их большее однообразие и значительно менее широкий экологический диапазон.

Методы сбора мелких почвообитающих форм

Сбор материала проводится выборкой проб дерна, почвы, мхов, лесной подстилки и других субстратов, заселяемых мелкими членистоногими и другими беспозвоночными. Стандартной пробой является площадка с поверхностью в 1 квадратный дециметр (10×10 см), выбираемая на глубину в 10 см.

Для этого удобно пользоваться металлической рамкой с отточенным нижним краем и двумя ручками по бокам (рис. 65). Равномерно вдавливая ее на нужную глубину, извлекают монолит почвы или дерна соответствующего объема. При необходимости его сначала подрезают ножом со всех сторон. Собранные пробы сразу же упаковываются, во избежание их пересыхания, в пластиковые пакеты или другие емкости и переносят в лабораторию.

Для извлечения населяющих пробу беспозвоночных пользуются термоэлектромом Тульгрена или его упрощенными модификациями (рис. 66). В простейшем случае аппарат состоит из большой металлической воронки. На ее дно над горлом кладут мелкую

сеть или сито и затем высыпают взятую пробу. Над воронкой помещают электрическую лампу или другой источник света и температуры, а под нею сосуд в виде чашки Петри, широкогорлой пробирки или блюда с фиксирующей жидкостью. В качестве фиксатора используют воду, 70° спирт или заменяющие их жидкости. Лампочку располагают на расстоянии в 5–10 см от пробы, избегая слишком быстрого пересыхания субстрата.

Принцип действия аппарата состоит в постепенном прогревании освещаемого субстрата. Избегая света и сухости все живые объекты стремятся уползти от его источника и выпадают из воронки в подставленную емкость с жидкостью. Они долго остаются на плаву, сохраняя подвижность и хорошо заметны под бинокулярной лупой при среднем увеличении. Извлечение

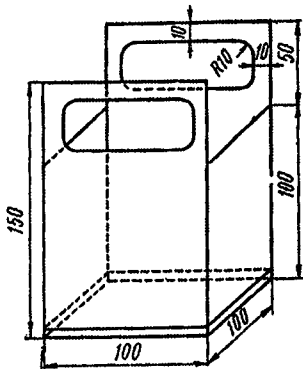


Рис. 65. Металлическая рамка для взятия почвенных проб, размеры даны в мм (по Булановой-Захваткиной, 1967)

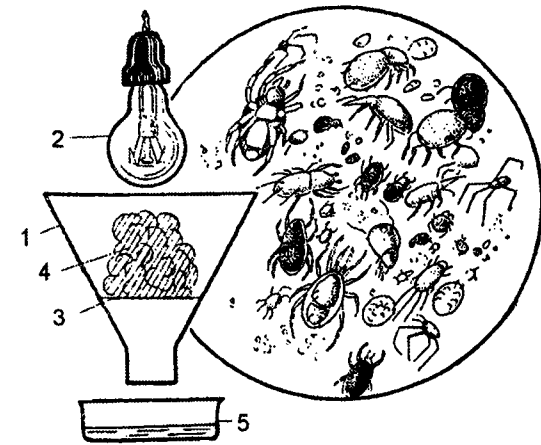


Рис. 66. Схема устройства термоэлектромом (по Ланге, 1969):

1 — воронка; 2 — электрическая лампа; 3 — сито; 4 — почвенный образец или дерн, растительная ветвь и т. п.; 5 — чашечка с водой или фиксирующей жидкостью; справа — клещи, извлеченные из субстрата в поле зрения сильной бинокулярной лупы или микроскопа

объектов из фиксирующей жидкости проводят тонкой кисточкой, препаровальной иглой или пипеткой. Их переносят на предметное стекло для фиксации и приготовления микроскопических препаратов. Убирая сосуд с жидкостью и объектами для исследования и микроскопирования, необходимо подставить под воронку аппарата Тульгрена другой сосуд для сбора клещей. Для выгонки клещей обычно достаточно нескольких часов или около суток в зависимости от структуры и влажности субстрата.

Если нет электричества, аппарат можно выставить на солнце, но тогда необходимо хорошо изолировать стенки воронки и емкость с фиксирующей жидкостью от света и нагревания. В крайнем случае можно просеивать субстрат на ситах (с диаметром отверстий в нижней секции не более 1 мм) и затем вручную разбирать порции пробы на белой бумаге. Пользуясь лупой или бинокуляром можно заметить крошечные темные точки или бисеринки медленнодвигающиеся или остающиеся неподвижными. Клещи расползаются не сразу; некоторое время они находятся в состоянии танатоза. Во многих случаях для сбора клещей прибегают к другим способам — соскребыванию лишайников и мхов с коры деревьев, камней, скал или стряхиванию с растений на подостланное белое полотнище и ручному сбору с грибов и других объектов.

Для содержания клещей в лаборатории используют бюксы или цветочные горшки или небольшие камеры для отдельных особей. В качестве

субстрата используются кусочки коры, мох, прелые листья, древесную труху или ломтики картофеля. Для поддержания высокой влажности эти емкости помещают в эксикаторы или кристаллизаторы, ежедневно проветривая их во избежание сильного развития плесени. Удобно дно емкостей залить гипсом или его смесью с активированным углем; в зависимости от этого фона хорошо заметны клещи с темными или светлыми покровами.

Для изготовления препаратов используют разные жидкости и растворы. Жидкость Удеманса состоит из 87 частей 70° спирта, 8 частей крепкой «ледяной» уксусной кислоты и 5 частей глицерина. Она хорошо расправляет и просветляет мелких членистоногих и нематод. Жидкость Кенике (5 частей глицерина, 2 — уксусной кислоты и 3 — воды) хорошо расправляет, но быстро мацерирует объекты. Жидкость Карнуа (6 частей абсолютного спирта, 3 — хлороформа и 1 — ледяной уксусной кислоты) предполагает последующее изготовление гистологических срезов. Чаще всего пользуются просто 70° спиртом, несколько деформирующим и сжимающим объекты, или молочной кислотой, обеспечивающих их при длительном воздействии.

Для постоянных микроскопических препаратов объекты сначала проводят через 15 % раствор едкого кали (КОН) или подогретую (до 50–60°) молочную кислоту. Они хорошо просветляют жесткие покровы клещей и нематод. В зависимости от их свойств и размеров, эту процедуру ведут от получаса и более, контролируя ее ход под микроскопом. Затем промывают водой или слабым спиртом и помещают в жидкость Фора—Берлезе. Эта вязкая смесь состоит из хлоралгидрата (200 частей), гуммиарабика (30), глицерина (20) и дистиллированной воды (50). Можно пользоваться канадским бальзамом или пихтовым, но они плохо просветляют объекты. После этого препарат покрывают предметным стеклом, подкладывая под его углы мелкие песчинки, если объект выпуклый и объемный. Изготовленный препарат высушивают в горизонтальном положении при температуре до 45° в течении 2–3 суток. Высохший препарат можно хранить в вертикальном положении многие годы и столетия.

Источники заимствованных рисунков

1. Беклемишев В. Н. Определитель членистоногих, вредящих здоровью человека / Под ред. В. Н. Беклемишева. М.: Медгиз, 1958.
2. Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 1. Проморфология. М.: Наука, 1964.
3. Буланова-Захваткина Е. М. Панцирные клещи-орибатиды. М.: Высшая школа, 1967.
4. Буланова-Захваткина Е. М. Определитель обитающих в почве клещей, Sarcopitiformes. М.: Наука, 1975.
5. Бэкер Э. В., Уартон Г. Введение в акарологию. М.: Изд-во иностранной литературы, 1955.
6. Вайнштейн Б. А. Определитель обитающих в почве клещей, Trombidiformes. М.: Наука, 1978.
7. Захваткин А. А. Сборник научных работ: Обзор крылатых панцирных клещей (Oribatei, Galumnidae) Палеарктики; Конспект курса «Акарология». М.: Изд-во МГУ, 1953. С. 121–168, 285–334.
8. Иванова-Казас О. М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Членистоногие. М.: Наука, 1979.
9. Ланге А. Б. Определитель членистоногих, вредящих здоровью человека / Под ред. В. Н. Беклемишева. М.: Медгиз, 1958.
10. Ланге А. Б. Трилобиты и хелицеровые // Жизнь животных. Т. 3. Членистоногие, продолжение / Под ред. Л. А. Зенкевича. М.: Просвещение, 1969.
11. Bronns H. G. Bronns Klassen und Ordnung des Tierreichs. Franz Werner, Berlin, 1935.
12. Hennig W. Wirbellose. II. Veb Georgthieme. Leipzig, 1968.