

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ ЗООЛОГІЇ ІМ. І. І. ШМАЛЬГАУЗЕНА

На правах рукопису

УДК 595.423

Заблудовська Світлана Олександрівна

КЛІШІ-ЕРЕУНЕТИДИ (EREUNETIDAE OUDEMANS, 1931)
ТА ШЛЯХИ ЇХ СПЕЦІАЛІЗАЦІЇ ДО ПАРАЗИТИЗМУ

03.00.08 - зоологія

Автореферат
дисертації на здобуття вченого ступеня
кандидата біологічних наук

Київ - 1994



00754100 (H)

Ідділі акарології

Шмальгаузена НАН України

Науковий керівник - член-кореспондент НАН України
Ігор Андрійович Акімов

Офіційні опоненти:

доктор біологічних наук, професор
Галина Йосипівна ШЕРАК
(Київський державний університет)

доктор біологічних наук, професор
Всеволод Денисович СЕВАСТЬЯНОВ
(Одеський державний університет)

Провідна установа - Нікітський ботанічний сад
Академії аграрних наук України

Захист дисертації відбудеться "25" жовтня 1994р.
в 10 годин на засіданні Спеціалізованої вченої ради
Д. 016. 09. 01 Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН
України (252650, ГСП, Київ-30, вул. Б. Хмельницького, 15)

З дисертацією можна ознайомитися в бібліотеці Інституту
зоології НАН України

Автореферат розіслано "29" серпня 1994 р.

Відгуки в двох екземплярах, затверджені установою,
прохання надсилати за адресою: 252650, ГСП, Київ-30,
вул. Б. Хмельницького, 15.

ЛНБ ім. В. Стефаніка

АН України

вчений секретар

спеціалізованої вченої ради

кандидат біологічних наук

В. В. Золотов

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА

Актуальність теми. Ерейнетида (Ereynetidae, Trombidiformes, Tudeoidea) - маловивчена родина тромбідіформних кліщів. Всесвітня фауна нараховує близько 200 видів, що належать до 30 родів. Однак кількість видів, напевно, значно більша. Представники цієї родини ведуть як вільний, так і паразитичний спосіб життя.

До родини входять три групи кліщів, кожна з яких є підродиною: Ereynetinae Fain, 1957; Lawrencarinae Fain, 1957; Speleognathinae Fain, 1957.

Вільноживучі ерейнетида (Ereynetinae) - мешканці поверхневого шару ґрунту та багатих тваринними і рослинними рештками субстратів. Паразитичні ерейнетида цієї ж підродини живуть в мантийній порожнині легеневого молюсків. Кліщі-лавренкарини (Lawrencarinae), що зустрічаються у земноводних - найменша за чисельністю видів група. Серед паразитичних ерейнетид найбільш вивчені кліщі-спелсогнатини (Speleognathinae) виявлені у представників майже усіх рядів птахів та ссавців (в тому числі й людини) багатьох регіонів Землі (Crossley, 1952; Domrow, 1960; Fain, 1957; Fain, 1963, 1976, та інш.; Hunter, 1964; Pence, 1975; та інш.).

Деякі автори (Fain, 1965, 1979; Nyland, 1979) екологічну різноманітність кліщів родини пояснюють тим, що в умовах вологого тропічного клімату деякі види вільноживучих ерейнетид освоїли нову екологічну нішу (носову порожнину хребетних) і перейшли від фіто- і мікофагії до живлення спочатку слизом, а потім і кров'ю тварини і в процесі еволюції ерейнетида спеціалізувалися до паразитизму в порожнинах тіла хазяїна.

В останні роки зросла актуальність вивчення цієї групи кліщів (особливо паразитичних форм) у зв'язку з знахідками їх в респіраторних шляхах сільськогосподарських тварин і людини. Ці дані набувають особливого значення при з'ясуванні причин зростаючих алергічних захворювань.

На території України подібні дослідження не проводились. Відома лише одна робота з описом нового роду та виду (Дубинин, 1957). Це стосується і території колишнього СРСР. Є два повідомлення про знахідки паразитичних ерейнетид у Вірменії (Арутюнян, 1972, 1981).

Таким чином, вивчення кліщів-ерейнетид в Україні, стано-

вить, без сумніву, не тільки науковий, але і значний практичний інтерес, оскільки існування цих паразитів в носових порожнинах і дихальних шляхах хребетних не байдуже для їх хазяїв і крім механічного подразнення ерейнетиди можуть здійснювати і патогенний вплив.

Мета та завдання дослідження. Метою цієї роботи було вивчення морфологічних та біологічних особливостей ерейнетид і на підставі їх аналізу з'ясування можливих шляхів спеціалізації цих кліщів до паразитизму. Для цього вирішувалися такі завдання: 1) узагальнення даних світової літератури про цю групу кліщів та збір вільноживучих і паразитичних ерейнетид України, а по можливості, і з інших регіонів колишнього СРСР); 2) визначення видового складу ерейнетид України і прилеглих територій, встановлення кола хазяїв для виявлених паразитичних представників родини; 3) порівняльне вивчення особливостей морфології та біології вільноживучих і паразитичних кліщів родини; 4) виявлення можливих шляхів спеціалізації ерейнетид в процесі переходу від вільного життя до паразитизму.

Наукова новизна. Виконана робота є першим дослідженням вільноживучих та паразитичних кліщів- ерейнетид в Україні. В результаті обстеження, здійсненого на території України та вивчення матеріалів з окремих регіонів колишнього Радянського Союзу зареєстровано 26 видів кліщів родини Egeugetidae, 3 з яких - нові для науки. Усі види (крім двох), вперше представлені як в фауні України (18 видів), так і у фауні колишнього СРСР (24 види). Для паразитичних ерейнетид встановлена локалізація їх у носовій порожнині, а також розширено коло відомих хазяїв.

Складені діагнози знайдених видів; для вільноживучих кліщів встановлена зональна та топічна пов'язаність окремих видів; для паразитичних видів простежені паразито-хазяїнні зв'язки та подано список хазяїв.

Вивчення онтогенезу ерейнетид за даними морфології показало, що він являє собою обмежений епіморфоз. Існування ж декількох напрямків редукції онтогенезу в межах родини, є, вірогідно, основою адаптивної перебудови життєвої форми ерейнетид в процесі її еволюції від вільного життя в підстилці та ґрунті до життя в дихальних шляхах хребетних і, в зв'язку з

чим, спеціалізацією до паразитизму.

Теоретична та практична цінність роботи. Отримані відомості про видовий склад ерейнетид, їх екологію, можуть бути використані для подальшого пізнання клішів родини. Їх систематики, виявлення кола хазяїв паразитичних ерейнетид, а також паразито-хазяїнних зв'язків. Широке коло хазяїв (як диких, так і синантропних тварин) та здатність деяких паразитичних ерейнетид житися не тільки слизом, але й кров'ю, можуть бути в певних умовах причинами змін паразитологічної ситуації в небажаному напрямку.

Апробація роботи. Матеріали дисертації доповідались на V Всесоюзній акарологічній нараді (Фрунзе, 1985), на X конференції Українського паразитологічного товариства (Одеса, 1986), на III з'їзді Українського ентомологічного товариства (Канів, 1987), на X з'їзді Всесоюзного ентомологічного товариства (Ленінград, 1989) та на VI Всесоюзній акарологічній нараді (Ашхабад, 1990).

Публікація матеріалів досліджень. За матеріалами дисертації опубліковано 12 робіт, в яких викладені основні положення виконаних досліджень.

Об'єм роботи. Матеріали дисертації викладено на 215 сторінках машинопису, які складаються з Вступу, Огляду літератури, викладення результатів досліджень (5 розділів), Висновків та Списку літератури (на 22 стор.).

Дисертація ілюстрована 15 таблицями, 26 оригінальними малюнками та фотографіями, виконаними за допомогою растрового електронного мікроскопу (РЕМ). Бібліографія складається з 222 (77 вітчизняних та 145 іноземних) назв літературних джерел.

ЗМІСТ РОБОТИ

Розділ МАТЕРІАЛ І МЕТОДИКИ

Матеріалом для досліджень стали власні збори вільноживучих та паразитичних клішів-ерейнетид з 1984 по 1989 рр. в 9 областях та республіці Крим України (Східно-Європейська рівнина, Українські Карпати, Гірський Крим) і в деяких регіонах колишнього Радянського Союзу. В зборах клішів велику

ку допомогу нам подали співробітники Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України, яким приносимо ширю подяку.

Частина матеріалу у вигляді зафіксованих голів тварин або тотальних препаратів клішів з Таджикистану, Туркменії, Казахстану, Киргизії, ряду регіонів Росії була люб'язно передана О. М. Бутенко (Окський державний заповідник (ОДЗ)), співробітниками Інституту зоології Киргизії П. А. Чировим та О. Хараловим (Бішкек). Крім того, колегами ОДЗ нам були передані збори клішів-ереїнетид з Африки.

За час роботи було обстежено та вивчено 467 ґрунтових та рослинних проб; 456 молюсків п'яти видів: 52 амфілії (6-ї видів); 384 екз. птахів (32 види), а також препарати з клішамми від 43 видів птахів; 3562 екз. гризунів (18 видів) та 105 екземплярів рукокрилих (11 видів).

Відбір проб ґрунту і підстилки провадився за загальноприйнятою в акарології методикою вивчення клішів ґрунту. Були також обстежені ґрунтові збори співробітників відділу акарології Інституту зоології НАН України.

Збір паразитичних ереїнетид провадився з наземних молюсків, а також з представників різних класів хребетних тварин під час експедиційних та стаціонарних досліджень відповідно до загальноприйнятих методик (Дубініна, 1955; Yunker, 1961) і методики Юнкера, Джонса (Yunker, Jones, 1961), модифікованої нами (Заблудовская, 1985). У визначенні видового складу відловлених тварин значну допомогу нам надавали співробітники відділів теплокровних хребетних, популяційної екології наземних хребетних та зоомузею Інституту зоології НАН України, співробітники ОДЗ та Інституту зоології Киргизії, за що приносимо ширю подяку. Всього автором було зібрано та вивчено 2602 екз. вільноживучих і паразитичних клішів-ереїнетид різних стадій розвитку.

З фіксованих в 70 спирту клішів виготовлялись тотальні препарати. З метою фотографування за допомогою РЕМ частину клішів фіксували в розчині Буена.

Кліші бралися в основному від мертвих тварин. Деякі біологічні та екологічні особливості були досліджені у паразита легеневих молюсків - *Riccardoesella oudemansi*, який утримувався в лабораторних умовах разом з казіном - сітчастим слимаком (*Derogoceras reticulatum*). Для нових видів, видів з виявленими морфологічними відхиленнями і (при наявності) для

евенільних стадій, наведені діагнози виконані по фену (Fain, 1970, 1971, 1985).

Визначення клішів провадилось за наявними таблицями ключів (Fain, 1962, 1964b, 1971, 1985; Fain et Goethem, 1986; Pense, 1975; та інш.) та описам видів. Морфологічне вивчення і малюнки виконувалися за допомогою фазово-контрастної оптики та апарату для малювання РА-6. Окремі структури досліджувались за допомогою РЕМ.

Розділ ХАРАКТЕРИСТИКА ДІАГНОСТИЧНИХ ОЗНАК КЛІШІВ РОДИНИ

В розділі подано морфологічний нарис статевозрілих та евенільних стадій розвитку ерейнетид, на яких будується систематика групи у такому порядку: зовнішня будова клішів, хетотаксія, сенсорні органи ідіосоми та кінцівок, гнатосома та статевий диморфізм клішів у підродинах.

Вивчення загальної будови тіла показало характерну для клішів родини форму ідіосоми, а також свосвідну будову кутікули, що має таксономічне значення. Характерна особливість цих клішів - дуже розвинені ноги, які у паразитичних ерейнетид вкорочені і підгорнуті на черевневу поверхню, що спостерігається і у інших акарин - паразитів порожнин тіла. Подібна будова, напевне, викликана необхідністю міцного закріплення клішів в постійно продувній носовій порожнині.

Характер опушення щетинок тіла і ніг. Їх форма і число залежать від екологічних особливостей існування ерейнетид і мають таксономічне значення. Причому характер опушення змінюється від простих зопушених щетинок у вільноживучих до найрізноманітніших по формі та зопушенню у паразитичних.

Статева система ерейнетид подібна до статевих систем інших тромбідіформних клішів. Відзначено досить добре виражений статевий диморфізм у вільноживучих ерейнетин та лавренкарин, який проявляється наявністю внутрішніх генітальних щетинок у самця та деякими іншими ознаками. У спелсогнатин теплокровних статевий диморфізм проявляється слабо. У клішів цієї підродини більш виражені вторинні статеві ознаки. Однією з основних таких ознак є наявність у самки дуже вели-

ких щетинок на коліні і гомілії ноги I.

Докладно розглянута будова ерейнетального органу, який міститься на гомілії (тібії) ноги I у клішів родини і має характерну будову не тільки для клішів підродини, але й для виду і являє важливу ознаку при визначенні ерейнетид.

Функції цього органу до цього часу не з'ясовані. Висловлювалися лише припущення про значення цього органу як хеморецептора на зразок органу Галлера у іксодових клішів або рагідієвих органів у рагідід (Беккер, Вартон, 1955; Fain, 1962). Крім того, характерне розміщення, будова та обов'язкова наявність його у всіх представників родини послужили феною (Fain, 1962) важливою основою для об'єднання двох родин і одного роду (Ereynetidae Oudemans, 1931, Speleognathidae Womersley, 1936 та Lawrencarus Lawrence, 1952) в одну родину.

В розділі також розглянуто загальну будову гнатосоми вільноживучих та паразитичних ерейнетид, які мають колючесисний ротовий апарат, схожий за будовою з ротовим апаратом інших тромбідіформних клішів - тромбікулід, тідеїд та тетраніхід.

Розділ ЕКОЛОГО-ФАУНІСТИЧНИЙ ТА СИСТЕМАТИЧНИЙ ОГЛЯД КЛІШІВ РОДИНИ

Фауністичний огляд, поширення, зв'язок з хазяїном вільноживучих та паразитичних ерейнетид. На території України виявлено 10 видів вільноживучих ерейнетид (Ereynetinae): *Ereynetes* (*Ereynetes*) *galeatus* (Berlese), 1923; *E. (E) pegazzanoae* Fain, 1964; *E. (E) sandensis* Fain et Bafort, 1973; *E. (E) tshernogoriensis* sp. n.; *E. (E) punctatus* sp. n.; *E. (E) sp.*; *E. (Anereynetes) sittardiensis* Oudemans, 1912; *E. (A) hydrophilus* Cooreman, 1947; *E. (Gymnereynetes) aurantipes* Fain et Bafort, 1973; *E. (G) exilis* Fain et Prasse, 1973 та 6 видів паразитичних: *Riccardoella limacum* (Schrank, 1776); *R. (Proriccardoella) oudemansi* Thor, 1932; *R. (P) canadensis* Fain et Goethem, 1966; *Boydala bradornis* (Fain, 1956); *Paraspeleognathopsis bakeri* Fain, 1955 та *Neospeleognathopsis (Speleomyotis) bastini bastini* (Fain, 1956), що відносяться до підродин Ereynetinae та Speleognathinae. 8 видів підродин Lawrencarinae та Speleognathinae виявлені у пробах та препа-

ратах з окремих регіонів Росії та колишнього СРСР: *Lawrencarus eweri thailandiae* Fain, 1961; *L. eweri dahuricus* Zabludovskaia, 1992; *Boydala sturni* (Boyd, 1948); *B. psalidoprocnei* (Fain, 1956); *Neoboysala philomachi* (Fain, 1956); *N. philomachi eroliae* Fain et Nyland, 1970; *Coboysala nigra motacillae* (Fain, 1969); *Trispeleognathus* (*Trispeleognathus*) *womersley* (Fain, 1955). Два види підродини *Speleognathinae* виявлені в різних регіонах колишнього СРСР, в тому числі і в Україні: *Coboysala nigra nigra* Fain, (1955) та *Speleogodens michigensis* Ford, 1962.

В отриманих нами пробак клішів від 7 видів птахів Північної Африки, виявлено 2 види клішів підродини *Speleognathinae*: *Boydala spatulata* (Fain, 1956) та *Coboysala* (*Apodiboysala*) *clavata* (Fain, 1955). З наведених у списку видів лише *R. (R.) limacum* та *B. sturni* були раніше зареєстровані на території колишнього Радянського Союзу (Арутюнян, 1972, 1981). Всі інші види виявлені для досліджуванних регіонів вперше, а 3 з них - нові для науки.

Виявлені види представлені всіма трьома підродинami ерейнетид і в екологічному плані охоплюють вільноживучі форми та клішів, що паразитують у легеневиx молосків, амфібіяx, птахів та ссавців. Як вільноживучі, так і паразитуючі ерейнетиди зареєстровані у всіх обстежених нами природних зонах України. Таким чином, отримані нами дані як для України, так і для різних регіонів Росії, а також інших республік колишнього СРСР, свідчать про значне поширення клішів родини на зазначених територіях та про необхідність продовження цих досліджень.

Описані нами нові види родів *Egeunetes* та *Lawrencarus* відрізняються від близьких видів рядом ознак: будовою проподосомального щитка, ерейнетального органу, формою і кількістю анальних щетинок (у *L. eweri dahuricus*) та інш.

Для паразитичних ерейнетид відзначено ряд нових хазяїв, що представлені 3 видами 3-х родів легеневиx мольсків: 2 видами ропух роду *Bufo*; 29 видами птахів рядів *Passeriformes* та *Alseriformes*; 5 видами гризунів родин *Muridae* та *Cricetidae*, а також 2 видами рукокрилих родини *Vespermillionidae*.

Вивчення вільноживучих ерейнетид показало досить чітку зональну та бістопічну приуроченість окремих видів. Наприклад, види *E. (G) exilis*, *E. (G) aurantipes*, *E. (E) tscherno* -

gogiensis та *E. (E)* зр. були знайдені в біотопах з підвищеною вологістю (мох та пріла підстилка на березі струмка, і на дні яру та інш.) в Закарпатській, Вінницькій, Черкаській, Херсонській областях та в республіці Крим. *E. (E) valeatus valeatus* знайдений тільки в ґрунті Керченського півострова (Респ. Крим). Один з видів - *E. (G) aurantipes* поширений майже по всій території України (Київська, Черкаська, Херсонська, Миколаївська, Закарпатська області, респ. Крим), не виявляючи явної переваги певному біотопу. Ми його знаходили як в мосі та підстилці, так і в трухлявині пнів, гумусі та гної. Частину видів склали мешканці гною рослиноїдних тварин: *E. (E) pegazzanoae* і *E. (E) ruficatus*, які знайдені в Миколаївській області. Два види підроду *Anegethetes* виявлені як у гної, так і в житловій камері полівок в Черкаській, Миколаївській та Херсонській областях. Ці два види привернули нашу увагу не тільки біотопічною приуроченістю, але й своєю морфологією. За формою, будовою, розмірами тіла, ніг та гнатосоми вони значно ближчі до паразитичних ерейнетид. Про приуроченість цих двох видів до нір та гнізд свідчать і дані літератури (Соогеман, 1947; Fain, 1964).

Якного зонального розподілу паразитичних ерейнетид не виявлено. Можливо, поширення ендоназальних клішів пов'язане із ареалом та міграціями Іхнік казяїв. Вивчення особливостей середовища існування і життєвого циклу ерейнетид показує, що сезонна активність та міграція казяїв, що зумовлює різкі кліматичні і географічні зміни середовища, не впливають на життєдіяльність і розвиток цих клішів. Екстенсивність заражених ерейнетидами гризунів в різних природних зонах та біотопах коливається від 20 до 50%. У найбільш масового в наших зборах виду - *S. michigensis*, що паразитує у полівок (*Cricetidae*), виявлена мінливість основних морфологічних ознак (форма та розмір проподосомального щита та інш.) у особин, від різних видів казяїв, а також у казяїв з різних природних зон. Відзначається значна гостальна специфічність паразитичних ерейнетид.

На відміну від гризунів, птахи більше заражені ендоназальними клішами, і ерейнетидами зокрема. З обстежених нами видів найбільша екстенсивність зараження відмічена у гусячих (*Anseriformes*) та горобиних (*Passeriformes*).

Крім того, отримані дані свідчать, що кліші підроду

Speleognathinae поширені значно північніше зазначених для них ареалів (Fain, 1955, 1956, 1969; Fain et Nyland, 1970). В наших матеріалах є кліші, зібрані від *Riparia riparia* на п-ві Ямал. Також відмічені кліші у крайніх східних зонах колишнього СРСР - наприклад, у Примор'ї. В роботі у 3 таблицях представлені дані зонального та біотопічного розподілу ереїнетид, а також їх зв'язки з хазяями.

Розділ ОСОБЛИВОСТІ БІОЛОГІЇ • КЛІШІВ-ЕРЕЙНЕТИД

Особливості розвитку вільноживучих і паразитичних ереїнетид. На основі власних даних та за даними літератури (Fain, 1962; Baker, 1970) по вивченню життєвих циклів ереїнетид були відмічені особливості розвитку представників кожної з підродин. Нами для цього узагальнені морфологічні відмінності кожної онтогенетичної стадії та простежені життєві цикли розвитку клішів родів *Riccardoella*, *Ereynetes* (Ereynetinae), *Lawrencarus* (Lawrencarinae) та у клішів кількох родів спелеогнатин (*Speleognathinae*), паразитів птахів та гризунів. Послідовність стадій була встановлена при аналізі будови тіла та по ступеню збільшення щетинок вентральної поверхні і кінцівок.

Ереїнетиди підродини Ereynetinae ведуть в основному вільний спосіб існування. Їх розвиток як і у більшості акариформних клішів, відбувається за тритонімфальною схемою і включає активні (що живляться) стадії онтогенезу - личинку, прото-, дейто-, тритонімфу та статевозрілих особин - самки і самця.

Найбільш подібна до статевозрілої стадії тритонімфа, однак повністю генітальний апарат, кетом кінцівок та генітальної області формується тільки у дорослої стадії (прозопона).

З відкладеного самкою яйця виходить 6-нога личинка. На вентральній поверхні її ідіосоми знаходяться 2 пари міжкоксальних, 1 пара генітальних і 1 пара анальних щетинок. Протонімфа відрізняється від личинки лише наявністю четвертої

пари ніг і збільшенням числа щетинок на члениках ніг. В генітальній області з'являється гладенька площина з 2 парами дисків. Дейтонімфа і тритонімфа характеризуються поступовим збільшенням числа генітальних щетинок та щетинок ніг (в основному тібіальних та тарзальних). У дейтонімфи над першою площиною з'являється ще одна, також з двома парами дисків. У всіх ювенільних стадій членики ніг не мають чіткого розділу. Кожна нога одягнена в суцільний кутикулярний чохол з неглибокими перетяжками у місцях з'єднання члеників. Тритонімфа має майже такі розміри як і дорослий кліш, однак вона слабше склеротизована. На 11 проподосомі і ногах вже проявляється малюнок, характерний для виду. В генітальній області та на лапках наявний майже повний набір щетинок. Але стать на цій стадії ще не можна визначити. Тритонімфа линяє в статевозрілих самця або самку. Справжні статеві присоски з'являються тільки у стадій, що розмножуються. Статевозрілі кліші підродини незалежно від роду та виду мають однаковий набір вентральних щетинок: 3 пари міжкоксальних, 10 пар генітальних та 2 пари анальних. Самці мають ще 3 додаткові внутрішні пари генітальних щетинок. На ногах кількість і розміщення щетинок варіює в залежності від виду.

При вивченні розвитку клішів роду *Riccardoella* ми зустрілися з деякими труднощами при визначенні кількості німфальних стадій. Щодо існування тритонімфи у клішів цього роду в літературі довгий час не було єдиної думки. Лише у одного з видів роду - *R. limacis* були визначені і вивчені усі стадії (в тому числі і тритонімфа) (Арутюнян, 1972; Baker, 1967; Karbagz-Wiktorowicz, 1973). Однак тритонімфу близького, хоча й віднесенного до іншого підроду (*Proticcardoella*) виду - *R. oudemansi*, спостерігати в природі не вдавалося. Лише один раз тритонімфа *R. oudemansi* була отримана при линці відсадженої дейтонімфи в експериментальних умовах (Baker, 1970). При вивченні біології кліша *R. oudemansi* нами було обстежено більше 1500 екз. клішів цього виду. Однак ні в природних, ні в лабораторних умовах тритонімфу цього виду ми не спостерігали. Лише раз нам вдалося спостерігати цю стадію в матеріалі здобутому з мантийної порожнини сітчастого слимака. Враховуючи виключну рідкість знахідок цієї стадії, ми припускаємо, що тритонімфа цього виду існує дуже короткий час і тільки в мантийній порожнині слимака, де і перетворюється в прозопон.

Розвиток клішів-лавренкарин (*Lawrencarinae*) повністю проходить в носових синусах хазяїна - земноводного. Для клішів цієї підродини характерне яйцезивонародження (Fain, 1962). У всьому іншому розвиток лавренкарин схожий з розвитком вільноживучих ерейнетид. Ювенільні постембріональні стадії їх активні, однак, на відміну від ерейнетин, у них відсутня тритонімфальна стадія. Статевозрілі самка або самець виходять відразу з дейтонімфи. У клішів цієї групи спостерігається більша редукція хетому. Крім того, на відміну від ювенільних стадій попередньої підродини, личинка та протонімфа лавренкарин мають спеціальний орган розриву - ембріональний зубчик. Як і у ерейнетин, зовнішній статевий апарат, хетом вентральної поверхні ідіосоми та ніг повністю формується тільки у статевозрілої стадії. Остання у лавренкарин має всього одну пару редукованих статевих присосок, що відповідає протонімфальній стадії акаріформних клішів. Крім того, у лавренкарин в наших зборах відзначено коливання числа анальних щетинок навіть у межах одного виду.

До останньої підродини - *Speleognathinae* - відносять тільки спеціалізованих паразитів носових порожнин теплокровних тварин (птахів і ссавців). Високий ступінь їх спеціалізації виявився в першу чергу в особливостях розвитку клішів цієї групи. У них існує лише живонародження і повністю відсутні активні німфальні стадії (Fain, 1963, 1972). У спелеогнатин личинка, як і в попередніх підродинах, активна і має повний набір щетинок дорсальної поверхні ідіосоми. Ембріональний зубчик спостерігався нами лише у личинки. Крім того, на відміну від інших підродин, де личинки різних видів майже не розрізняються, личинки спелеогнатин різних видів мають значні відмінності, найчастіше - в будові і формі кінцівок та їх кігтиків.

Подальший, після личинки, розвиток кліша (протонімфа, дейтонімфа та тритонімфа) проходить, як правило, у личинковій оболонці, в стадії каліптостаз. Колекція, що є в нашому розпорядженні, дозволила простежити їх послідовність.

Каліптостази німф мають вигляд мембранного мішечка, в якому знаходиться наступна німфальна стадія, що відрізняється від попередньої більшою кількістю щетинок на кінцівках та деяким ускладненням загальної будови. Таким чином, у спелеогнатин існує всього дві активні стадії: личинка та статевозрілі

самка і самець. У спелеогнатин гризунів та птахів розвиток німфальних каліптостаз, за нашими спостереженнями, дещо відмінний. У спелеогнатин гризунів каліптостаз залишаються в оболонці личинки і доросла особина виходить одночасно з тритонімфальної та личинкової оболонки, а у спелеогнатин птахів розірвана оболонка личинки, як правило, прикріплена до вентральної поверхні вільно плаваючої в слизу каліптостазу. В цьому останньому випадку доросла форма виходить тільки з тритонімфального мішечка.

Таким чином, у клішів родини Egeynetidae існує три типи розвитку: 1. Прямий, з відкладкою яєць (у вільноживучих ерейнетид); 2. Розвиток із скороченням числа німфальних стадій (у лавренкарин); 3. Живонародження та випадіння проміжних стадій (у паразитичних спелеогнатин).

Вивчення розвитку *R. oudemansi* (Egeynetinae) в лабораторних умовах. Клімі роду *Riccardoella* (Egeynetinae) виявилися найбільш доступними для лабораторних спостережень за паразитичними ерейнетидами.

Спільне утримання цих клішів разом з казялном - сітчастим слимаком - *Degoceras reticulatum* дозволило виявити у них ряд біологічних особливостей, що відрізняють *R. oudemansi* від близького виду *R. limacum*. До недавнього часу ці дві форми вважалися єдиним видом. Останнім часом між ними були виявлені значні морфологічні відмінності. Це й дозволило виділити *R. oudemansi* в окремий підрод *Proriccardoella*, до якого були внесені усі відомі види роду, крім *R. limacum* - єдиного представника номінативного підроду *Riccardoella* (Fain, Goethem, 1986).

В оптимальних для життєдіяльності слимаків умовах (при температурі 17-20 С та 90-100% відносної вологості (Лихарев, Шапиро, 1987)) визначався цикл розвитку клішів, кількість і тривалість кожної стадії, ступінь паразитизму, а також вплив клішів на казяла.

В дослідках виявлено дві хвили різкого зростання чисельності клішів як в лабораторії, так і в природних умовах - в жовтні, що, напевно, пов'язано із підготовкою до зимового періоду та, менша, (в лабораторії) - у лютому, коли в культурі утримувалась велика кількість молодих слимаків. Друга хвиля навіть стала причиною різкого зниження чисельності слимаків.

Спостереження за розвитком окремих особин показало, що постембріональний розвиток *R. oudemansi* від виходу з яйця до статевозрілої стадії продовжувався 9 діб.

Тритонімфальна стадія у клішів цього виду на протязі певного часу нами не реєструвалася ні в процесі багаторазових перевірок ґрунту в місці локалізації зараженої клішами популяції слимаків, ні під час огляду та розтину слимаків. Тільки у січні 1991 року в мантийній порожнині слимака осінньої генерації була знайдена тритонімфа *R. oudemansi*. Ця знахідка підтвердила наявність прямого розвитку для цього виду (раніше існування тритонімфальної стадії *R. oudemansi* ставилось під сумнів різними авторами), а звідси - і для роду в цілому. Напевно тритонімфальна стадія у *R. oudemansi* на відміну від близького виду *R. limacum* дуже коротка і проходить в мантийній порожнині слимака. Мабуть саме тому тритонімфа *R. oudemansi* до нашої знахідки спостерігалась лише один раз (Baker, 1970), у той час, як у *R. limacum* вона реєструвалася неодноразово як на самому слимакові, так і в природі (Арутюнян, 1972; Karbarz-Wiktorowicz, 1973; та інш.).

Як свідчать наші дані, розвиток *R. oudemansi* проходить за такою схемою: з личинки виходить протонімфа як в мантийній порожнині слимака, так і поза нею. Протонімфа при наявності казяїна, як правило, линяє в його легені, а якщо слимак відсутній - в будь-якому укритті. Наступна стадія - дейтонімфа - найбільш тривала і розвивається від 2-х до 7 днів, а в деяких випадках - і більше. Мабуть, дейтонімфа має обов'язково зануритись у мантийну порожнину казяїна - слимака, де і линяє в тритонімфу, а та через дуже короткий проміжок часу (13 годин за нашими даними) линяє в статевозрілу стадію.

Таким чином, незважаючи на існування у *R. oudemansi* усіх трьох німфальних стадій, короткочасну тритонімфу цього виду слід вважати стадією, що можливо, зникає.

З метою визначення здатності до виживання *R. oudemansi* при несприятливих умовах середовища вивчалась тривалість годювання цих клішів і, звідси - збереження ними життєздатності при температурних коливаннях і відсутності казяїна-годувальника. Утримання клішів разом із слимаками при оптимальній вологості і при температурі +4, +5 С, не мало помітного впливу на активність клішів, однак, розмноження

клішів у цей час не відбувалося. При утриманні клішів без слимаків при +18-20 С, статевозрілі особини залишалися живими до 14 днів (по даних літератури - 8), а ґвенільні стадії - до 5 днів (протонімфа і дейтонімфа).

Крім того, групу клішів, як ґвенільних, так і статевозрілих стадій утримували при +4 С та 100% вологості в зачиненому боксі з невеликою кількістю ґрунту. На протязі перших 15 днів було зареєстроване різке підвищення репродуктивної активності клішів та їх чисельності. Збільшилась кількість самок з яйцями та кількість личинок. Після 20 днів почала скорочуватись кількість самців. Через 32 доби в пробках були відсутні личинки та протонімфи. Через 45 днів були зафіксовані останні малорухомі екземпляри.

Отже, можна припустити, що при зниженні температури частина клішів в популяції може залишатися живою протягом тривалого часу без хазяїна.

Крім того, у самок при повному голодуванні ми неодноразово реєстрували яйцехивонародження, не характерне в цілому для клішів підроддини *Egeupet-inae*. В той же час спостереження за життєвим циклом *R. limacum* виявили звичайний для вільноживучих ерейнетид розвиток, при якому самка обов'язково відкладає яйце.

Таким чином, дані літератури і наші спостереження, вивчення особливостей біології, в тому числі і онтогенезу *R. oudemansi*, свідчать про високу екологічну валентність даного виду та факультативний характер його паразитизму.

В зв'язку з цим можна вважати, що адаптація до паразитизму у *R. limacum* та *R. oudemansi* могла розвиватися двома шляхами. Більш древній в філогенетичному відношенні *R. limacum*, який має можливість постійно укриватися всередині черепашки молюска, зберіг звичайний для вільноживучих ерейнетид тип розвитку. *R. oudemansi*, який лише періодично може укриватися в мантийній порожнині слимака, зазнає більшого впливу зовнішнього середовища. Адаптація цього виду виявляється у скороченні в окремих випадках циклу розвитку і яйцехивонародженні. Основними відмінностями між цими двома видами є відмінності біологічні. Крім того, тритонімфа *R. oudemansi* є стадією, котра еволюційно зникає.

Спільне утримання в лабораторних умовах *R. oudemansi* та його хазяїна протягом тривалого часу, вказує на можливість

лабораторного розведення цих кліщів і ставить питання про можливу регуляцію чисельності слимаків і, таким чином - захисту рослин.

Розділ ШЛЯКИ СПЕЦІАЛІЗАЦІЇ КЛІЩІВ РОДИНИ EUREYNETIDAE ДО ПАРАЗИТИЗМУ

Особливістю ерейнетид як єдиної родини є значна різноманітність їх способу життя при значній зовнішній подібності цих хеліперових. Аналізуючи одержані нами та іншими авторами дані, ми спробували з'ясувати, в чому полягає спільність адаптивної зони ерейнетид. За існуючими зараз уявленнями, паразитизм в еволюції кліщів виникав неодноразово і має різне походження (Беклемишев, 1951, 1954; Ланге, 1960; Балашов, 1981, 1982).

Грунтуючись на цих концепціях і на результатах вивчення нами та іншими дослідниками біологічних особливостей ерейнетид, ми спробували накреслити можливі шляхи спеціалізації цих акарин до паразитизму в порожнинах тіла.

Анцестральним для всієї гілки паразитичних ерейнетид ми вважаємо підрід вільноживучих кліщів *Aneurenetes* (рід *Eurenetes*), який морфологічно, за екологічними та трофічними зв'язками стоїть ближче до паразитичних ерейнетид роду *Riscardoella*. Отримані нами дані з біологічних особливостей цих кліщів дозволяють віднести представників підроду *Aneurenetes* до видів сквишного типу. В середині родини вже у вільноживучих ерейнетид, найменш спеціалізованих і найменш просунутих в еволюційному відношенні, виявляється певна вибірковість до їжі (органічні залишки, що розкладаються), певна топічна пристосованість до своєрідних екологічних ніш (гнізда та нори). Навіть спостерігаються випадки паразитизму видів роду *Eurenetes* на ракоподібних і в дихальних шляхах птахів (Fain, Nadchatram, 1962; Hunter, Roe, 1971). Простежується певна спеціалізація від скизофагії до живлення слизом, а потім і кров'ю хазяїна.

Однак причини або умови, завдяки яким кліщі перейшли до паразитування в порожнинах, до кінця не з'ясовані. Висловлювалися лише здогадки (Fain, 1979) про високу біологічну пластичність ерейнетид, завдяки якій кліщі цієї групи в короткий

час, можливо навіть протягом одного або кількох життєвих циклів (Fain, 1965; Nyland, 1979) змогли освоїти новий біотоп (носова порожнина) і перейти від вільного існування до паразитування в порожнинах. Передумовами цього були, на нашу думку, універсальний характер колюче-сисного ротового апарату та м'якість і слабкість покривів, що вимагало пошуку сковища.

В той же час освоєння різних трофічних ніш при переході до життя в порожнинах вимагало певної організації клішів. Вивчення колюче-сисного апарату ерейнетид (різних в еволюційному відношенні) - одного з основних органів спеціалізації відбило еволюційний напрям харчової спеціалізації клішів від можливої еврифагії до паразитизму, що був свого часу виявлений у акароїдних клішів (Акимов, 1985).

В зв'язку з цим у ерейнетид вивчалися особливості будови ротового апарату і всієї гнатосоми. У вільноживучих ерейнетин, знахідки яких пов'язані з місцем перебування тварин або органічними залишками їх життєдіяльності, гнатосома значно ширша і коротша, ніж у видів, що живуть в носі і підстилиці. Те ж стосується форми та розмірів тіла і кінцівок, що наближає їх до паразитичних клішів роду *Riccardoella* цієї родини. Стилети хеліцер у всіх представників підроду *Ereynetinae* великі, здатні проколювати і різати покриви харчового субстрату.

Більш спеціалізована гнатосома лавренкарин, що паразитують у земноводних. Але стилети у клішів цієї групи за розмірами не поступаються стилетам клішів-рикарделл.

Найбільш значні зміни гіпостому та хеліцер спостерігаються у ерейнетид - паразитів теплокровних, і в тому числі - у ерейнетид ссавців. У ерейнетид птахів при значних змінах гіпостому, будова і розміри хеліцер подібні до хеліцер у клішів-лавренкарин. Отримані результати відображені в таблиці та малюнках.

Аналіз порівняльно-морфологічного ряду мінливості ротових органів і всієї гнатосоми ерейнетид, починаючи від вільноживучих форм і закінчуючи паразитами ссавців, дозволив виявити адаптаційну регресію їх будови. На наш погляд, тут має місце ряд факторів. У першу чергу це пов'язане із зміною екологічних ніш та характеру харчового субстрату. При цьому у

паразитичних ерейнетид у зв'язку з постійним доступом до їжі в носовій порожнині (нохальний слиз або кров), простежуються тенденція до зменшення загальних розмірів гнатосоми від 63 мкм у вільноживучих (рід *Egeunetes*) до 38 мкм у ерейнетид гризунів (рід *Speleogodens*). Стилети хеліцер при цьому зменшуються від 31 до 5 мкм відповідно. Такі маленькі стилети, а також добре розвинені лопаті на передньому краї гіпостома, свідчать про стабільність трофічної ніші, ступеня спеціалізації до неї та про характер живлення (смоктання слизу в якому перебуває кліш). Певний примітивізм в будові ротового апарату спелеогнатин птахів вказує на відсутність крайнього ступеня спеціалізації.

Таким чином, вивчення габітуальних особливостей тіла клішів-ерейнетид та морфології їх ротового апарату показує, що при зміні екологічних і трофічних ніш та збереженні спільного плану будови і спільного характеру живлення, у клішів в процесі еволюції і тривалого існування з певною групою хазяїв змінюються окремі частини ротового апарату, пов'язані з карчою спеціалізацією.

Крім простежених нами змін будови ротового апарату, в ерейнетид при переході до паразитизму також відзначено ряд адаптивних морфологічних змін, які стосуються хітінізації покривів, форми і розмірів ніг.

В будові ерейнетального органу ерейнетид (особливого чутливого органу на тibia ноги I) простежується зростання ступеня редукції в напрямку від вільноживучих ерейнетин до паразитичних лавренкарин. Можливо, що спеціалізація до життя в закритій порожнині і тривала еволюція разом з такими древніми хазяями як земноводні, призвели до спрощеної будови цього органу.

У зв'язку з адаптацією до паразитизму, у клішів найменше простежуються такі ознаки, як статевий диморфізм (виражений у самців підродини *Egeunetinae* та *Lawrencarinae* наявністю внутрішніх статевих щетинок, а у паразитичних спелеогнатин - вторинними статевими ознаками) та хетом клішів. У паразитичних ерейнетид відмічено зменшення кількості щетинок на лапках ніг та перехід від примітивного опушення вільноживучих клішів (тип В) до опушення змішаного типу - у паразитичних. Звідси, в родині репродуктивна ізоляція досягається завдяки екологічній ізоляції клішів кожної підродини. Тому морфологічні

відмінності зовнішнього статевого апарату самок і самців не такі значні (особливо у паразитичних).

Таким чином, особливості існування та живлення клішів - ерейнетид призвели до певної організації окремих ознак клішів, яка виявилася, в основному в регресивній адаптації паразитичних ерейнетид, найбільш вираженій при ендопаразитизмі.

Крім топічної (біотопічної) пристосованості вільноживучих та паразитичних ерейнетид до певних місць існування і морфо-функціональної спеціалізації деяких органів (ротового апарата, кінцівок) цих клішів, нами були проаналізовані аутологічні, в тому числі окремі еколого-фізіологічні особливості деяких ерейнетид, а також результати спостережень їх онтогенезу та етології.

Спостереження в лабораторних умовах життєвого циклу *R. oudemansi*, що паразитує у слимаків і відноситься до більш примітивного підроду *Riccardoella*, виявили не тільки екологічні, але і біологічні відмінності від добре вивченого *R. limacum* (підрід *Riccardoella*). Було з'ясовано, що трофічні та топічні зв'язки *R. oudemansi* зі своїм хазяїном - слимаком - мають не строго постійний характер, хоча для здійснення нормального життєвого циклу та репродуктивної діяльності клішам цього виду необхідні зазначені зв'язки з хазяїном. Крім того, аналіз ознак ще одного виду цього роду - *R. (P) canadensis*, виявив у нього наявність ознак, характерних як для вільноживучих клішів роду *Ereynetes*, так і для клішів роду *Riccardoella*. Це також може служити підтвердженням спільного походження клішів родів *Ereynetes* та *Riccardoella* і об'єднання їх феном та Гетемом в одну підродину *Ereynetinae* (Fain, Goethem, 1986).

У найбільш спеціалізованих до паразитизму клішів підродини *Spreleognathinae*, спеціалізація найпомітніше виявляється в особливостях їх біології. Так, у клішів цієї підродини відсутня справжня діапauза. Про це свідчить наявність як дорослик, так і ювенільних стадій клішів у всі пори року. Пояснити це можна постійними гідротермічними умовами в порожнині носа та постійною наявністю їжі.

Слід відзначити також, що специфіка локалізації та життєдіяльності ерейнетид в носовій порожнині залежать, напевно, не тільки від фізичних умов середовища, але й від кількості та біохімічного складу їжі.

Вивчення паразитуючих у носовій порожнині кліщів, виявило характерні місця локалізації як ерейнетид, так і інших груп акарин. За даними літератури (Кашкаров, Станчинский, 1940; Гуртовой, 1966; Винников, Титова, 1977; Бронштейн, 1977) проаналізовано будову респіраторної та нюхальної частин носової порожнини (основного місцезнаходження кліщів), а також склад та розподілення слизової оболонки в місцях локалізації кліщів. З'ясувалося, що кліщі-спелогнатини, в основному, локалізуються в нюхальному відділі носової порожнини. Вивчення різними авторами біохімічного складу нюхального слизу цього відділу (який є для ерейнетид нарівні з кров'ю харчовим компонентом) у хребетних тварин виявило, по-перше, нерівномірність розподілення нюхального слизу і нерівномірність товщини цього шару (Бронштейн, 1977), який в середньому складає 20 мкм. Фізичні властивості слизу (в'язкість, еластичність та проникливість) визначаються наявністю в ньому глікопротеїнів (Гладышева и др., 1982).

Гістохімічні дослідження показали, що у всіх наземних хребетних нюхальний слиз має полісахариди, білки та ліпіди, а за концентрацією іонів Na^+ він близький до плазми крові (Бронштейн, 1965). Напевно, схожість біохімічного складу нюхального слизу та плазми крові не виключає можливості живлення ерейнетид як нюхальним сливом, так і кров'ю казіяна. Про можливість гематофагії ерейнетид птахів та молюсків може свідчити незначний вміст білків у слизу молюсків та в боуменових залозах птахів (Baker, 1970a). Крім того, в носовій порожнині птахів кількість слизу значно менше, ніж, наприклад, у ссавців. Напевно, необхідну кількість білків ерейнетиди птахів та молюсків отримують при живленні кров'ю казіяна. На наш погляд, значні розміри стилетів ерейнетид земноводних та птахів, знаходяться в прямій залежності не тільки від низького вмісту білків в нюхальному слизу цих груп тварин, але і від незначної кількості слизу в носовій порожнині (зокрема у птахів). Спелогнатини птахів, як і рікарделли молюсків, повинні періодично переходити до харчування більш поживною, ніж слиз, їжею - кров'ю. В той же час, наявність у ерейнетид ссавців добре розвинених лопатей гіпостому і дуже маленьких стилетів келіцер (до 5 мкм) може свідчити про можливість створення цими кліщами вакуумного ефекту при живленні, а також для фіксації їх у товщі слизу. Подібні лопаті є також і у

спелсогнатин птахів, але там вони значно менші.

Спеціалізація кліщів родини до паразитизму.

Особливий інтерес з точки зору спеціалізації ерейнетид до паразитизму являє онтогенез цих кліщів і насамперед співвідношення онтогенетичних стадій. Тому нами були вивчені стадії розвитку і їх зміни в процесі онтогенезу, а також визначені типи розвитку, що існують для кожної підродини ерейнетид.

Найбільш цікавою особливістю онтогенезу ерейнетид виявилось існування в межах родини одночасно різних типів розвитку: евенілізації статевозрілих стадій та випадіння проміжних стадій.

У ряді робіт останніх років, які висвітлюють стадії розвитку деяких ерейнетид (Арутюнян, 1972; Baker, 1970; Karbargz-Wiktogowicz, 1973; Fain, 1972; Fain et Goethem, 1986 та інші), німфальні стадії розрізняють як прото-, дейто- та тритонімфу. В роботі ми дотримусь тієї ж термінології.

Проте, за даними Вайнштейна (1977) по визначенню морфологічного рівня статевозрілої стадії, вивчення морфології евенільних та статевозрілих стадій кліщів підродини Egeugetinae вказує на евенілізацію статевозрілої стадії вільноживучих ерейнетид до рівня стадії дейтонімфи, оскільки вони мають всього дві пари статевих присосок. Але, незважаючи на постійність хетому дорсальної поверхні ідіосом, починаючи з личинкової стадії, інші ознаки (склеротизація, хетом ніг і генітально-анальної області та інш.) значно різняться у стадій. Крім того, статеві присоски чітко виражені лише у прозопона. У німф на місці присосок спостерігається дві пари (протонімфа) або 4 пари (дейтонімфа, тритонімфа) гладких поверхневих дисків. Таким чином, за ступенем склеротизації, хетотаксії та будови генітальної області прозопальні стадії вільноживучих кліщів ерейнетид значно відрізняються від евенільних. Тому ми вважаємо, що по комплексу ознак прозопон ерейнетин знаходиться на більш високому морфологічному рівні і відповідає стадії, більш близької до тритонімфи, ніж до дейтонімфи, хоча, як уже зазначалося, за кількістю статевих присосок прозопон цієї підродини треба прирівнювати до дейтонімфи.

Вивчення особливостей біології кліщів роду *Rissardoella*.

які також відносяться до підродини Egeynetinae, дозволяє зробити припущення про різний ступінь адаптації до паразитизму навіть у межах роду. Особливе місце, на наш погляд, серед видів як роду, так і підродини, займає *R. oudemansi*. Про досить глибоку адаптацію до паразитизму цього виду свідчать скорочення циклу розвитку за рахунок зникаючої (не обов'язково) тритонімфальної стадії та яйцехивонародження.

Повністю ця тенденція проявилася у клішів підродини Lawgencarinae, у яких третя німфальна стадія відсутня. Онтогенез клішів цієї підродини включає одну личинкову, дві німфальні і статевозрілу стадії. Євентильні стадії, як і у ерейнетин - активні. У прозопона є лише одна пара значно редукованих статевих присосок. За цією ознакою статевозріла стадія лавренкарин відповідає протонімфі. Таким чином, за названими ознаками лавренкарини більш близькі до клішів роду *Riccardoella* (Egeynetinae).

Можливо, потрапивши до носової порожнини роп:к разом з проковтнутими молюсками, кліші-ріккардели змогли пристосуватися до нових умов. Ті ознаки ріккардел (напр. у *R. oudemansi*), які або виявляються в екстремальних умовах (яйцехивонародження), або є зникаючими (скорочення стадії тритонімфи до кількох годин), могли стати основою трансформації циклу розвитку, що відповідає паразитуванню лавренкарин в порожнинах тіла хазяїна.

Отже, редукція онтогенезу лавренкарин могла проходити відразу двома шляхами: прогресуючою євентильзацією (розмноження на стадії протонімфи) та зменшення кількості стадій.

Як показує аналіз онтогенезу, ця тенденція знаходить логічне завершення у спелеогнатин (*Speleognathinae*), у яких поруч з ще більш прогресуючою євентильзацією відбувається випадіння активних проміжних стадій. Цикл розвитку цих клішів включає всього дві активні стадії - личинку і прозопон (самка і самець). У цикл розвитку входять також три німфальні стадії, однак всі вони не активні і у вигляді каліпостаз вільно плавають в ньокальному слизу, що їх оточує. Подібний розвиток зареєстрований лише у клішів когорт *Pterigosomata* і *Parasitengona*.

Однак у клішів названих таксонів (напр. водяні кліші, червонотільці), одна з німфальних стадій (звичайно, дейтонімфа) обов'язково активна.

У клішів-спелеогнатин зміна стадій в каліптостазі проходить при поступовому формуванні морфологічно більш складної стадії в оболонці попередньої. Прозопальні стадії в цій під родині зовсім не мають статевих присосок. По цій ознаці самець і самка залишаються на стадії личинки.

Існуючі в родині кілька типів редукції онтогенезу згідно із запропонованою термінологією Вайнштейна (1977), відображені в таблиці.

Таблиця

Типи редукції онтогенезу клішів-ереїнетид

Типи онтогенезу	:Личинка : (L) :	Протонімфа (PN)	:Дейто-німфа : (DN) :	Прозопон
Вихідний	L	PN	DN	DN ♂♂
Рікарделлідний	L	PN1, PN2	-	PN ♂♂
Спелеогнатидний	L	(PN1) (PN2) (PN3)	-	PN ♂♂

У дужках () - стадії каліптостаз.

Однак, по цілому ряду ознак прозопальна стадія клішів під родини Speleognathinae відрізняється як від личинкової, так і від німфальних стадій. Незважаючи на значну ювенілізацію, морфологічно самка і самець спелеогнатин мають цілий комплекс ознак, які ставлять їх на більш високий онтогенетичний рівень, ніж справжня личинкова стадія. Існування при цьому чітко виражених статевих ознак, значної склеротизації дозволяє припустити, що незважаючи на редукцію статевих присосок, дорослі кліші досягли рівня не нижче, ніж дейтонімфа.

Виходячи із викладеного та аналізуючи морфологічні та біологічні особливості цієї групи клішів, можна припустити, що адаптація їх до паразитизму та ендопаразитизму зокрема найбільше виявилася на онтогенетичному рівні. В умовах достатнього забезпечення їжею, впродовж тривалого розвитку паралельно зі своїми хазяями - хребетними та безхребетними, у ереїнетид виявився спільний з іншими паразитичними тромбідіформними клішами (Вайнштейн, 1978; Тузовский, 1987;

Fain, 1965; та інші) план еволюційного розвитку за типом адаптаційної регресії: прискорений розвиток та зсув статевої зрілості до все молодших стадій. При цьому, в межах однієї родини виникли й змогли паралельно існувати кілька напрямів редукції онтогенезу при спеціалізації цих кліщів до паразитизму. Один з напрямків - прогресуюча ювенілізація статево-зрілих стадій від дейтоніми вільноживучих ерейнетид до протоніми лавренкарин і навіть личинки - у спелеогнатин. Простежується також поступове скорочення кінцевих стадій розвитку: від стадії тритоніми у *R. oudemansi*, що зникає, до лавренкарин, у яких ця стадія відсутня зовсім, а також випадіння активних німфальних стадій у спелеогнатин, які проходять у вигляді каліптостаз.

Спосіб живлення і склад їжі ерейнетид, що паразитують у теплокровних буди, напевно, такі, що личинка могла накопичити необхідну для подальшого розвитку кількість поживної речовини, в результаті чого у них зовсім відпала необхідність в активних німфальних стадіях.

Одержані дані дозволяють припустити, що на ранніх етапах розвитку деякі види примітивних ерейнетоподібних предків перейшли до паразитування на легеневиц молюсках, а через них - до облигатного паразитування в носовій порожнині земноводних. Інша частина вільноживучих ерейнетид, які були співчленами гніздово-норового комплексу, при випадковому проникненні до носових порожнин птахів або ссавців, еволюціонували в подальшому у внутрішньопорожнинні облигатні паразитичні форми.

Існуючі фізичні (температура, вологість) та біологічні (кількість і склад нюхального слизу - основного місця локалізації та поживного субстрату ерейнетид) фактори могли вплинути на формування ротового апарату кліщів. Нерівноцінність біохімічного складу нюхального слизу ссавців і птахів, а також незначна її кількість в носовій порожнині птахів, можливо, стали причиною виникнення гематофагії у ерейнетид птахів, що, в свою чергу, вплинуло на морфометричні особливості їх ротового апарату.

Вивчення та аналіз морфологічних та біологічних особливостей кліщів-ерейнетид показує, що спеціалізація їх до ендopазаритизму, незважаючи на те, що вона зачіпає різні системи органів, найбільш глибоко проявилася в спеціалізації онтогенезу. При цьому морфологічні зміни ротового апарату характе-

ризуєть перш за все відмінність у межах колюче-сисного типу ротових органів (виконують таким чином преадаптивну роль) і не є визначальними для становлення паразитизму у ерейнетид.

В той же час порівняння особливостей онтогенезу вільноживучих та паразитичних ерейнетид дозволяє виявити чіткія перехід до паразитизму й показує, що освоєння специфічної екологічної ніші (носова порошина) в більшій мірі відбилось на розвитку цих клішів.

В И С Н О В К И

1. На території України і окремих регіонів колишнього СРСР зареєстровано 26 видів клішів родини Egeunetidae Oudemans, 1931, серед яких вільноживучі форми підродини Egeunetinae представлені 10 видами, а паразитичні з підродин Egeunetinae, Lawrencarinae та Speleognathinae - 16 видами. Вперше на дослідженій території зареєстровано 21 вид, а 3 види двох родів: E(E) tshernogoriensis, E(E) punctatus та L. eweri dahuricus описані як нові для науки. Для зареєстрованих видів паразитичних клішів відмічено 24 нових хазяїна: 3 види молюсків, 2 види земноводних, 13 видів птахів, 6 видів гризунів та 2 види рукокрилих. Крім того, для двох видів клішів-спелеогнатин північно-африканських птахів, відмічено 7 нових хазяїв.

2. Аналіз видового складу зональної і топичної пристосованості вільноживучих ерейнетид показав збільшення видової різноманітності їх в південних, південно-західних регіонах України та південно-східних колишнього СРСР.

3. Встановлено, що гостальна специфічність ерейнетид родів Paraspheleognathopsis, Speleorodens та Neospheleognathopsis виявляється на рівні родини у ссавців; у родів клішів, що паразитують у птахів - на рівні рядів. При цьому найбільша екстенсивність зараження клішами-ерейнетидами виявилася у птахів рядів Anseriformes і Passeriformes, а серед останніх - у зерноядних, що живляться або гніздяться на землі.

4. Аналіз топичної специфічності назальних паразитичних ерейнетид показав, що найбільш характерним місцем локалізації цих клішів служать нухальні раковини і значно рідше - інші області дихальних шляхів.

5. Встановлено, що на основі єдиного функціонально-морфологічного типу ротового апарату (колюче-ріжуче-сисного) спеціалізація органів добування їжі у паразитичних ерейнтид найбільш помітно відбилася на їх будові у клішів з родів *Paraspeleognathopsis*, *Speleogodens* і *Neospeleognathopsis* (*Speleognathinae*). При цьому спільною ознакою у клішів родини при переході до паразитизму і отримання у зв'язку з цим необмеженого доступу до їжі (некальній слиз, кров), служить тенденція до зменшення розмірів гнатосоми.

6. Гематофагія ерейнтид, що паразитують у птахів, пов'язана із збереженням менш спеціалізованого ротового апарату, який забезпечує проколювання покривних тканин носових порожнин і схожий з ротовим апаратом вільноживучих ерейнтид.

7. З'ясовано, що в життєвому циклі паразита слимаків *R. (P) oudemani* тритоніфа є самою короткочасною стадією, що еволюційно зникає.

8. Встановлено, що в межах однієї родини *Egeynetidae* паралельно існують кілька напрямків редукції онтогенезу: а) прогресуюча квенілізація (ісуб прозопальної фази з рівня дейтоніфи у клішів підрод. *Egeynetinae* на рівень личинковий у клішів підрод. *Speleognathinae*); б) зменшення кількості стадій (підрод. *Lawrencarinae*); в) випадання проміжних активних стадій (підрод. *Speleognathinae*).

9. Освоєння клішми-ерейнтидами характерних для них і дуже різноманітних адаптивних зон пов'язане не стільки з морфо-функціональною спеціалізацією різних органів і систем цих тварин, скільки із змінами їх онтогенезу.

По темі дисертації опубліковані роботи:

1. Заблудовская С. А. К методике сбора и обработки клешей - обитателей носовых полостей млекопитающих: V Всес. сов. по пробл. теоретич. и прикл. акарологии. - Фрунзе, 1965. - С. 128-129.

2. Заблудовская С. А. Находка клеша *Paraspeleognathopsis bakeri* Fain, 1955 в фауне Советского Союза // Вести. зоол. - 1966, № 3. - С. 45.

3. Заблудовская С. А. Клещи-ерейнтиды - паразиты носовых полостей мышевидных грызунов Украины: X Всес. конф. УРНОП

(Одесса). - К.: Наук. думка, 1986а. - С. 210.

4. Заблудовская С. А. Клеши-гастрониссиды (Gastronyssidae Sarcosptiformes) мелких млекопитающих заповедника "Аскания-Нова": III съезда ВЭО (Канев). - К.: Наук. думка, 1987. - С. 64-65.

5. Заблудовская С. А. Новый вид *Yunkeracarus* (Acariiformes, Sarcosptiformes, Gastronyssidae) с Украины // Вестн. зоол. - 1989. N 2. - С. 64-67.

6. Заблудовская С. А. Паразитические клещи дыхательных путей мышевидных грызунов заповедника "Аскания-Нова" // Новости фаунистики и систематики. - К.: Наук. думка, 1990. - С. 157-158.

7. Заблудовская С. А. Клеши рода *Yunkeracarus* (Acariiformes: Gastronyssidae) паразиты носовых полостей грызунов // Вестн. зоол. - 1990а, N 4. - С. 32-35.

8. Заблудовская С. А. Паразитические клещи дыхательных путей мышевидных грызунов Украины: VI Всес. сов. по пробл. теоретич. и прикл. акарологии. - Ашхабад, 1990б. - С. 56.

9. Заблудовская С. А. К изучению клещей семейства *Ereynetidae* Oudemans, 1931 (Tydeidae) фауны СССР: Материалы X съезда ВЭО, 1989 г. - Л., 1990в. - С. 97-98.

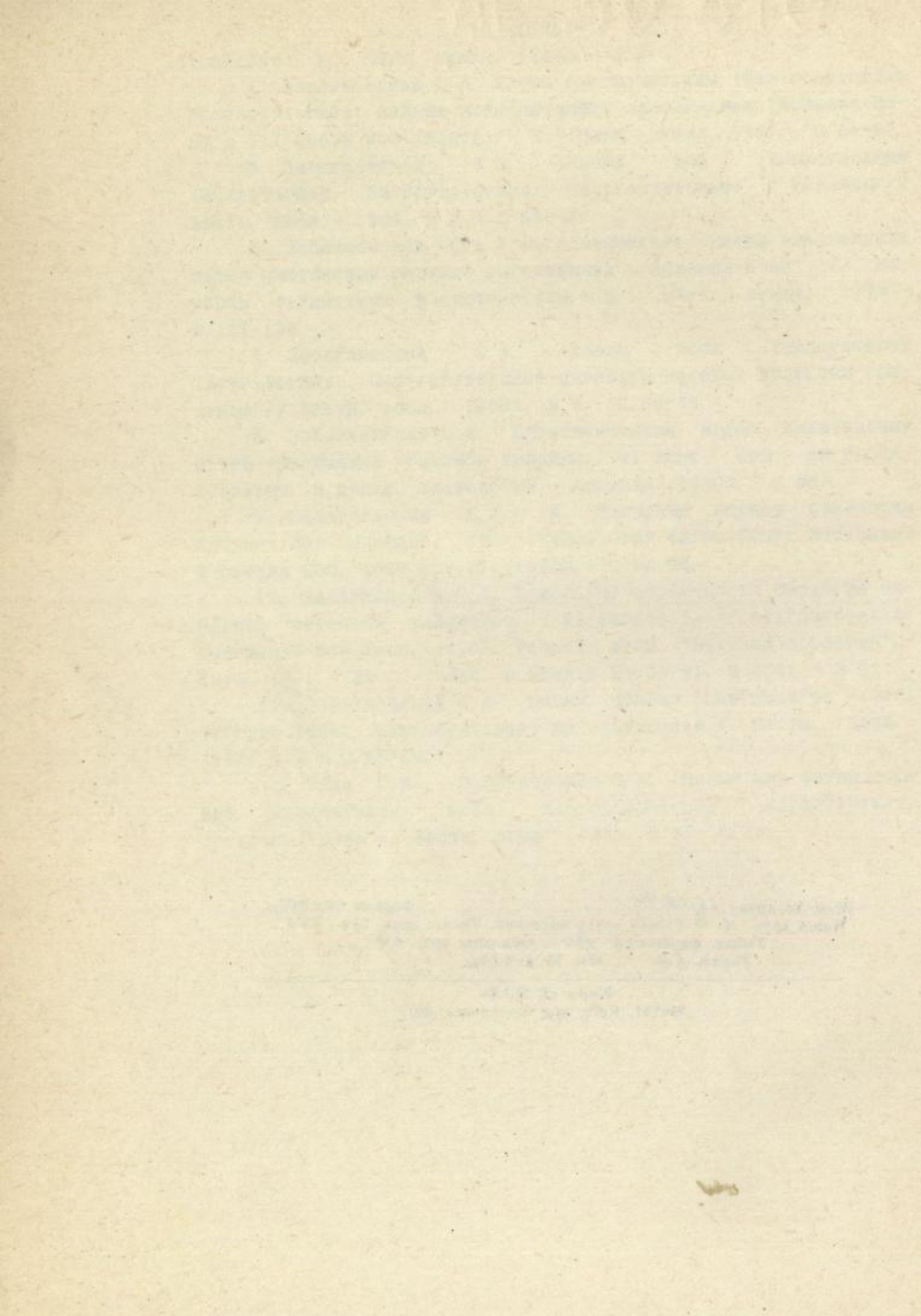
10. Заблудовская С. А. Некоторые особенности биологии паразита легочных моллюсков - *Riccardoella* (*ProRiccardoella*) *oudemansi* Sig Thor, 1932. Редкол. журн. "Вестник зоологии". - Киев, 1991. - 25 с. - Деп. в ВИНТИ 24.05.91, N 2341 - 3 91.

11. Заблудовская С. А. Новый подвид *Lawrencarus eweri* (Ereynetidae, Lawrencarinae) из Забайкалья // Вестн. зоол. - 1992. N 3. - С. 66-69.

12. Гуша Г. И., Заблудовская С. А. Новый для фауны СССР вид краснотелок рода *Microtrombicula* (Acariiformes, Trombiculidae) // Вестн. зоол. - 1985. N 3. - С. 76.

Підл. до друку 25.08.94 . Формат 60×84^{1/16}.
Папір друк. № 3. Спосіб друку офсетний. Умовн. друк. арк. 1,63 .
Умовн. фарбо-відб. 150 . Обл.-вид. арк. 40 .
Тираж 50 . Зам. № 4.4156

Фірма «ВІПОЛ»
252151, Київ, вул. Волинська, 60.



AB 30.570

AB 30.570