

## ГЛАВА V. ПАРАЗИТО-ХОЗЯИННЫЕ ОТНОШЕНИЯ КЛЕЩЕЙ ПАРВОТРЯДА PSOROPTIDIA (ACARIFORMES: ASTIGMATA) С ПТИЦАМИ

С.В. Миронов

*Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034, Санкт-Петербург, Россия;  
e-mail: sergei.mironov@zin.ru*

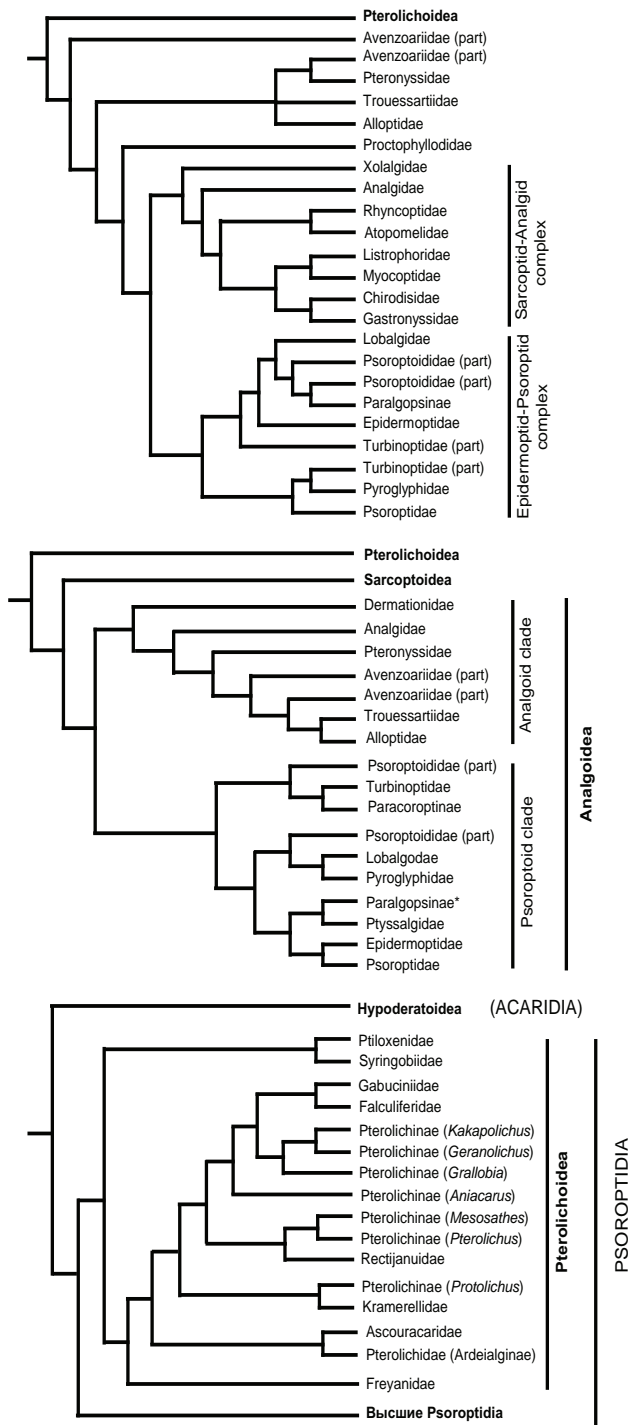
### ВВЕДЕНИЕ

Астигматических акариформных клещей (Astigmata), постоянно обитающих на птицах, традиционно, начиная со второй половины XIX века, именуют «перьевыми клещами» (*Sarcoptides plumicoles*) (Robin and Mégnin 1877; Trouessart and Mégnin 1884). Эти клещи принадлежат к парвотряду Psoroptidia и составляют наиболее многочисленную группу паразитических астигмат, связанных с птицами. В настоящее время в составе этой группы насчитывают около 2500 видов, относящихся к 36–38 семействам двух или трех надсемейств (Gaud and Atyeo 1978, 1982d, 1996; Norton et al. 1993; Mironov 2003; Proctor 2003; OConnor 2009; Миронов и Бочков 2009). Хотя подавляющее большинство этих представителей Psoroptidia действительно постоянно обитает в различных микростациях оперения птиц, эпитет «перьевые» не совсем полно отражает их экологические особенности. Несмотря на такое обиходное название, к этим клещам обычно относят и псороптидий, обитающих и на кожных покровах птиц, и в носовой полости. В данной главе клещи-псороптидии, постоянно паразитирующие на птицах, для удобства и в силу традиций будут именоваться перьевыми клещами.

Согласно наиболее широко распространенной концепции перьевые клещи рассматриваются в качестве двух надсемейств – Analgoidea и Pterolichoidea (Norton et al. 1993; Mironov 2003; OConnor 2009). При этом надсем. Pterolichoidea относят к «низшим» псороптидиям, а Analgoidea и Sarcoptoidea, объединяющие астигмат, постоянно паразитирующих на млекопитающих, – к «высшим». Следует отметить, что в недавних филогенетических гипотезах Psoroptidia, основанных на морфологических (Bochkov and Mironov 2011) и молекулярных данных (Dabert et al. 2010; Klimov and OConnor 2008, 2013), два семейства псоропти-

дий, связанных с млекопитающими, Psoroptidae и Lobalgidae, вошли в состав одного из крупных кластеров (эпидермоптоидно-псороптидный комплекс) в пределах надсем. Analgoidea в традиционном его понимании (Рис. 1А, Б). При этом остальные анальгоидеи согласно этим концепциям либо представляют собой парафилетический кластер (Klimov and OConnor 2008, 2013) или сестринский эпидермоптоидно-псороптидному комплексу монофилетический кластер (Bochkov and Mironov 2011). В связи с этим Бочковым и Мироновым (Bochkov and Mironov 2011) было предложено рассматривать эпидермоптоидно-псороптидный комплекс как отдельное надсем. Psoroptoidea, сестринское надсем. Analgoidea. В настоящей главе, рассматривая коэволюционные отношения Psoroptidia с птицами, мы в целом следуем данной системе, однако воздерживаемся от выделения «смешанного» кластера в самостоятельное надсемейство, учитывая крайнюю близость его представителей к остальным анальгоидеям.

Псороптидии, постоянно паразитирующие на птицах, представляют собой весьма интересную для общей паразитологии группу клещей. В первую очередь на примере перьевых клещей (группы чрезвычайно многообразной и распространенной практически по всем отрядам птиц) можно изучать вопросы происхождения паразитизма, эволюции паразито-хозяйинных связей и развития морфологических и экологических адаптаций. Вследствие постоянного паразитизма и высокой специфичности к хозяевам эти клещи считаются одной из наиболее удобных групп для изучения вопросов коэволюции. Так, в ряде исследований было показано, что многие из семейств перьевых клещей, чья филогения удовлетворительно разработана, в той или иной степени демонстрируют отчетливую картину филогенетического параллелизма с хозяевами (Gaud and Atyeo 1980, 1982; Mironov 2005a, 2007; Dabert 2005).



**Рис. 1.** Филогенетические гипотезы Psoroptidia. А – филогения парвотряда Psoroptidia на основе молекулярных данных (Klimov and OConnor 2008), Б – филогения парвотряда Psoroptidia на основе данных внешней морфологии (Bochkov and Mironov 2011), В – филогения надсем. Pterolichoidea на основе молекулярных данных (Klimov and OConnor 2008).

Перьевые клещи имеют существенное медико-ветеринарное значение, поскольку среди них немало паразитов домашних птиц, которые (особенно в условиях плохого содержания) вызывают различные заболевания (Pittaway 1991; Mullen and Durden 2002). Из них наиболее опасным является кнемидокоптоз (Fain and Elsen 1967). Клещи сем. Pteroglyphidae представляют собой один из основных источников аллергенов домашней пыли в жилище человека (Fain 1988).

В различных академических исследованиях перьевых клещей, обитающих на собственно оперении, нередко именуют термином «комменсалы» (Proctor 2003; OConnor 2009), поскольку они не наносят хозяевам видимого исследователю вреда. Большинство обитателей оперения действительно в норме питается его жировой смазкой, производимой уропиגיальной железой птиц (Дубинин 1951; Perez 1992), тем не менее, неоднократно показано, что даже клещи, обитающие в оперении, являются серьезным потенциальным источником опасности для хозяев. Так, как при неблагоприятных условиях для последних они могут резко увеличивать свою численность, расселяться в не естественные для них микро-станции (например, на кожу и даже в легкие), что приводит к гибели птиц (Gaud 1974b; Mumcuogly and Müller 1974; Gaud et al. 1988). То же может происходить и при освоении новых видов хозяев. Наиболее ярким примером может служить клещ *Allopsoroptoides galli*, естественным хозяином которого является кукушка-гуира *Guira guira*, на которой он обитает в пуховом оперении и достаточно безвреден. Однако этот вид расселился на куриных, разводимых в промышленных масштабах в Южной Америке, у которых паразитирует на коже, вызывая тяжелейшие формы дерматита, нередко приводящего к гибели птиц (Vuim et al. 2013; Hernandez et al. 2013).

## 1. ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИИ КЛЕЩЕЙ ПАРВОТРЯДА PSOROPTIDIA – ПОСТОЯННЫХ ПАРАЗИТОВ ПТИЦ

В данном разделе рассмотрены основные морфологические характеристики взрослых Psoroptidia, необходимые для понимания терминов, используемых при описании морфоэкотипов и морфологических адаптаций, а также некоторые особенности их жизненного цикла. Более подробные данные по морфологии этих клещей содержатся в специальных руководствах по акарологии (Evans 1992; Krantz and Walter 2009).

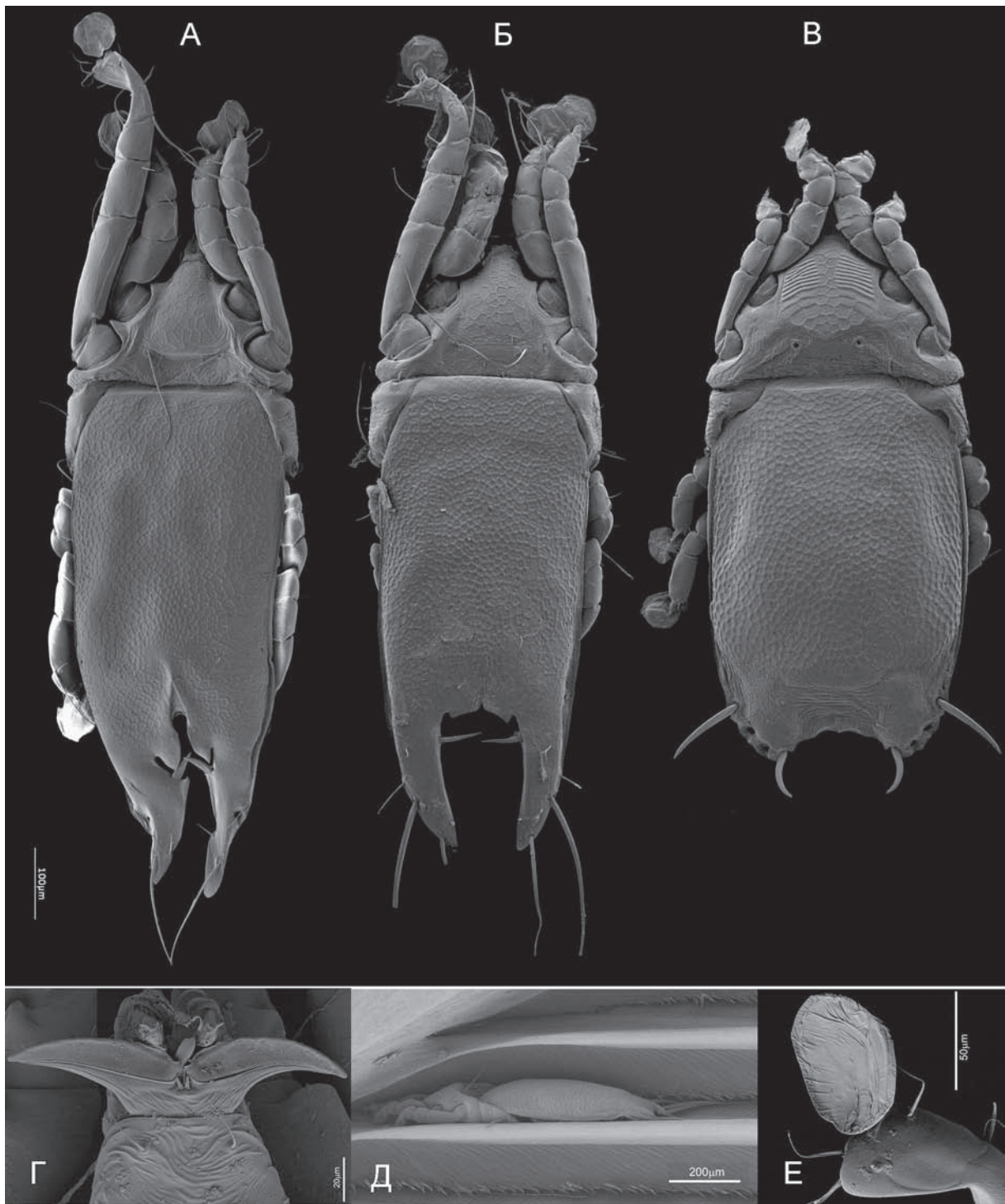
Клещи парвотряда Psoroptidia в целом имеют типичное строение для клещей-астигмат Astigmata (см. Гл. IV, Рис. 2, 4). Гнатосома всех перьевых клещей, независимо от потребляемого пищевого субстрата, сохраняет хелицеры грызущего типа. Особенностью строения хелицер у клещей этого парвотряда является наличие у большинства его представителей вентрального апофиза шиповидной или ложковидной формы в основании подвижного пальца хелицер. Кроме этого, в отличие от свободноживущих Acaridia, у псороптидий очень сильно развиты псевдорулетлярные выросты субкапитулума, которые имеют обычно вид треугольных мембран, выступающих в стороны из-под пальп (Рис. 2Г). Латерококсальный орган у большинства псороптидий отсутствует, а у тех семейств, где он сохраняется, имеет вид простой щетинки. Хетом идиосомы у псороптидий заметно сокращен по сравнению со свободноживущими Acaridia и может включать максимально 21 пару (Gaud and Atyeo 1996). Некоторые щетинки идиосомы представлены макрохетами, которые сопоставимы по длине (по меньшей мере) с шириной тела и позволяют клещу контролировать довольно широкую зону пространства вокруг него.

У всех перьевых хорошо выражен половой диморфизм, и наиболее сильно он проявляется в строении опистосомы и задних пар ног (Рис. 2А–В; 3А). У самки опистосома почти всегда закругленная, реже имеется пара опистосомальных лопастей, которые в свою очередь могут быть снабжены щупальцевидными придатками (Proctohyllodidae, Thysanocercidae, некоторые Trouessartiidae) (Рис. 4Б, 6Б). Яйцевыводное отверстие самок, расположенное вентрально, и в связи с очень крупным размером откладываемых яиц, достигающих почти половины длины тела,

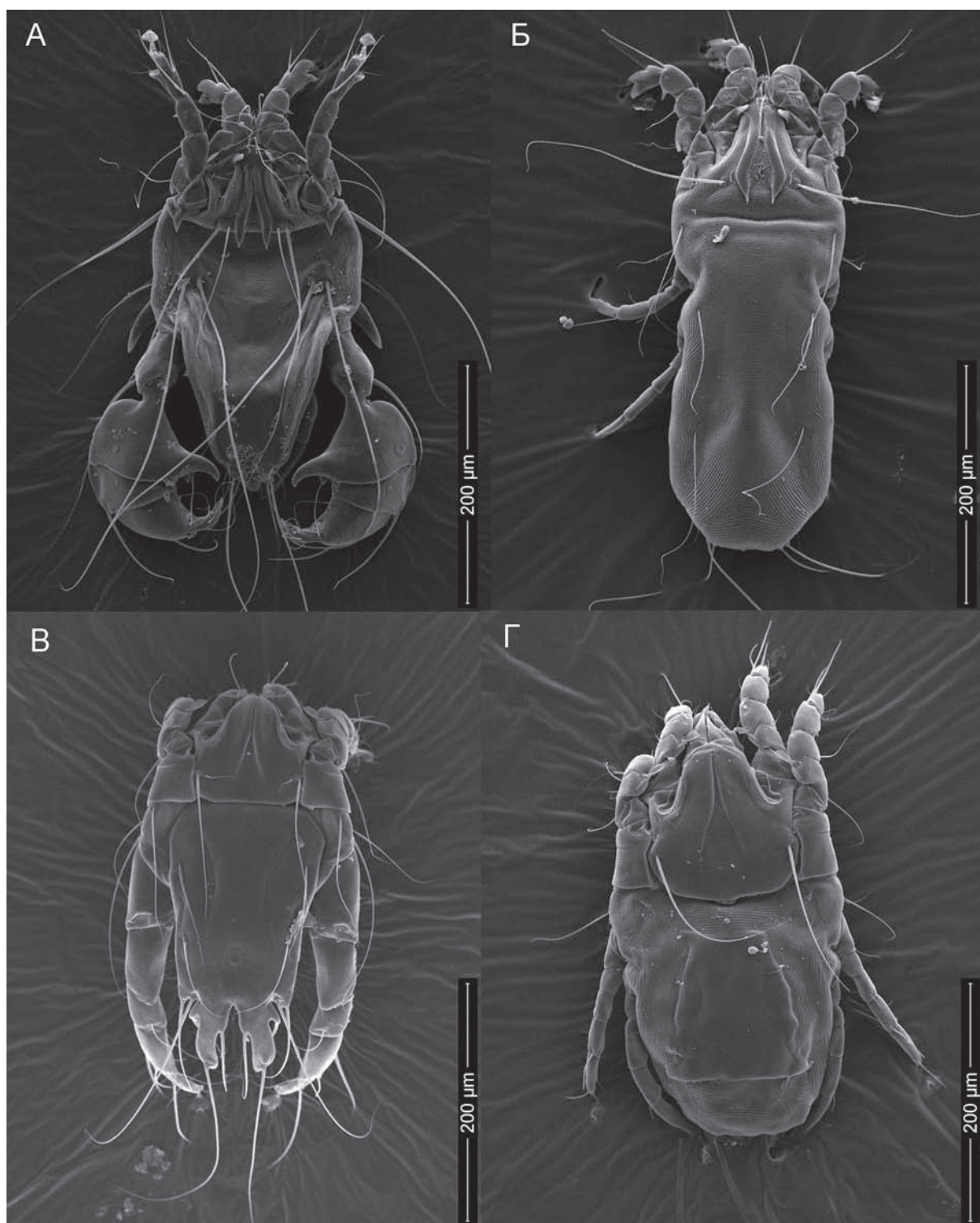
расположено в передней части гистеросомы, а иногда даже смещено вперед на проподосому. У самцов обычно имеется пара плоских опистосомальных лопастей, площадь которых нередко дополнительно увеличена еще и за счет мембран на их краях или листовидных щетинок (Рис. 2А, 6А). Образование опистосомальных лопастей значительно увеличивает площадь соприкосновения заднего конца тела самца с самкой во время копуляции, а также при «прекопуляционной охране» (precopulatory guarding) женских нимф и личинок (см. Гл. IV, раздел 4.3.3.).

Хетом ног Psoroptidia также существенно сокращен по сравнению с Acaridia. Наиболее четким отличием хетома псороптидий от свободноживущих астигмат является отсутствие на всех лапках апиковентральных щетинок *u* и *v*. Почти все низшие псороптидии (Pterolichoidea) еще сохраняют вторую пару апиковентральных щетинок *p* и *q*, тогда как высшие их полностью утрачивают. Половой диморфизм самцов и самок перьевых клещей, как правило, заключается в модификации ног III и IV. Если у самки ноги этих пар устроены примерно одинаково и различаются главным образом набором хетома, то у самца одна или обе пары ног могут быть сильно модифицированы по сравнению с таковыми самки – обычно гипертрофированы (Рис. 3А, 6А). Гипертрофированные задние ноги самца тоже служат для копуляции или «прекопуляционной охраны». Иногда, наоборот, IV пара ног самца оказывается сильно уменьшенной, и их роль в процессе копуляции, видимо, – не столько удержание и защита партнера, сколько контроль процесса. Весьма своеобразный тип полового диморфизма, наиболее часто наблюдаемый у представителей сем. Falculiferidae и называемый «*falculifer*», мозаично распространен у перьевых клещей обоих надсемейств. Он выражается в очень сильной гипертрофии хелицер самцов, проподосомы и двух передних пар ног; при этом хелицеры могут составлять половину длины тела (Рис. 7А) (Atyeo and Gaud 1978; Gaud and Barre 1992b).

Жизненный цикл всех псороптидий включает яйцо, личинку (имеющую только три пары ног), дейтонимфу, тритонимфу и взрослых клещей. Весь жизненный цикл проходит на хозяине, и заселение новых особей осуществляется преимущественно при прямом контакте птиц: при выкармливании птенцов, при поведении ухаживания и при спаривании. Исключение составляют



**Рис. 2.** *Michaelia brasiliensis* (Freyanidae). А – гетероморфный самец, Б – гомеоморфный самец, В – самка, Г – гнатосома самца вентрально, Д – самка на пере, Е – претарзус лапки I вентрально. По: Hernandes et al. (2016), с изменениями.



**Рис. 3.** Перьевые клещи надсем. Analgoidea. А – *Analges passerines* (Analgidae) самец дорсально, Б – то же, самка дорсально, В – *Mesalgoides megnini* (Psoroptoididae), самец дорсально, Г – то же, самка дорсально.



**Рис. 4.** Перьевые клещи надсем. Analgoidea. А – *Proctophylloides glandarinus* (Proctophyllodidae), Б – то же, самка дорсально, В – *Pteronyssoides striatus* (Pteronyssidae), самец дорсально, Г – то же, самка дорсально.



**Рис. 5.** Перьевые клещи надсем. Analgoidea. А – *Trouessartia rubecula* (Trouessartiidae), самка дорсально, Б – то же, гнатосома дорсально, В – *Zachvatkinia sternaе* (Avenzoariidae), самец дорсально, Г – *Leptosphyra centropoda* (Xolalagidae), самец дорсально. Обозначения: *ch* – хелицера, *vi* – теменная щетинка, *dTa*, *dTi*, *l'* – щетинки пальп, *elcp* – дорсальная щетинка субкапитулома.



**Рис. 6.** *Gabucinia delibata* (Pterolichidae). А – самец дорсально, Б – самка дорсально, В – амбулакральный диск лапки I вентрально, Г – аданальная присоска самца.



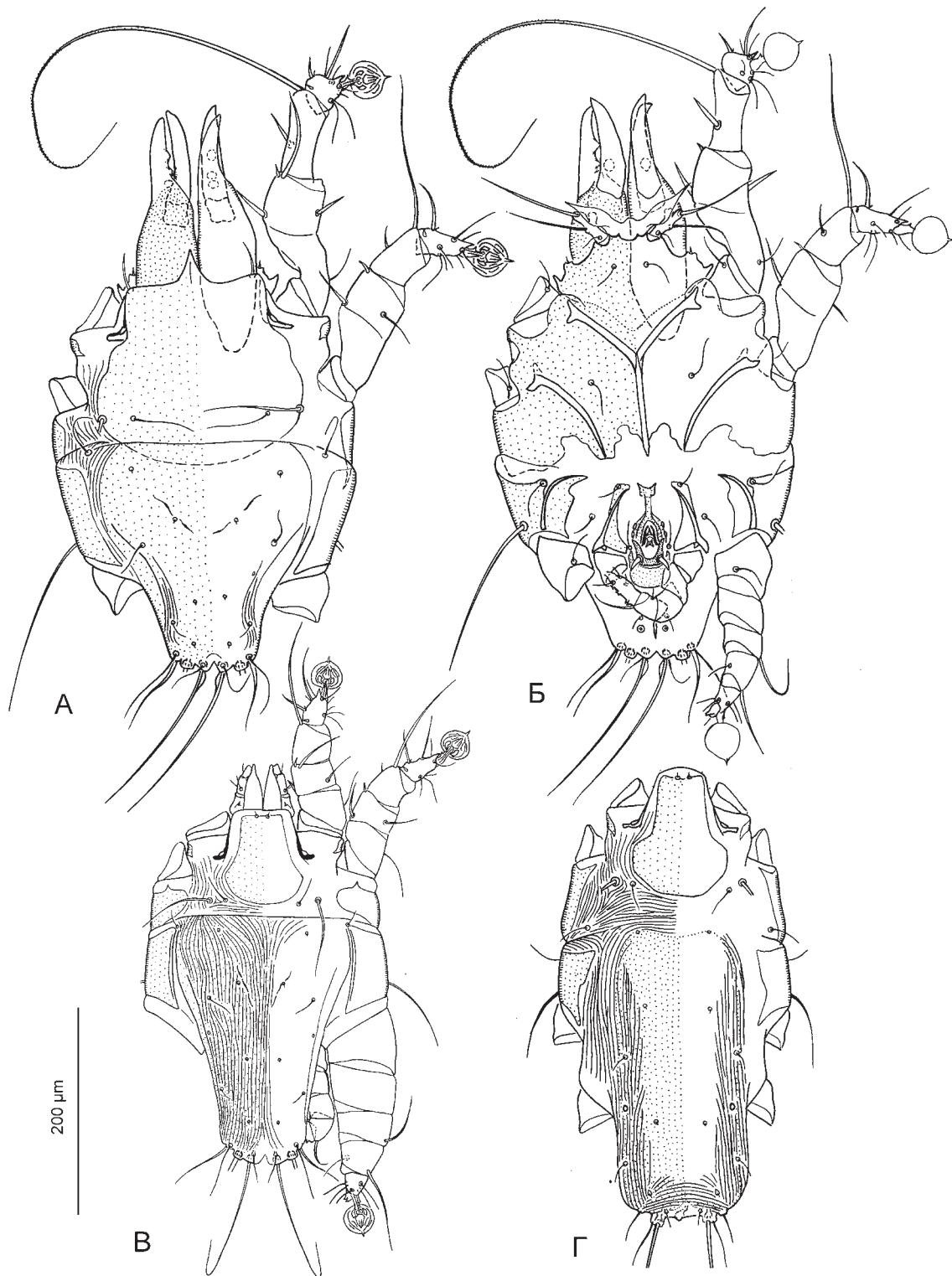


Рис. 7. *Bdellorhynchus australis* (Avenzoariidae) А– гетероморфный самец, дорсально, Б – гетероморфный самец, вентрально, Б – гомеоморфный самец дорсально, В – самка дорсально.

некоторые представители сем. Epidermoptidae, самки которых расселяются, форезируя на паразитических орнитофильных насекомых, мухах сем. Hippoboscidae (Diptera) и пухоедах сем. Menoponidae (Phthiraptera). При этом представители подсем. Myialginae также питаются на этих насекомых и осуществляют яйцекладку (Cooreman 1944; Furman and Tarshis 1953; Fain 1965; Whiteman et al. 2006).

## 2. МОРФОЭКОТИПЫ АКАРИФОРМНЫХ КЛЕЩЕЙ ПТИЦ

Основные паразитологические термины и понятия, применяемые при обсуждении паразитозных отношений акариформных клещей, постоянно паразитирующих на позвоночных, подробно изложены в предыдущей главе настоящей монографии (см. Гл. IV, раздел 3), поэтому рассмотрение псороптидий, постоянно паразитирующих на птицах, мы сразу начинаем с анализа морфоэкотипов этих клещей.

Первые попытки выделить «экологические» группы клещей, обитающих на определенных типах микростадий хозяина, были предприняты Дубининым (1951) именно на примере перьевых клещей, рассматривавшихся в то время в качестве единого надсем. Analgesoidea (Astigmata: Psoroptidia). В дальнейшем для выделения морфоэкотипов перьевых клещей, т.е. их жизненных форм, характеризующихся специфическим набором морфологических адаптаций к обитанию в определенной микростанции на теле птиц, был предложен четкий комплекс критериев (Миронов 1987). Морфоэкотипы выделяли на основании таких характеристик, как общая форма тела, степень его склеротизации, структуры ног, используемые для фиксации и передвижения, а также набор и расположение макрохет идиосомы. Первоначально были выделены пять морфоэкотипов для клещей, обитающих только в оперении и на коже; позже был добавлен еще один для клещей, внедряющихся в кожу (Mironov 1999). Выделение морфоэкотипов позволило впоследствии выявить генеральные направления в преобразованиях их внешних морфологических структур, а также выяснить возможные причины, вызывающие эти преобразования (Миронов 1987; Mironov 1999; Dabert and Mironov 1999).

В настоящей работе рассмотрены все морфоэкотипы, наблюдаемые у клещей парвотряда Psoroptidia, связанных с птицами, включая ряд выделенных здесь впервые (Табл. 1). Названия морфоэкотипам даны, исходя из микростадий, в которых клещи обитают; для выделенных ранее морфоэкотипов в скобках даны исходные названия (Миронов 1987).

### 2.1 Характеристика морфоэкотипов

**Накожные клещи (эпидермоптоидный морфоэкотип).** К этому морфоэкотипу относятся клещи только двух семейств, – Dermationidae и Epidermoptidae (Analgoidea). Эти клещи питаются слущивающимся ороговевшим эпидермисом, а также (при более глубоком проникновении в кожу) лимфой и межклеточной жидкостью. В пределах данного морфоэкотипа можно выделить два подтипа по способам крепления на поверхности кожи. Клещи сем. Dermationidae относительно быстро и свободно передвигаются по поверхности кожи и для более надежного удержания на ней используют шиповидные выросты на вентральной стороне члеников ног, которые чаще всего развиты на бедрах и лапках двух задних пар (Рис. 8А–Г). Амбулакральные диски, хотя и небольшие, используются при передвижении для крепления к коже. Клещи сем. Epidermoptidae довольно коротконогие, передвигаются медленно и могут частично внедряться в кожу, надолго закориваясь в ней (Рис. 8Д–Ж). Для проникновения и закрепления в коже эти клещи используют крючковидные выросты лапок двух передних пар ног. Вентральные прикрепительные структуры на ногах у представителей семейства развиты значительно реже. Амбулакральная аппарат имеет длинный стебель и очень мелкий диск. На передних парах ног амбулакральная аппарат может подворачиваться под лапку, что, видимо, предохраняет его от повреждения при внедрении в кожу.

**Клещи пухового оперения (анальгоидный морфоэкотип).** Данный морфоэкотип демонстрируют три семейства, – Analgidae, Psoroptoididae и Xolalgidae; кроме этого к нему относятся клещи подсем. Onychalginae (Pyroglyphidae). Клещи обитают в рыхлом слое из нитевидных не сцепленных между собой боронок собственно пуховых перьев и пуховой базальной части контурных перьев, где они питаются тончайшим слоем

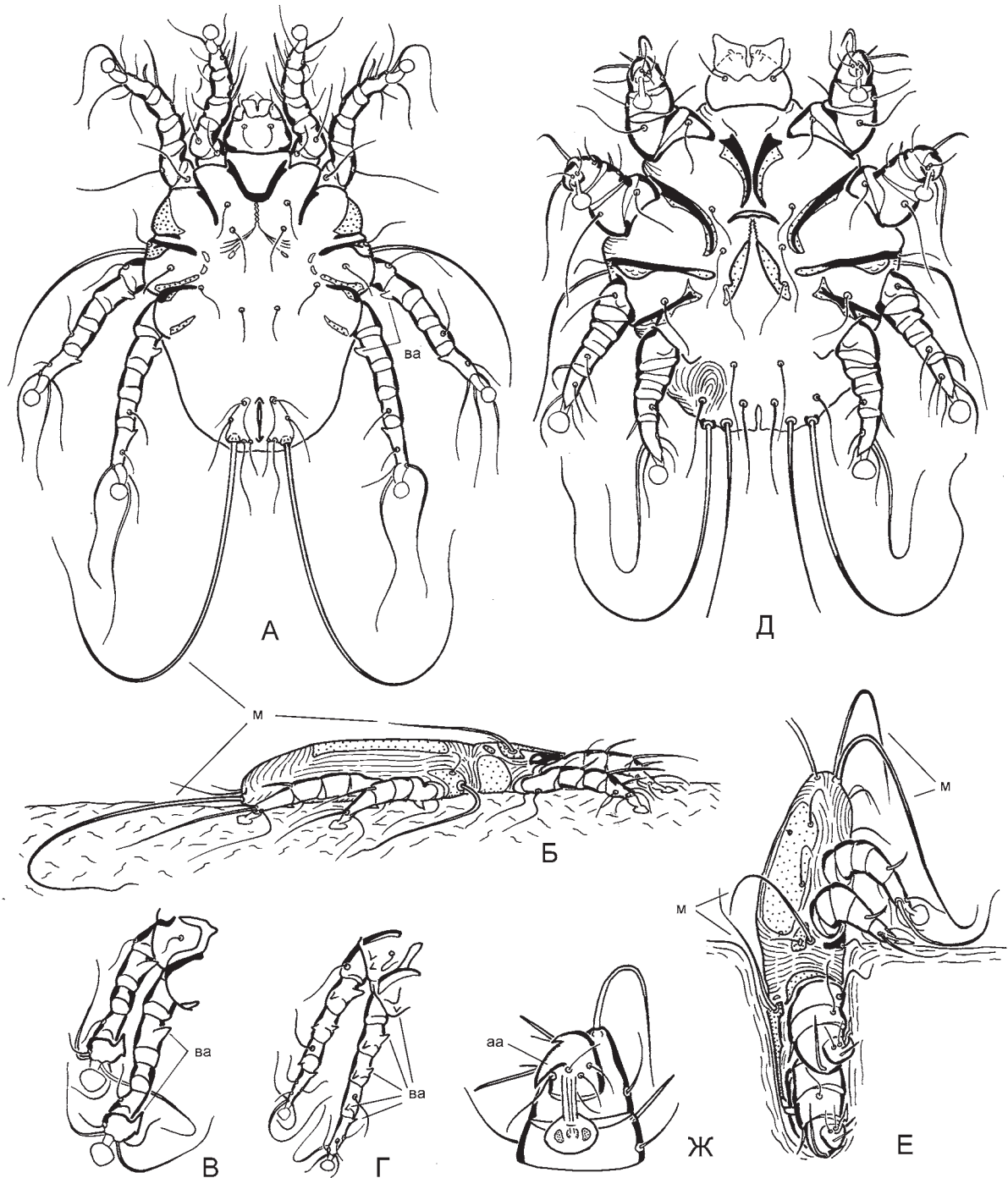
Таблица 1. Диагнозы морфозогонимов Psoroptrida, обитающих на птицах.

Морфозогоним	Семейство	Идиосома	Ноги	Макрохелты
Накожные клещи (Эпидермоптонидный)	A: Eridermoptoridae, Dermatoniidae	Идиосома сильно уплощенная дорсовентрально, склеротизована слабо. Вентральная сторона тела может нести шиповидные выросты. У самок идиосома округлая или короткоовальная по очертаниям. Гистеронотальный щит сильно редуцирован. У самцов опистосомальные лопасти выражены или отсутствуют.	Лапки ног I, II с прикрепительными крючковидным выростом (подтип I) или выросты имеются на вентральной поверхности различных члеников ног III, IV (подтип II). Амбулакральный стелебь длинный, амбулакральный диск округлый небольшой, вентральный склерит узкий.	Имеется не более 3 пар макрохелт (щетинки <i>se</i> , <i>sp</i> , <i>h2</i> ), расположенных по краям тела и терминально.
Клещи ножных чешуй	A: Knemidokoptoridae	Идиосома сильно выпуклая, склеротизована слабо; у самок шарообразная или веретеновидная, без гистеронотального щита; у самцов полусферическая, гистеронотальный щит сильно редуцирован.	Ноги сильно укороченные, конические по форме, лапки всех ног с небольшими апикальными крючковидными или шиповидными выростами. Амбулакральный стелебь длинный, диск округлый сильно редуцирован или отсутствует.	Имеется не более одной пары терминальных макрохелт ( <i>h2</i> ), остальные щетинки идиосомы сильно укорочены или отсутствуют.
Клещи подкожных тканей	A: Laminosoptoridae (Laminosoptorinae)	Идиосома у обоих полов сильно вытянутая в длину и уплощенная дорсовентрально. Гистеронотальные щиты имеются, склеротизованы слабо. У самцов опистосомальные лопасти отсутствуют	Ноги сильно укороченные, лапки всех ног с апикальными крючковидными или шиповидными выростами. Амбулакральный стелебь длинный, диск сильно редуцирован, с дистальными шиповидными выростами, склериты диска редуцированы.	Имеется 5-6 пар макрохелт, представленных дорсо-латеральными и терминальными щетинками.
Пуховые клещи (Анальтоидный)	A: Analgidae, Psoroptroididae, Puroglyphodae (Opuchalaginae), Xolalagidae	Идиосома умеренно уплощенная дорсовентрально, склеротизована слабо. У самок обычно овальная по очертаниям, гистеронотальный щит сильно редуцирован или отсутствует. У самцов опистосомальные лопасти хорошо выражены.	Голени I, II несут 1-2 вентральных шиповидных выроста, лапки I, II обычно несут шиповидный или манжетовидный вентральный вырост. Бедрa I или II могут нести латеральный или параксимальный крючковидный вырост. Амбулакральный стелебь длинный, тонкий или утолщенный, амбулакральный диск небольшой, центральный склерит узкий, латеральные склериты развиты слабо.	Имеется 6 или более пар макрохелт, представленных дорсо-латеральными и терминальными щетинками.
Клещи махового оперения (проктофиллоидный)	A: Alloptidae, Avenzoanidae, Thyasoceridae, Troeussartiidae, Proctophylloidae, Pteronyssidae, P: Eustathiidae, Cheylabidae, Falculiferidae, Gabuciniidae, Ochrolichodae, Pterolichidae, Rectjaniidae	Идиосома сильно уплощенная дорсовентрально, покровы склеротизованы, гистеронотальный щит хорошо развит у обоих полов. У самок идиосома по очертаниям овальная или прямоугольная, реже ромбическая. У самцов опистосомальные лопасти обычно хорошо развиты или функционально замещены мембранозными выростами.	Ноги хорошо развитые, членики вытянутые и, как правило, без каких-либо прикрепительных апофизов. Амбулакральный стелебь короткий, амбулакральный диск крупный, центральный и латеральные склериты широкие, хорошо склеротизованные.	Обычно имеется не более 4 пар макрохелт (щетинки <i>se</i> , <i>sp</i> , <i>h2</i> , <i>h3</i> ), расположенных по краю тела и терминально; остальные щетинки очень короткие или представлены микрохелтами.

Таблица 1. Продолжение.

Морфоэкотип	Семейство	Идиосома	Ноги	Макрохеты
Клещи очинов (Дермоглифоидный)	A: Ariopasacidae, Dermoglygidae, Gaidoglyphidae, Psoroptoididae (Ptagopsinae), P: Ascouacacidae, Kiwilichidae, Oconnoridae, Syngobiidae	Идиосома сильно выпуклая, яйцевидная, полусферическая или сигарообразная, обычно склеротизована слабо. У самок гистеронотальный щит обычно отсутствует; у самцов опистосомальные лопасти короткие или отсутствуют.	Ноги хорошо развитые, членики вытянутые и, как правило, без каких-либо прикритических апофизов. У крупных форм коксальные поля всех ног сильно склеротизованы. Амбулакральный стелебь короткий и толстый, амбулакральный диск крупный, центральный склерит широкий, латеральные склериты обычно развиты слабо.	Имеется 6 и более пар макрохет, представленных дорсо-латеральными и терминальными щетинками.
	A: Laminosiptidae (Fainosiptinae)	Идиосома у обоих полов сильно выпукнутая в длину и уплощенная дорсо-вентрально; гистеронотальный щит сильно редуцирован или отсутствует. У самцов опистосомальные лопасти отсутствуют.	Передние две пары ног короткие конические, лапки обычно с шиповидными апикальными выростами, две задние пары ног удлиненные. Амбулакральный стелебь длинный, диск небольшой, центральный склерит узкий, остальные не развиты.	Имеется 5-6 пар макрохет, представленных дорсо-латеральными и терминальными щетинками.
Клещи респираторной системы	A: Cytoditidae, Turbinoptidae	Идиосома сильно уплощенная дорсо-вентрально, покровы слабо склеротизованы, гистеронотальный щит имеется. У самок идиосома овальная или округлая по очертаниям. У самок опистосомальные лопасти короткие или отсутствуют.	Ноги относительно короткие, лапки всех ног с апикальными крючковидными выростами или с замещающими их крючковидными щетинками. Амбулакральный стелебь длинный, диск округлый, сильно редуцированный	Имеется не более 3 пар макрохет (щетинки <i>se, cp, h2</i> ), остальные щетинки тела представлены микрохетами или отсутствуют.
Клещи гнезд	A: Pyroglyphidae (Pyroglyphinae, Detmatophagoridinae)	Идиосома у обоих полов умеренно уплощенная дорсо-вентрально, овальная по очертаниям, гистеронотальный щит обычно имеется, мягкие покровы с сильно выраженной складчатостью. У самцов опистосомальные лопасти короткие или отсутствуют	Ноги длинные, вершины лапок с небольшими когтевидными апофизами. Амбулакральный стелебь длинный, диск округлый или колоколовидный. Центральный склерит узкий, остальные сильно редуцированы.	Имеется не более 4 пар макрохет ( <i>se, cp, h2, h3</i> ), расположенных по краям тела и терминально; остальные щетинки тела сильно укороченные или микрохеты.

Примечание: A – Analgoidea, P – Pterolichoidea.



**Рис. 8.** Клещи кожных покровов (эпидермотоидный морфоэкотип). А – *Passeroptes dermicola* (Dermationidae), самка вентрально, Б – то же, на поверхности кожи, вид сбоку, В – *Passeroptes paddae* (Dermationidae), ноги III, IV самки вентрально, Г – *Dermation intercalatum* (Dermationidae), ноги III, IV самки вентрально, Д – *Microlichus avus* (Epidermoptidae), самка вентрально, Е – то же, самка латерально, внедрившаяся в кожу, Ж – то же, нога I вентрально. аа – апикальный крючковидный апофиз лапки I, ва – вентральные шиповидные апофизы, м – макрохеты. По: Миронов (1987).

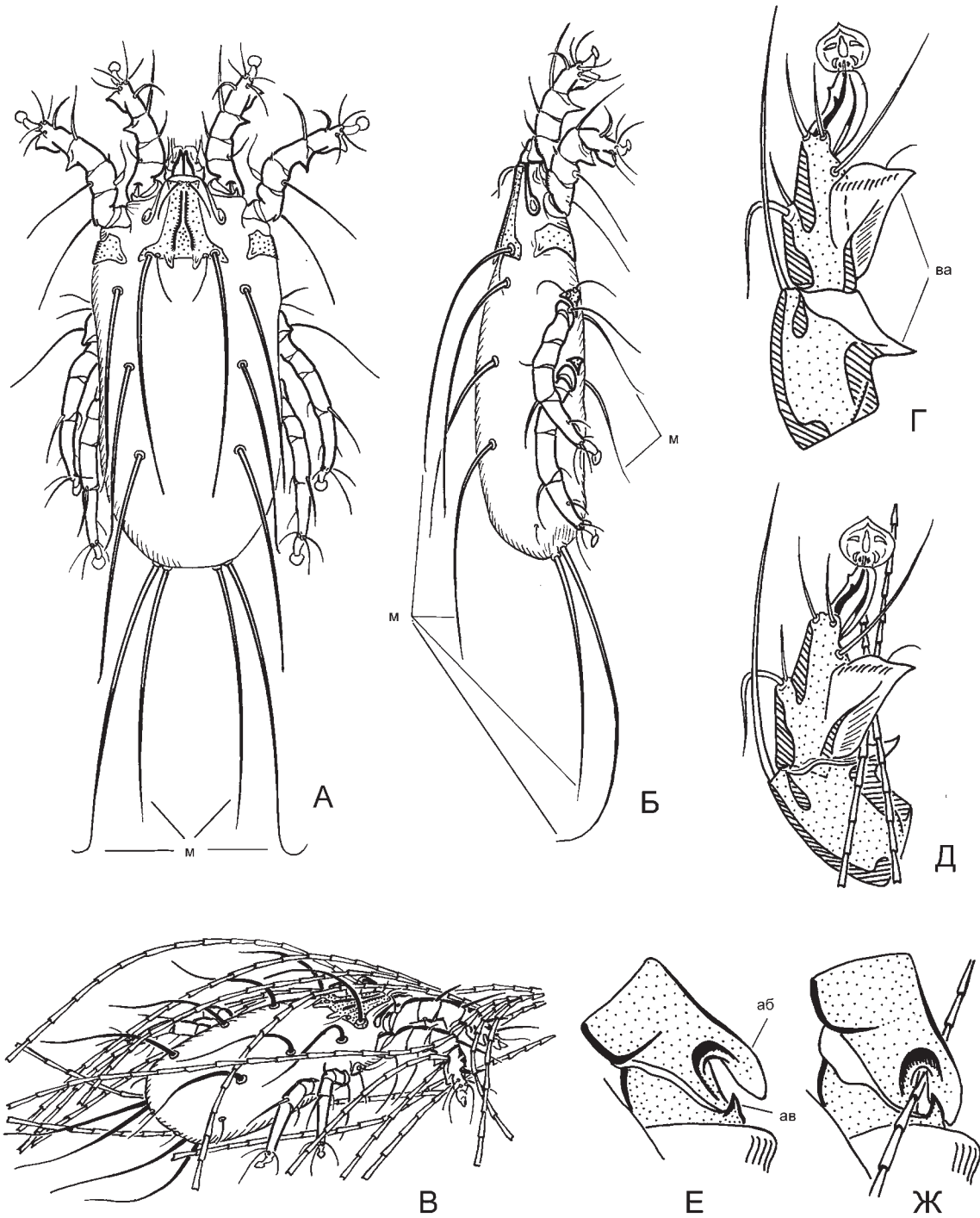
нанесенной на них жировой смазки. Эти клещи обычно имеют овальную и умеренно уплощенную идиосому (Рис. 9А). Только у тех видов, самцы которых имеют крупные опистосомальные лопасти, опистосома может быть сильно уплощена сзади. У этих клещей имеется большее число макрохет (обычно более шести пар), которое расположено как на дорсальной, так и вентральной поверхностях тела, что позволяет клещам ориентироваться в рыхлом слое нитевидных боронок (Рис. 9В). Членики передних пар ног снабжены шиповидными и крючковидными выростами для передвижения и закрепления на нитевидных боронках (Рис. 9Г–Ж). При передвижении в рыхлом слое клещи попеременно захватывают боронок вентральными шиповидными выростами лапок и голеней двух передних пар ног, подтягивая тело вперед. Для фиксации в пуховом оперении эти клещи используют крупные крючковидные апофизы на латеральной стороне ног I и II (наиболее хорошо развиты у *Analgidae*), или параксиальный крючковидный апофиз на бедрах II (некоторые *Xolalagidae*). Представители ряда семейств, полностью сохраняя черты анальгоидного морфозокотипа, способны, однако, занимать и другие микростанции. Так, клещи родов *Mesalgoides* и *Picalgoides* (*Psoroptoididae*: *Pandalurinae*), помимо пухового оперения, нередко заселяют опахала кроющих перьев крыла, базальные части маховых перьев и кожу крыла. Виды рода *Strelkoviacarus* (*Analgidae*: *Anomalginae*) обитают на поверхности стержней пера в базальной его части, а также на коже крыла, совершенно избегая пуховое оперение. Клещи рода *Phylluralges* (*Analgidae*: *Megniniinae*) проникают в полости очинков (Grunberg and Kutzer 1962). Такая смена локализации свидетельствует о том, что многие группы перьевых клещей имеют высокие потенциальные возможности освоения новых микростанций.

**Клещи махового оперения (проктофиллоидный морфозокотип).** К этому морфозокотипу относится большинство семейств перьевых надсемейств *Analgoidea* и *Pterolichoidea* (Табл. 1). Клещи этого морфозокотипа обитают на перьях с крупными и плотными опахалами: на маховых и кроющих перьях крыльев и на рулевых перьях, где питаются жировой смазкой, нанесенной птицей на эти перья. Большинство этих клещей обычно размещается в коридорах на вентральной стороне опахала, боковые стенки которых образованы бо-

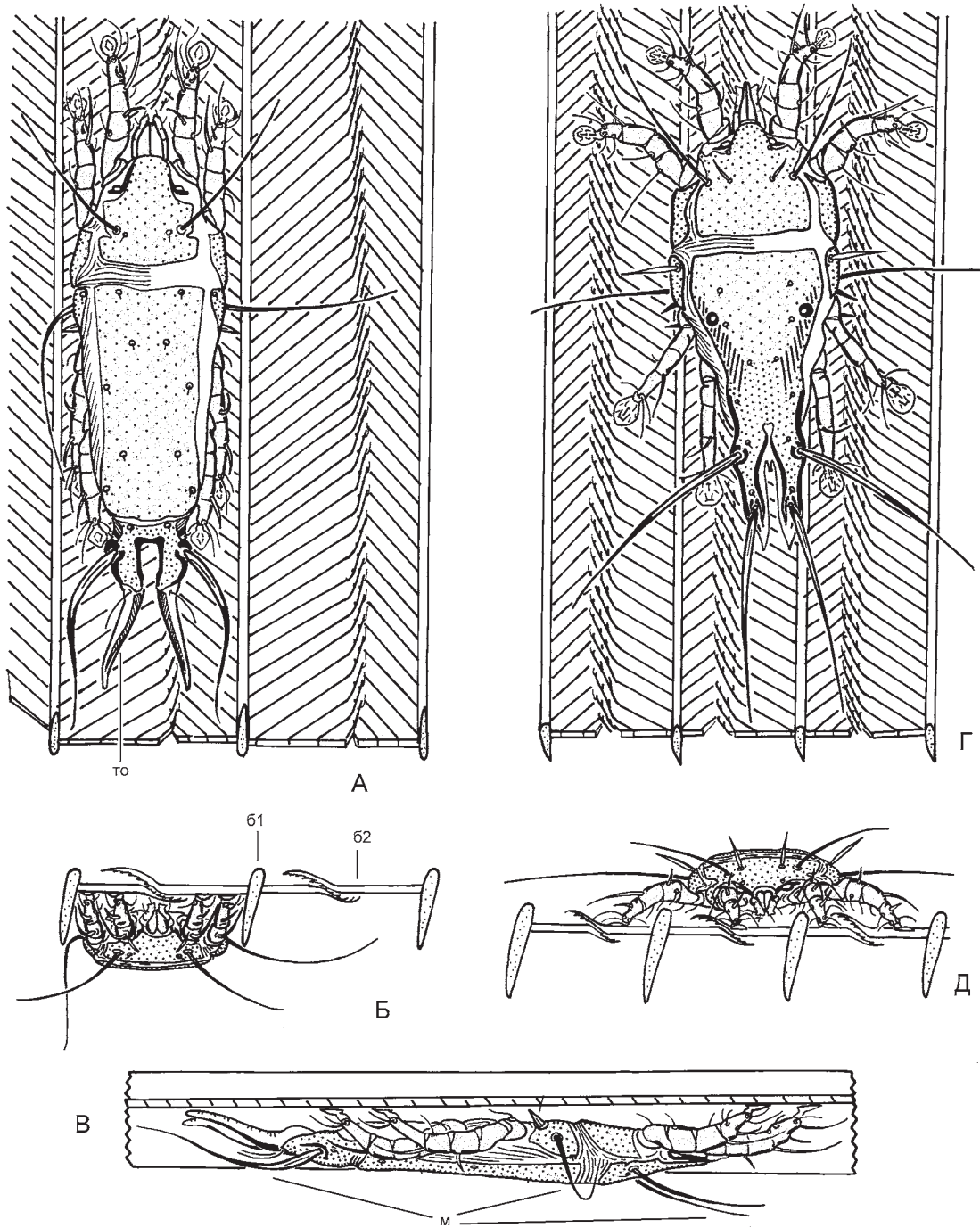
родками первого порядка, ответвляющимися от стержня, а дно – плотно сцепленными боронками второго порядка. Клещи этого морфозокотипа имеют сильно уплощенную и склеротизованную идиосому, однако по очертаниям она может весьма сильно различаться в разных семействах (Рис. 10А–В, 11Е, Ж). Строение идиосомы зависит от конфигурации коридоров в опахале и способа размещения клеща в нем. На относительно мелких птицах (например, воробьинообразных и дятлообразных) клещи этого морфозокотипа часто имеют идиосому с параллельными боковыми краями, почти прямоугольную или узкоовальную, поскольку плотно втиснуты в узкие коридоры. В тех случаях, когда размеры коридора заметно шире, чем ширина идиосомы клещей, идиосома часто становится широкоовальной и даже округлой по очертаниям. Расширение идиосомы нередко сопровождается вытягиванием боковых краев гистеросомы в широкие и плоские мембраноподобные выросты, свисающие по краям. Вследствие такой модификации обе пары задних ног оказываются расположенными вентрально, а сами клещи приобретают «черепахоподобный» облик, что, по-видимому, делает тело клещей более обтекаемым для воздушных или водных потоков. Наиболее часто такие модификации возникают в семействах *Freyanidae* и *Kramerellidae*, представители которых обитают на «водных» птицах (Рис. 11Г–Ж).

В других случаях, когда клещи крупные и не вписываются по размерам в узкие коридоры опахала (например, многие виды рода *Pteronyssoides* (*Pteronyssidae*) и *Allodectes* (*Proctophyllodidae*)), они размещаются только на кроющих перьях крыла, где защищены от воздушных потоков слоем маховых перьев. Уникальная особенность наблюдается у многих представителей сем. *Trouessartiidae*, которые обитают на дорсальной поверхности маховых перьев, где коридоры отсутствуют (Рис. 9Г, Д). Эти клещи характеризуются исключительно сильной склеротизацией идиосомы, а также способны передвигаться, не разворачиваясь, в любом направлении, в том числе боком.

Все клещи данного морфозокотипа имеют не более четырех пар макрохет расположенных в горизонтальной плоскости. По-видимому, в качестве дополнительных осязательных структур, необходимых для ориентации в узких коридорах не разворачиваясь, у самок клещей семейств *Proctophyllodidae*, *Thysanocercidae* и некоторых

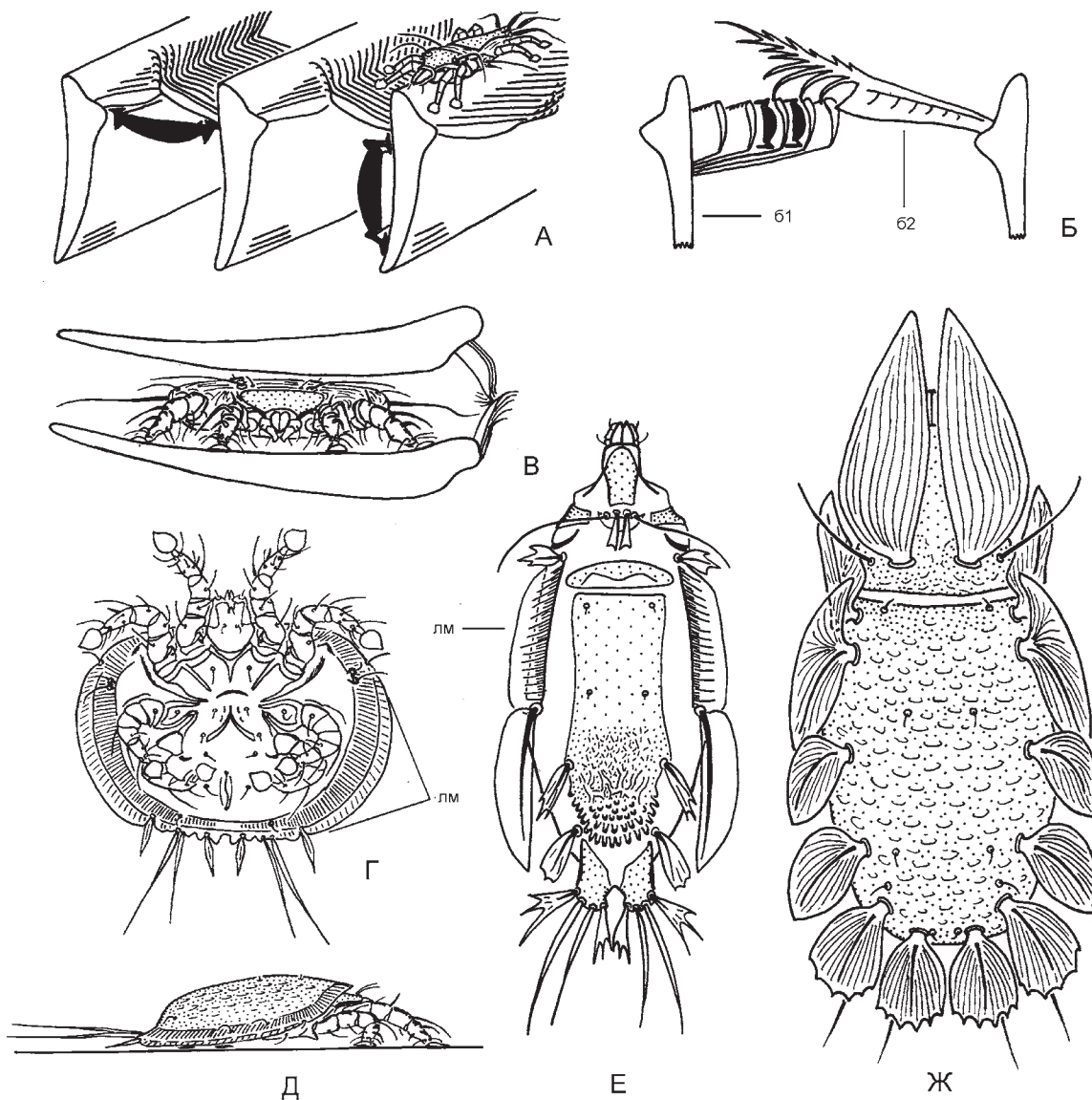


**Рис. 9.** Клещи пухового оперения (анальгоидный морфоэкотип). А – *Analgex* sp. (Analgidae), общий вид самки дорсально, Б – то же, латерально, В – то же, клещь среди пуховых боронок, Г – голень и лапка ног I, Д – голень и лапка, захватившие бородку, Е – бедро и вертлуг I, Ж – бедро и вертлуг I, захватившие бородку, аб – латеральный апофиз бедра, ав – латеральный апофиз вертлуга, ва – вентральные шиповидные апофизы голени и лапки, м – макрохеты. По: Миронов (1987).



**Рис. 10.** Клещи махового оперения (проктофиллоидный морфоэкотип). А – *Proctophyllodes* sp. (Proctophyllodidae), самка на вентральной поверхности опахала, Б – то же, вид спереди, В – то же, вид сбоку, Г – *Trouesartia* sp. (Trouessartiidae), самка на дорсальной поверхности опахала, Д – то же, вид спереди. 61 – бородки первого порядка, 62 – бородки второго порядка, м – макрохеты, то – терминальный отросток. По: Миронов (1987).





**Рис. 11.** Размещение на пере и морфологические адаптации клещей проктофиллоидного морфоэкотипа. А, Б – схема различных вариантов размещения перьевых клещей на опахале, В – самка *Kramerella lunulata* (Kramerellidae) в узком и высоком коридоре опахал, вид спереди, Г – *Pavlovskiana chauna* (Freyanidae), самка вентрально, Д – то же, вид сбоку, Е – *Aterolichus polyblastus* (Pterolichidae), самка дорсально, Ж – *Opsthocomacarus umbellifer* (Pterolichidae), самка дорсально. 61 – бородки первого порядка, 62 – бородки второго порядка, лм – латеральная мембрана идиосомы. А, Б – по: Дубинин (1951), В–Ж – по: Миронов (1987).

родов Trouessartiidae на концах опистосомальных лопастей имеются длинные терминальные отростки, имеющие форму щупалец или церок (Рис. 4Б). Для прикрепления к поверхности перьев у большинства представителей этого морфоэко-

типа используется только амбулакральный аппарат. Вследствие этого стебель амбулакрума короткий, а диск очень крупный с хорошо развитыми центральным, латеральными, а иногда и унгуиальными склеритами.

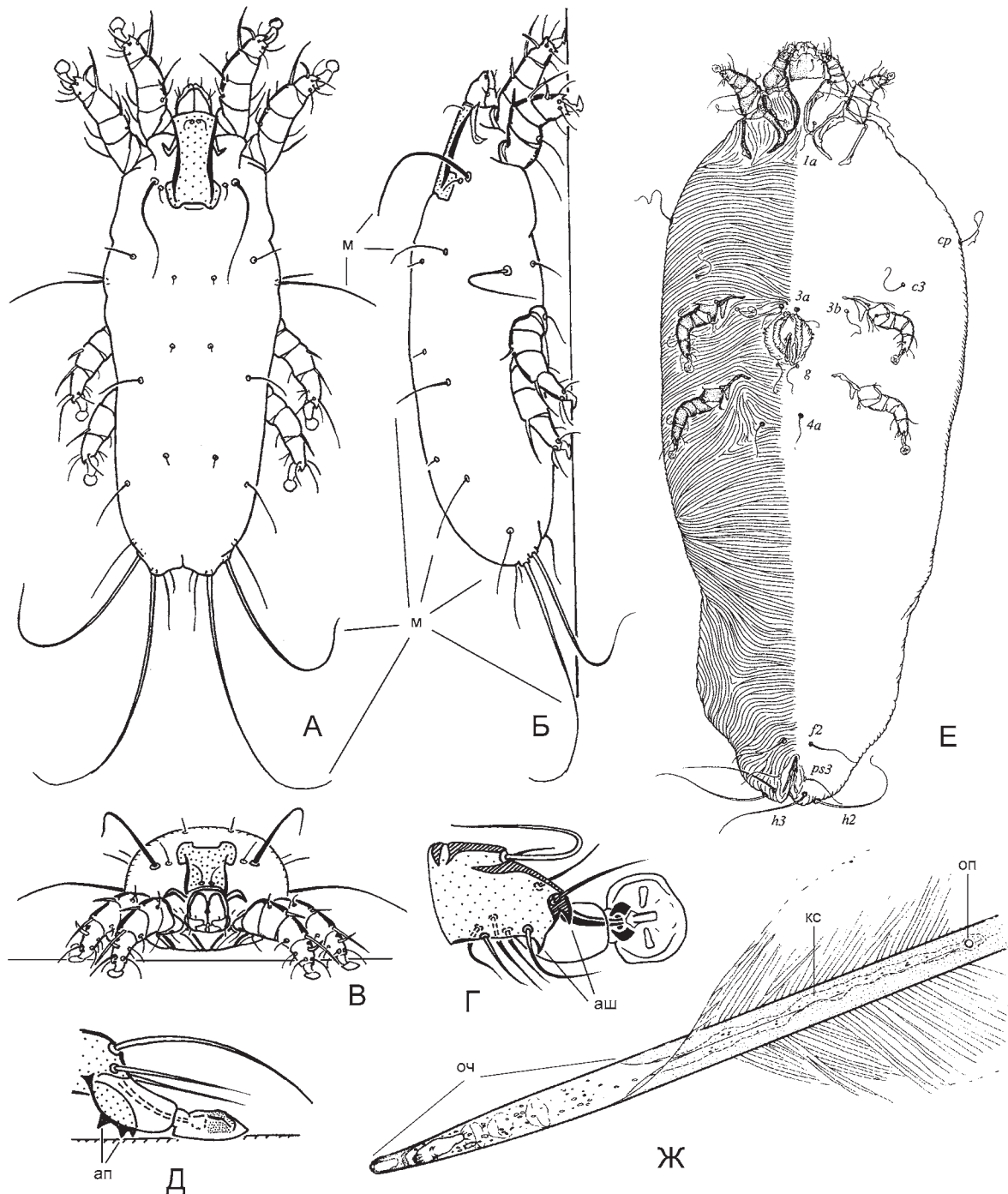
**Клещи очинов (дермоглифоидный морфоэкотип).** К этому морфоэкотипу в полном составе относятся клещи шести семейств: Dermoglyphidae, Arionacaridae, Ptyssalgidae (Analgoidea), Ascouracaridae, Oconnoriidae и Syringobiidae (Pterolichoidea). Кроме того, в полости очинов обитает единственный представитель подсем. Lukoschuscoptinae (Epidermoptidae). Клещи обитают в полости очинов крупных перьев (обычно маховых и кроющих перьев крыльев), где питаются материалом внутренних стенок и самого стержня пера. Эти клещи имеют сильно выпуклую и обычно очень слабо склеротизованную идиосому (Рис. 12А–В, 13А). Форма идиосомы может варьировать от яйцевидной до сигарообразной; ее дорсальная поверхность обычно несет 5–6 пар макрохет, торчащих в стороны и образующих обычно полусферическую чувствительную зону вокруг клеща. Для крепления к гладким внутренним стенкам очина эти клещи используют только амбулакральный аппарат, вследствие чего амбулакральный диск обычно крупный, с хорошо развитым центральным и латеральными склеритами. У крупных форм, таких как клещи семейств Ascouracaridae и Syringobiidae, наблюдается усиление склеротизации всех коксальных полей, что, видимо, связано с усилением мускулатуры ног для крепления к поверхностям.

**Клещи стенок очинов.** Данный морфоэкотип представлен только подсем. Faincoptinae (Analgoidea: Laminosioptidae). Эти очень мелкие клещи обитают в толще стенок очинов, где прогрызают галереи весьма сложной формы, или просто находятся в углублениях и канавках на наружной поверхности очина, в той его части, которая погружена в перьевой фолликул. В стенках очинов обитают виды, связанные с относительно крупными птицами (например, гусеобразными и попугаеобразными); в углублениях на наружной поверхности локализуются виды, связанные с мелкими птицами, такими как воробьинообразные. Биология этих клещей очень плохо изучена. По всей видимости, они питаются материалом стенок очина при прогрызании галерей или поверхностных канавок. Эти клещи имеют сильно вытянутую, сильно уплощенную и слабосклеротизованную идиосому, относительно хорошо развитые пять и более пар макрохет, расположенных на краях тела и терминально, и очень короткие две передние пары ног, с шипами на лапках, кото-

рые, вероятно, служат опорой при прогрызании галерей (Рис. 14А, Б).

**Клещи ножных чешуй (кнемидокоптоидный морфоэкотип).** Клещи этого морфоэкотипа, представленного только сем. Knemidokoptidae, по основным адаптивным чертам очень сходны с кожороющими клещами, обитающими на млекопитающих (Бочков 2007) (см. Гл. IV, Рис. 22). Клещи этого семейства внедряются под чешую ног птиц, вызывая патологическое разрастание рогового слоя кожи и чешуй в виде рыхлой губчатой массы (Дубинин 1953; Fain and Elsen 1967). Локализуются они в основном на границе ороговевающего слоя эпидермиса и живых клеток эпидермиса, питаются, по-видимому, лимфой и межклеточной жидкостью, а также перемещаются по ходам в разросшемся рыхлом роговом слое. Самки клещей этого морфоэкотипа шарообразные, реже веретеновидные (*Evansacarus*) с очень короткими ногами в виде конусов или шиповидных выступов (Рис. 15А–В). Все щетинки тела сильно укорочены, обычно представлены микрохетами; на опистосоме может иметься одна пара терминальных макрохет; претарзус с тонким стеблем и миниатюрным диском, или амбулакральный аппарат полностью отсутствует. Самцы и преимагинальные стадии имеют несколько более вытянутую и уплощенную идиосому, яйцевидную или полусферическую, и более длинные ноги. Сем. Knemidokoptidae является наиболее важной в медико-ветеринарном отношении таксономической группой псороптидий (Psoroptidia), связанных с птицами (Mullen and Durden 2002).

**Тканевые клещи.** К этому морфоэкотипу относятся только четыре вида подсем. Laminosioptinae (Laminosioptidae). Эти очень мелкие клещи (до 250 мкм) обнаруживаются в подкожной клетчатке птиц, а иногда в соединительной ткани вокруг мышц, где обычно окружены коллагеновыми цистами. Цисты с погибшими клещами обычно кальцифицированы (da Silva-Martens 2010). Они имеют сильно вытянутую сигарообразную и слегка уплощенную идиосому с хорошо развитыми, но слабо склеротизованными щитами, с 5–6 парами макрохет, расположенными по краям и терминально. Две передние пары ног сильно укорочены и утолщены, все лапки ног имеют апикальные шипы (Рис. 16А–Д). Многие щетинки дистальных лапок также модифицированы в шипы. В связи со слабой изученностью этих клещей их жизненный цикл,



**Рис. 12.** Клеши очинов (дермоглифоидный морфоэкотип), сем. Dermoglyphidae. А – *Paragles* sp., самка дорсально, Б – то же, вид сбоку, В – то же, вид спереди, Г – то же, лапка I, вид сбоку, Д – претарзус *Neumanella* sp., вид сбоку, Е – *Dermoglyphus giganteus*, самка вентрально, Ж – фрагмент пера с ходом, проделанным *D. giganteus*. ап – вентральные шипы претарзуса, аш – апикальные шипы лапки, кс – канал, прогрызенный в стержне, м – макрохеты, оп – отверстие проникновения, оч – очин. А–Д – по: Миронов (1987), Е, Ж – по: Dabert and Ehrnsberger (1993).

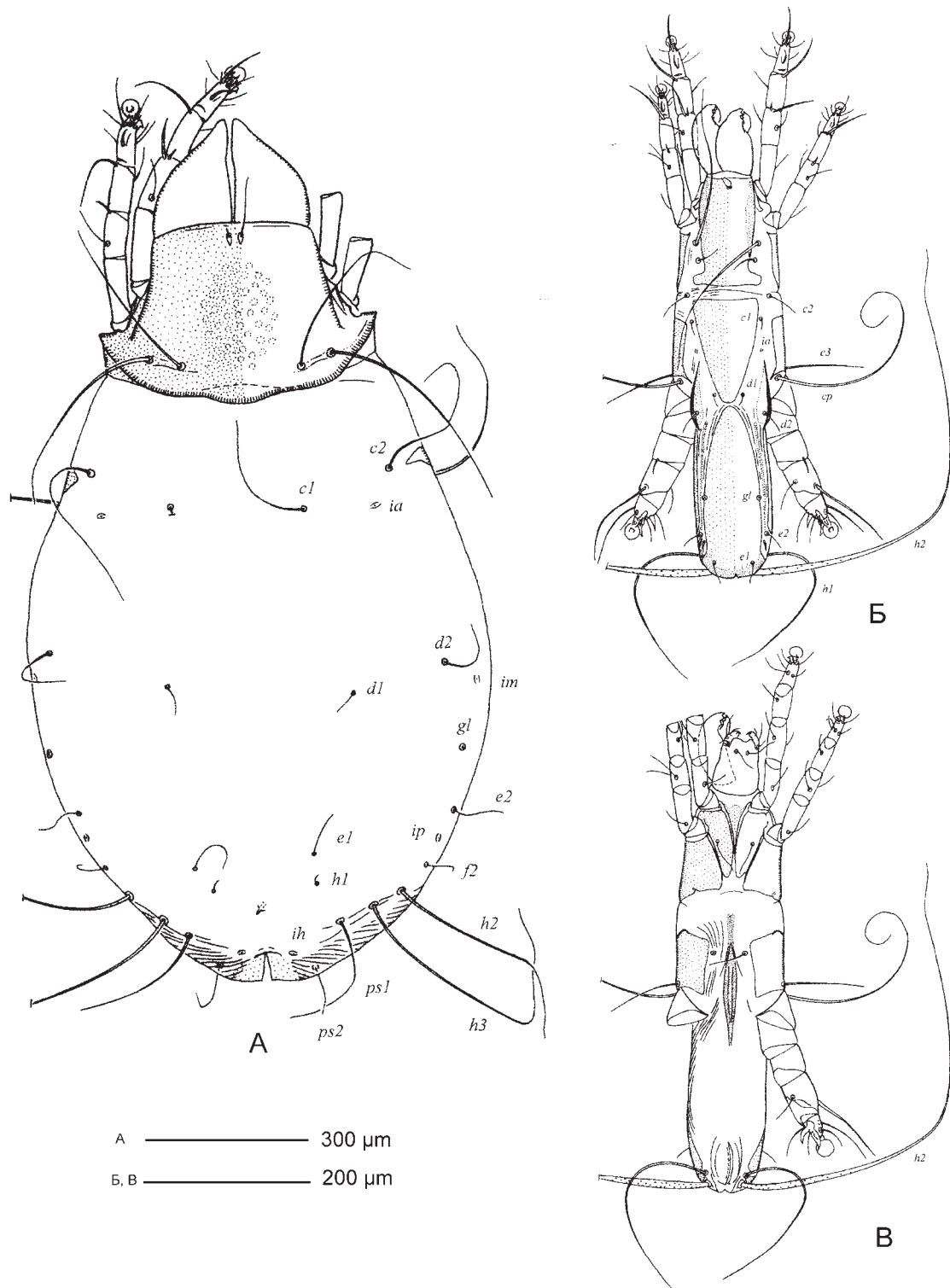
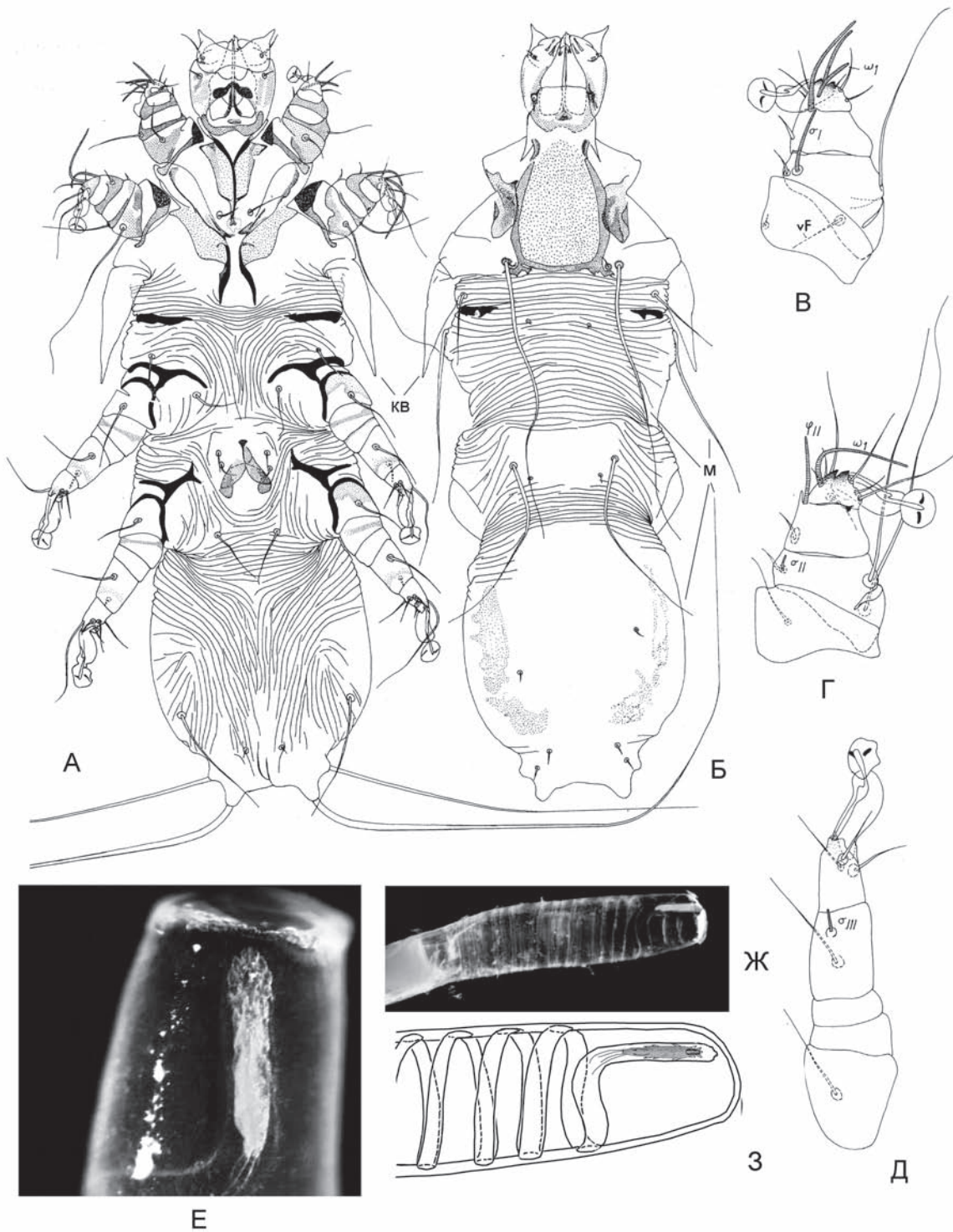
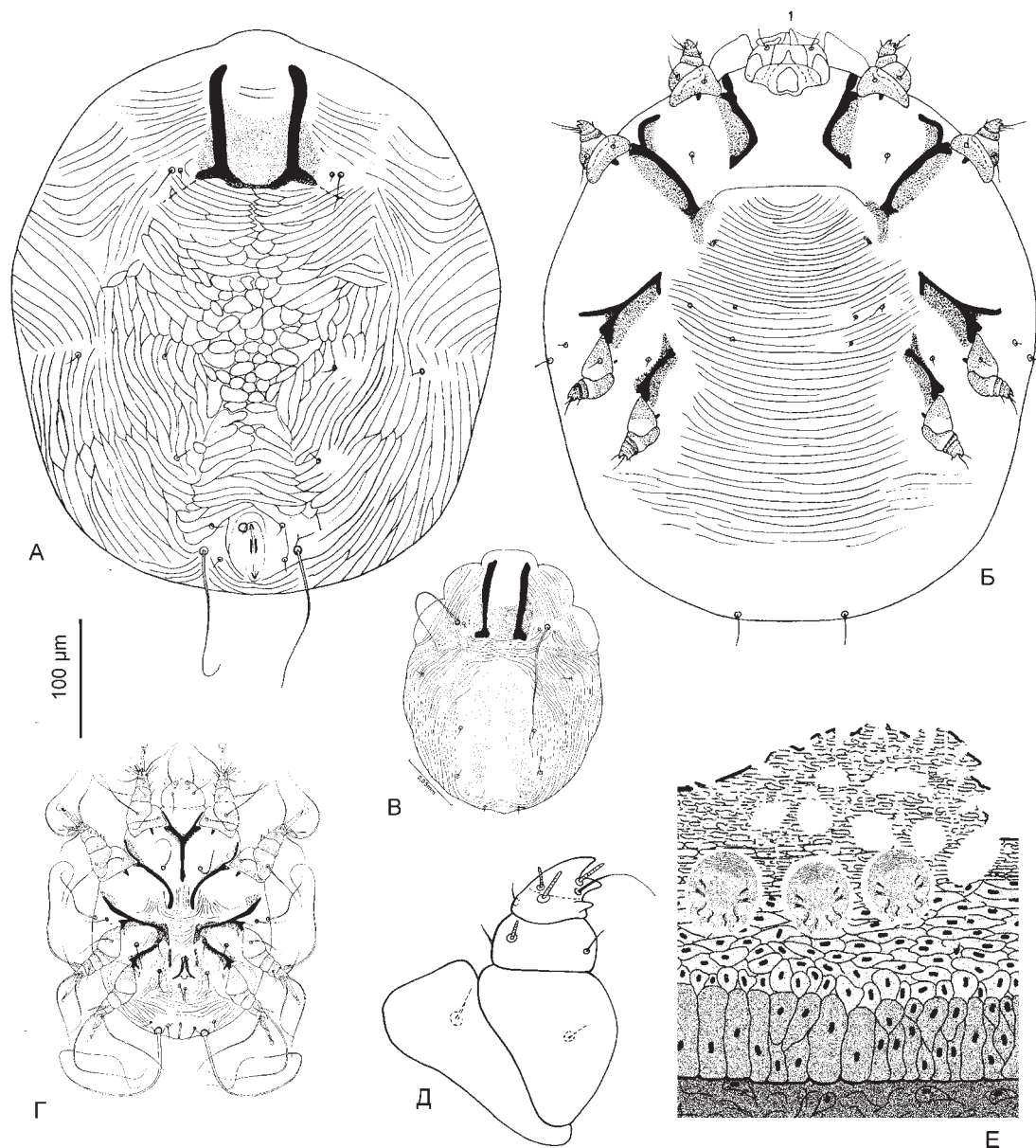


Рис. 13. Клеши очинов (дермоглифоидный морфоэкотип), *Cystoidosoma aratingae* (Ascouracaridae). А – самка дорсально, Б – личинка дорсально, В – личинка вентрально. По: Fain and Mironov (2003).



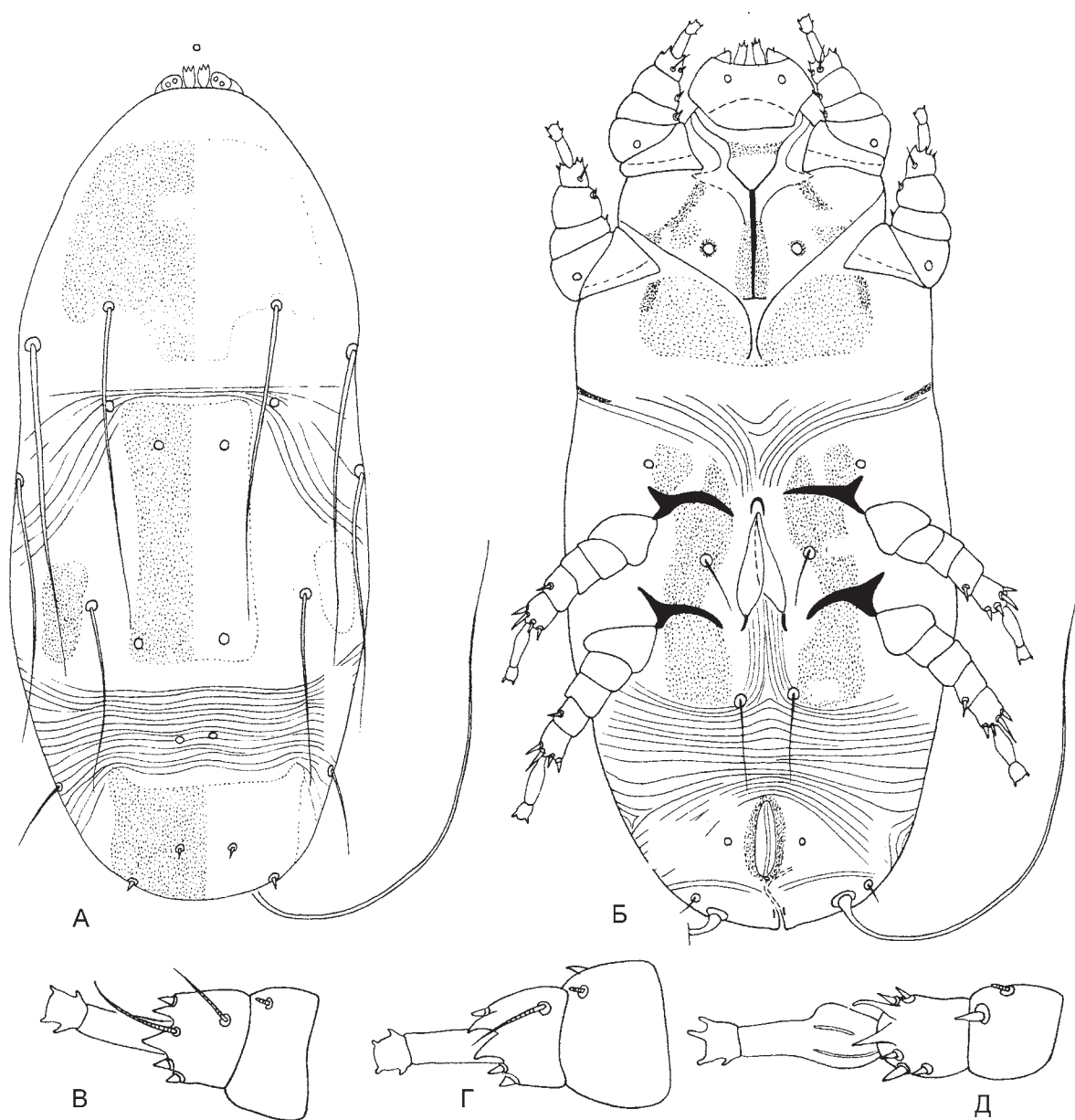
**Рис. 14.** Клещи стенок очин, *Calamicoptes arenariae* (Laminosiptidae). А – самка, вентрально, Б – самка дорсально, В – нога I дорсально, Г – нога II дорсально, Д – нога III дорсально, Е – самка внутри стенки очина, Ж – спиральный ход внутри стенки очина, З – схема спирального хода в стенке очина. А–Д – по: Lombert et al. (1984), Е, Ж – по: Skoracki et al. (2014).



**Рис. 15.** Клеши ногных чешуй (кнемидокоптоидный морфоэкотип). А – *Knemidokoptes mutans* (Knemidocoptidae), самка дорсально, Б – самка вентрально, В – самец дорсально, Г – самец вентрально, Д – нога I самки дорсально, Е – схема размещения клещей в эпидермисе.

пути проникновения в подкожную клетчатку птиц и особенности питания остаются неизвестными. Можно предполагать, что они проникают в подкожную ткань через перьевые фолликулы, где обитают клещи родственного им подсем. *Faincoptinae*, и затем уже прогрызают кожные покровы.

**Клещи респираторной системы.** К этому морфоэкотипу относятся два семейства – *Turbinoptidae* и *Cytoditidae* (*Analgoidea*). Эти клещи обитают в носовой полости птиц, где питаются слизистыми выделениями, а, возможно, и клетками выстилающего ее эпителия. Представи-



**Рис. 16.** Тканевые клещи. А – *Laminosioptes cisticola* (Laminosioptidae), самка дорсально, Б – самка, самка вентрально, В – лапка I, дорсально, Г – лапка II дорсально, Д – лапка III дорсально. По: Fain (1981).

тели данного морфозотипа имеют уплощенную, слегка выпуклую дорсально идиосому, округлую или овальную по очертаниям. Несмотря на обитание в достаточно защищенной микростанции, дорсальные щиты этих клещей хорошо развиты и довольно сильно склеротизованы. У наиболее примитивных турбиноптид имеется не более

четырёх пар макрохет, расположенных по краям тела; у продвинутых родов и у всех Cytoditidae макрохеты отсутствуют. Ноги относительно короткие, и все лапки оснащены либо шиповидными и крючковидными щетинками (все Cytoditidae и большинство Turbinoptidae), либо заменяющими их крючковидными выростами самих лапок, как

у рода *Congocoptes* (Turbinoptidae). Амбулакраль- ный аппарат развит слабо, диск небольшой с узким центральным склеритом или почти полностью редуцирован, не превышает по диаметру стебель. Образование шиповидных и крючковид- ных структур лапок клещей является очевидным приспособлением для прочного закрепления на слизистом эпителии носовой полости.

**Нидикольные клещи.** В парвотряде Psoroptidia только сем. Psoroglyphidae (Analgoidea) включает как постоянных паразитов птиц, так и гнездовых обитателей (нидиколов). Постоянные паразиты птиц представлены в нем только видами подсем. Psorochalinae, которые обитают в оперении птиц и по своим морфологическим характеристикам соответствуют анальгоидному морфоэкотипу, рассмотренному выше. Остальные представители семейства, объединяемые в последнее время в под- семейства Psoroglyphinae и Dermatophagoidinae (Klimov et al. 2016), обитают в гнездах птиц, а также являются одним из основных компонентов домашней пыли в жилищах человека. Эти клещи в целом по внешнему облику напоминают свобод- ноживущих и нидикольных клещей парвотряда Acaridia, например, таких, как Acaridae. Они име- ют умеренно уплощенную, однако относительно хорошо склеротизованную идиосому и не более четырех пар макрохет на теле. Весьма характерной особенностью покровов Psoroglyphidae является очень сильно выраженная складчатость мягких участков кутикулы, что, возможно, является при- приспособлением к резким перепадам влажности и температуры. На лапках передних пар ног обычно имеются небольшие крючковидные апофизы. Амбулакраль- ный аппарат развит слабо; стебель тонкий; амбулакраль- ный диск небольшой, окру- глый или колоколовидный, с узким центральным склеритом и сильно редуцированными латераль- ными склеритами.

## 2.2. Формирование морфоэкотипов

Формирование каждого морфоэкотипа проис- ходило путем адаптации той или иной филогене- тической линии псороптидий к обитанию в опре- деленной микростанции на теле хозяина. В связи с весьма резко различающимися экологическими условиями в различных типах микростанций оче- видно, что освоение их должно было происходить поэтапно и, возможно, параллельно в нескольких

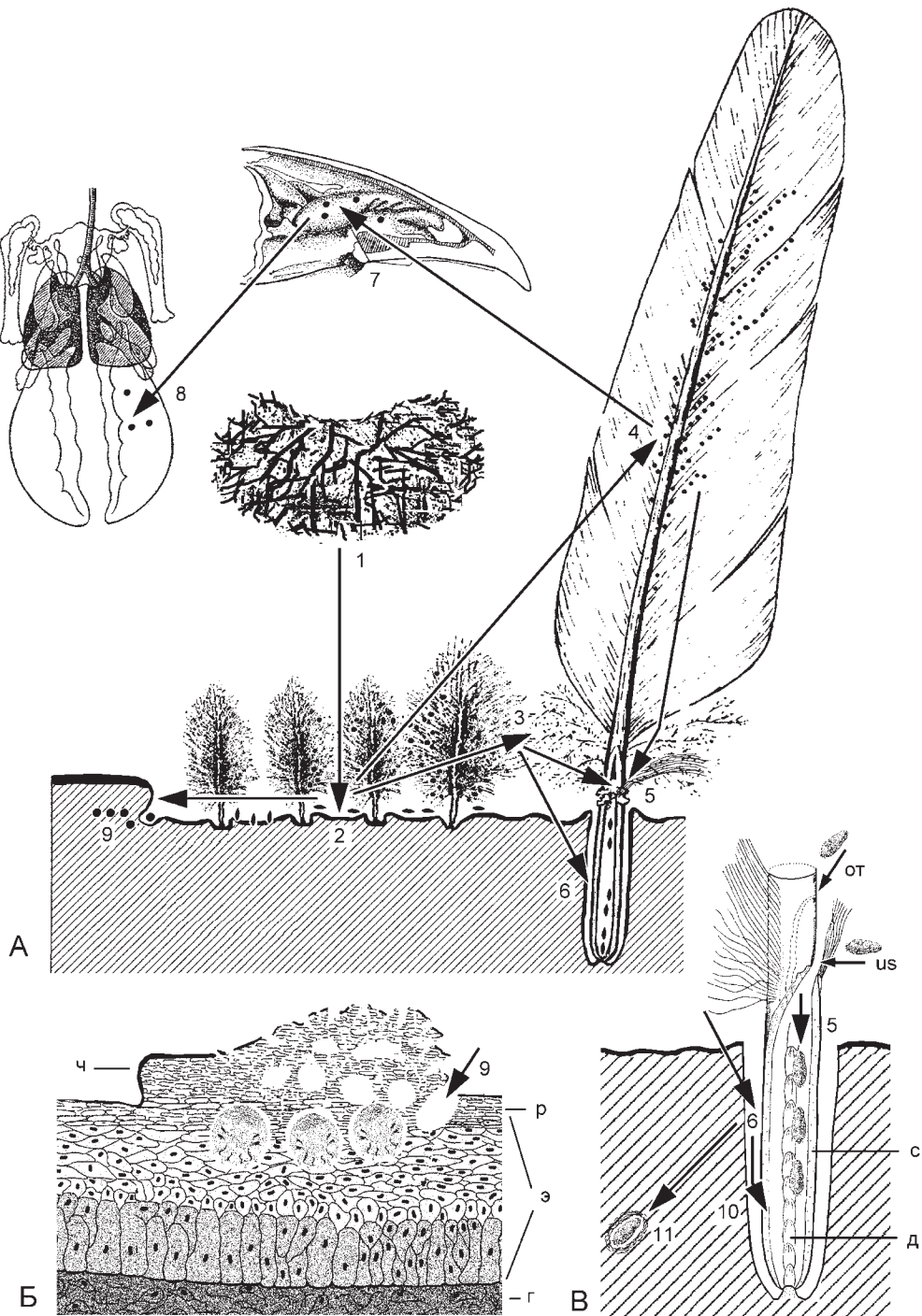
филогенетическими линиями клещей. У акарологов не вызывает сомнения, что Psoroptidia, постоянно паразитирующие на позвоночных (как птицах так и млекопитающих), исходно возникли из ниди- кольных форм, сначала периодически форезируя на этих хозяевах, а затем перейдя к постоянному обитанию на них (Gaud and Atyeo 1980, 1982; Mironov 2003; OConnor 1982b, 1994).

Гипотеза последовательного освоения перье- выми клещами микростанций на теле птиц впер- вые была предложена Дабертом и Мироновым (Dabert and Mironov 1999). С учетом современных дополнений по филогении псороптидий (Bochkov and Mironov 2011; Klimov and OConnor 2008, 2013) эта гипотеза нами расширена и проиллю- стрирована на примере надсем. Analgoidea следу- ющей схемой (Рис. 17). Согласно данной гипотезе первой микростанцией, к которой легко могли при- приспособиться клещи, форезировавшие на птицах, были кожные покровы. Именно в ней клещи сразу оказывались в достаточно стабильных условиях в отношении температуры и влажности и хоро- шо защищены от очистительной деятельности хозяина и иных элиминирующих факторов. При этом существование просто на относительно пло- ской поверхности кожи и на базальных участках очинов не требовало сразу каких-либо сложных морфологических адаптаций. Возможно, един- ственной преадаптацией, позволившей клещам «закрепиться» в этой микростанции, было преобра- зование претарзуса с эмподиальным когтем в ам- булакраль- ный аппарат с присоской. Только после освоения данной микростанции началось освоение других, требующих возникновения более сложных морфологических адаптаций. В исходной гипотезе (Dabert and Mironov 1999) предполагалось также, что быстрое освоение основных типов микроста- ций на теле птиц привело к формированию основ- ных филогенетических линий надсем. Analgoidea.

Представители одного из эволюционных пу- тей пошли по пути освоения пухового оперения, что привело к формированию анальгоидного морфоэкотипа, наиболее широко распространен- ного в сем. Analgidae. Формирование семейств Psoroptoididae и Xolalgidae также проходило в результате освоения их предками этой микроста- ции, параллельно с Analgidae, или позднее, уже на более продвинутых линиях птиц-хозяев (Рис. 17).

Представители второго эволюционного на- правления осваивали маховое оперение. Форми-





**Рис. 17.** Гипотетическая схема последовательного освоения перьевыми клещами надсем. *Analgoidea* различных микростаций на теле птиц. А – Схема освоения основных микростаций на теле птиц, Б – локализация клещей сем. *Knemidokoptidae* в коже птиц, В – микростации и пути проникновения перьевых клещей в очины. Обозначения: 1 – гнездо, 2 – поверхность кожи, 3 – пуховые перья, 4 – маховые перья, 5 – полость очина, 6 – перьевой фолликул, 7 – носовая полость, 8 – воздушные мешки, 9 – эпидермис под чешуями ног, 10 – стенка очина, 11 – подкожные ткани, г – гиподерма, д – дужка, от – отверстие, проделанное клещом в стержне, п – роговой слой кожи (*corneum*), с – стенка очина, ч – чешуя, э – эпидермис, us – *umbilicus superior*.

рование этого проктофиллоидного морфоэкотипа в надсем. *Analgoidea* происходило, по меньшей мере, в трех отдельных его стволах: в крупной ветви семейств *Alloptidae*–*Proctophyllodidae* и в линиях, давших начало семействам *Avenzoariidae* и *Pteronyssidae*.

Освоение более труднодоступных, но при этом экологически более «комфортных» микростаций осуществлялось уже в основном обитателями пухового и махового оперения параллельно в нескольких эволюционных линиях (Рис. 17В). Так, клещи семейств *Dermoglyphidae* и *Arionacaridae*, обитающие в полости очин, несомненно, являются потомками клещей, обитавших на пуховом оперении, поскольку сохраняют ряд общих с ними морфологических черт. При этом клещи семейств *Arionacaridae* и *Dermoglyphidae*, не являются близкородственными (Klimov and OConnor 2013) и осваивали очины совершенно независимо. Клещи подсем. *Faincoptinae* (*Laminosioptidae*), являющиеся родственными *Dermoglyphidae*, по-видимому, первоначально перешли к обитанию в перьевых фолликулах, а затем уже стали внедряться в стенки очин. Представители второго подсем. *Laminosioptinae*, вероятно, перешли из перьевых фолликулов к обитанию в глубоких слоях кожи.

Также независимо освоили полости очин клещи сем. *Ptyssalgidae*, ближайшими родственниками которых являются *Pteronyssidae* (Klimov and OConnor 2013), одни из наиболее типичных обитателей махового оперения. Кроме того, некоторые роды подсем. *Pterodectinae* (*Proctophyllodidae*), обитающие на колибри, демонстрируют самый ранний этап освоения очин. Обитающие в них клещи родов *Allodectes* и *Rhamphocaulus* почти полностью сохранили морфологический облик обитателей махового оперения.

Освоение носовых полостей птиц произошло двумя независимыми линиями, приведшими к формированию семейств *Turbinoptidae* и *Cytoditidae*. При этом сохранение у этих клещей обширных, хотя и слабо склеротизованных щитов, указывает на их возможное происхождение от обитателей махового оперения; нельзя исключать их происхождение и непосредственно от обитателей кожных покровов.

Эволюция первоначальных обитателей кожных покровов, видимо, тоже не стояла на месте,

а шла по нескольким направлениям. Одни клещи адаптировались к относительно быстрому передвижению по поверхности кожных покровов, что привело к формированию современных *Dermationidae*. Другие, наоборот, перешли к относительно малоподвижному образу жизни; эта линия дала современное сем. *Epidermoptidae*. В связи с малоподвижным образом жизни, что затрудняет заселение других особей вида-хозяина, у наиболее продвинутых форм самки перешли к форезии и даже паразитированию на насекомых для быстрого переселения (см. ниже раздел 3.2). Наконец, клещи еще одной линии перешли к практически стационарному паразитизму в толще кожи под разросшимися чешуями ног, что привело к формированию сем. *Knemidokoptidae* (Рис. 17Б).

Первые клещи надсем. *Pterolichoidea*, в отличие от *Analgoidea*, демонстрируют только два морфоэкотипа. Представители большинства семейств птеролихоидей обитают на маховом оперении, и только клещи трех семейств живут в очинах. Эти три семейства (*Ascouracaridae*, *Syringobiidae* и *Oconnoriidae*) филогенетически весьма далеки друг от друга и, несомненно, освоили эту микростадию независимо и в различное время. Раньше других очины, по-видимому, освоили клещи сем. *Ascouracaridae*, демонстрирующие адаптивные характеристики дермоглифоидного морфоэкотипа в полной мере, тогда как *Syringobiidae* и *Oconnoriidae* сохраняют некоторые черты обитателей махового оперения.

### 3. СОПРЯЖЕННАЯ ЭВОЛЮЦИЯ PSOROPTIDIA С ПТИЦАМИ

#### 3.1. Современные представления о макрофилогении птиц

Птицы (*Aves*) – самая крупная группа наземных позвоночных, насчитывающая свыше 10000 рецентных видов (Clements et al. 2015) и в терминах таксономической классификации рассматриваемая как класс позвоночных. В эволюционном аспекте птицы берут свое начало от клады динозавров *Thegopoda*. Хотя палеонтологическая летопись между динозаврами и современными птицами прослежена в настоящее время довольно отчетливо, и филогенетические связи между как вымершими, так и рецентными потомками этой клады достаточно ясны (Cau et al. 2015; Wang

et al. 2015), имеются весьма различные взгляды на то, где проводить грань между рептилиями и собственно птицами. По одной из широко распространенных концепций к птицам относят всех членов клады Avialae, включая птицеподобных динозавров, археоптериксов (*Archaeopterygiformes*) и энантиорнисовых птиц (*Enantiornithes*); по другой – нижнюю границу для *Aves* проводят по общему предку только всех рецентных птиц (Gauthier 1986). Альтернативное название для таксона птиц по второй концепции – парвкласс *Neornithes* (Livezey and Zusi 2007).

В отношении этапов базальной дивергенции *Neornithes* у орнитологов нет разногласий, за исключением геохронологических датировок. Первое разделение этой клады на древнебных *Paleognathae* и новобных *Neognathae* большинство специалистов относит к среднему мелу, датируя весьма различно: 110–120 *Mya* (Tuinen and Hedges 2001), около 91.5 *Mya* (Claramunt and Cracraft 2015) и даже 70–75 *Mya* (Prum et al. 2015). Следующее крупное эволюционное событие – разделение *Neognathae* на клады (когорты) *Neoaves* и *Galloanserae* – также датируется этими специалистами в очень широких пределах, от 105 до 67 *Mya*. Наибольшие расхождения современных макрофилогенетических гипотезах, как основанных на молекулярных (Jarvis et al. 2014, Claramunt and Cracraft 2015; Prum et al. 2015), так и морфологических данных (Livezey and Zusi 2007), заключаются в филогенетических отношениях между крупными кладами, обычно соответствующими в таксономическом отношении надотрядам. Кроме этого, расхождения наблюдаются в положении некоторых морфологически хорошо очерченных отрядов, которые всегда были «камнем преткновения» для орнитологов (например, *Columbiformes* и *Psittaciformes*), и некоторых «странных» филогенетических линий, представленных в современной орнитофауне единичными видами (например, птицы семейств *Mesitornithidae*, *Euryptygidae* и *Cariamidae*). Эти расхождения создают дополнительную проблему для анализа коэволюционных отношений перьевых клещей с птицами даже в том случае, если имеются хорошо разработанные филогенетические гипотезы для тех или иных семейств перьевых клещей. К этому следует добавить, что при макрофилогенетических построениях, основанных на молекулярных данных, нередко важным кладам,

объединяющим линии уровня отрядов, орнитологами не дается никаких даже условных названий.

В двух последующих разделах нами рассмотрены основные комплексы перьевых клещей, связанных с теми или иными отрядами современных птиц (Табл. 2, 3), их возможное происхождение и коэволюционные отношения различных семейств псороптидий с соответствующими группами хозяева. Для анализа в качестве основной макрофилогенетической системы птиц принята кладограмма Прума с совт. (Prum et al. 2015) (Рис. 18), названия отрядов птиц взяты из последней версии таксономической классификации Клементса с совт. (Clements et al. 2015). При обсуждении альтернативных гипотез происхождения и эволюции клещей на той или иной группе птиц, в случаях серьезного расхождения молекулярных и морфологических филогений птиц, в качестве традиционной системы, основанной на морфологических данных, используется филогения Ливезея и Зуси (Livezey and Zusi 2007). В случаях серьезного различия в названиях клад или таксонов уровня надотрядов приводятся альтернативные названия по разным авторам.

### 3.2. Фаунистические комплексы перьевых клещей на современных отрядах птиц

#### Когорта *Paleognathae*

**Отряд *Struthioniformes*.** Страусообразные согласно современным представлениям включают три рецентных вида, обитающих в Африке. С этих птиц достоверно известны четыре вида клещей специфичного им рода *Struthiopterolichus* (*Pterolichoidea*: *Pterolichidae*) (André 1960). В связи с неясностью его положения в пределах семейства и явной приуроченностью к оперению с плотными опахалами, которое не особенно сильно развито у страусов, вопрос происхождения этих клещей на страусах остается открытым. Неясно, являются ли эти клещи представителями древней паразитофауны страусов, или предок рода *Struthiopterolichus* переселился на *Struthio* с каких-то других более современных птиц.

Нахождение на страусах клеща *Paralges pachycnemis* (*Analgoidea*: *Dermoglyphidae*) (Trouessart 1885), цитируемое во многих последующих работах, по-видимому, является результатом контами-

Таблица 2. Распространение семейств и подсемейств Psoroptidia по отрядам птиц.

Семейство (подсемейство)	Виды	Роды	Отряды хозяев	Микробиотоп
<b>Analgidae Trouessart et Mégnin, 1884</b>				
<b>Alloptidae Gaud, 1957</b>	<b>175</b>	<b>29</b>		
Allortinae Gaud, 1957	149	20	Anseriformes, Charadriiformes, Gaviiformes, Gruiformes, Pelecaniformes, Phaethontiformes, Phoenicopteriformes, Procellariiformes,	Маховое оперение
Echinascinae Peterson, 1972	2	1	Procellariiformes	"
Microspalacinae Atyeo et Gaud, 1991	10	1	Procellariiformes	"
Oxualginae Peterson et Atyeo, 1972	14	7	Pelecaniformes, Phoenicopteriformes, Procellariiformes	"
<b>Analgidae Trouessart et Mégnin, 1884</b>	<b>~ 210</b>	<b>35</b>		
Analginae Trouessart et Mégnin, 1884	~110	12	Passeriformes	Пуховые и контурные перья тела
Ancyralginae Gaud, 1966	2	1	Accipitriformes	"
Anomalginae Gaud et Atyeo, 1982	6	3	Charadriiformes, Galliformes, Passeriformes, Piciformes	"
Kiwiaginae Gaud et Atyeo, 1982	3	1	Apterigiformes	"
Megnininae Gaud et Atyeo, 1982	~75	13	Columbiformes, Cuculiformes, Galliformes, Gruiformes, Musophagiformes, Tinamiformes	"
Protalaginae Dubinin, 1953	10	4	Apodiformes	"
Tillacarinae Gaud et Mouchet, 1959	4	1	Galliformes	"
<b>Arionacaridae Gaud &amp; Atyeo, 1977</b>	<b>7</b>	<b>4</b>	Charadriiformes, Galliformes, Passeriformes, Psittaciformes	Полости очиннов
<b>Avenzoariidae Oudemans, 1905</b>	<b>146</b>	<b>19</b>	Accipitriformes, Anseriformes, Charadriiformes, Pelecaniformes, Procellariiformes	
Avenzoariinae Oudemans, 1905	79	12	Charadriiformes	Маховое оперение
Bonnetellinae Atyeo et Gaud, 1981	67	7	Accipitriformes, Anseriformes, Charadriiformes, Pelecaniformes, Procellariiformes	"
<b>Cyotoditidae Oudemans, 1908</b>	<b>12</b>	<b>2</b>	Columbiformes, Galliformes, Passeriformes, Psittaciformes,	Носовая полость, воздушные мешки
<b>Dermaptionidae Fain, 1965</b>	<b>50</b>	<b>12</b>		
Aprocnemidocoptinae Mironov, Bochkov et Fain, 2005	1	1	Apodiformes (Apodi)	Перьевые фолликулы
Dermaptioninae Fain, 1965	49	11	Anseriformes, Charadriiformes, Columbiformes, Galliformes, Gruiformes, Apodiformes (Trochili), Passeriformes, Pelecaniformes, Psittaciformes	Кожа
<b>Dermoglyphidae Mégnin et Trouessart, 1884</b>	<b>20</b>	<b>5</b>	Anseriformes, Columbiformes, Coraciiformes, Galliformes, Passeriformes, Piciformes, Tinamiformis	Полости очиннов

Таблица 2. Продолжение.

Семейство (подсемейство)	Виды	Роды	Отряды хозяев	Микробиотоп
<b>Epidermoptidae Trouessart, 1892</b>	<b>61</b>	<b>18</b>		
Epidermoptinae Trouessart, 1892	48	12	Anseriformes, Galliformes, Gruiformes	Кожа
Lukoshcuscoptinae Oconnor, Klompen et Lambert, 1988	1	1	Apodiformes (Apodi)	Полости очиннов
Myialginae Trouessart, 1906	10	3	Accipitriformes, Galliformes, Passeriformes, Pelecaniformes	Кожа
Otocoptoidinae Fain et Bockhov, 2001	1	1	Columbiformes	Кожа
<b>Gaudoglyphidae Bruce et Johnston, 1976</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	Galliformes	Полости очиннов
<b>Heteropsoridae Oudemans, 1908</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	Passeriformes	Кожа
<b>Knemidokoptidae Dubinin, 1953</b>	<b>14</b>	<b>6</b>	Anseriformes, Charadriiformes, Columbiformes, Galliformes, Passeriformes, Piciformes, Psittaciformes	В коже и под чешуями ног
<b>Laminosiptidae Vitzthum, 1931</b>	<b>27</b>	<b>8</b>		
Laminosiptinae Vitzthum, 1931	4	1	Columbiformes, Galliformes, Passeriformes, Psittaciformes	Подкожные ткани
Faincoptinae Lukoschus et Lambert, 1979	23	7	Charadriiformes, Coliiformes, Columbiformes, Galliformes, Gruiformes, Passeriformes, Podicipediformes	Стенки очиннов
<b>Proctophylloidiidae Trouessart et Mégnin, 1884</b>	<b>~ 480</b>	<b>50</b>		
<b>Proctophylloidiinae Trouessart et Mégnin, 1884</b>	<b>~260</b>	<b>22</b>	Apodiformes (Trochili), Charadriiformes, Passeriformes, Piciformes	Маховое оперение
Pterodectinae Park et Atyeo, 1971	~220	28	Apodiformes (Trochili), Coraciiformes, Gruiformes, Musophagiformes (?), Passeriformes, Piciformes	Маховое оперение,
<b>Psoroptoididae Gaud, 1958</b>	<b>64</b>	<b>14</b>		
Paralgopsinae Fain, 1988	2	1	Psittaciformes	Полости очиннов
Pandalurinae Gaud et Atyeo, 1982	40	8	Anseriformes, Caprimulgiformes, Charadriiformes, Gruiformes, Opisthocomiformes, Piciformes, Psittaciformes, Strigiformes.	Пуховые и контурные перья
Psoroptoidinae Gaud, 1958	22	5	Bucerotiformes, Casuariformes	"
<b>Pteronyssidae Oudemans, 1941</b>	<b>242</b>	<b>23</b>	Coraciiformes, Passeriformes, Piciformes	Маховое оперение
Ptyssalgidae Atyeo et Gaud, 1979	1	1	Apodiformes (Trochili)	Полости очиннов
Pyrroglyphidae Cunliffe, 1958	47	19		

Таблица 2. Продолжение.

Семейство (подсемейство)	Виды	Роды	Отряды хозяев	Микробитоп
<i>Pyrogluphinae</i> Cunliffe, 1958	11	8	Passeriformes	Гнезда птиц, жилища человека
<i>Dermatophagoidinae</i> Fain, 1963	29	9	Passeriformes, Piciformes	Гнезда птиц, жилища человека
<i>Onychalginiae</i> Fain, 1988	7	2	Passeriformes, Piciformes	Пуховые и контурные перья
<b>Thysanoceridae</b> Atyeo et Peterson, 1972	<b>10</b>	<b>1</b>	Apodiformes (Apodi)	Маховое оперение
<b>Trouessartiidae</b> Gaud, 1957	<b>167</b>	<b>11</b>	Caprimulgiformes, Coraciiformes, Pissariiformes, Piciformes	Маховое оперение
<b>Turbinoptidae</b> Fain, 1957	<b>38</b>	<b>9</b>	Accipitriformes, Caprimulgiformes, Charadriiformes, Coraciiformes, Cuculiformes, Galliformes, Musophagiformes, Passeriformes, Piciformes	Носовая полость
<b>Xolalginidae</b> Dubinin, 1953	~ 120	26	Anseriformes, Bucerotiformes, Caprimulgiformes, Charadriiformes, Ciconiiformes, Coraciiformes, Falconiformes, Gruiformes, Musophagiformes, Opisthocomiformes, Passeriformes, Pelecaniformes, Phaethontiformes, Phoenicopteriformes, Procellariiformes, Psittaciformes	Пуховые и контурные перья
<i>Ingrassiinae</i> Gaud et Atyeo, 1981	~90	17	Coraciiformes, Cuculiformes, Passeriformes, Piciformes	"
<i>Xolalginiae</i> Dubinin, 1953	26	4	Coraciiformes, Cuculiformes, Passeriformes, Piciformes	"
<i>Zumptiinae</i> Gaud et Atyeo, 1981	6	5	Gruiformes,	"
<b>Pterolichoidea</b> Trouessart & Mègnin, 1884				
<b>Ascouracariidae</b> Gaud et Atyeo, 1976	<b>22</b>	<b>7</b>	Galliformes, Accipitriformes, Strigiformes, Psittaciformes, Musophagiformes, Caprimulgiformes, Piciformes и Passeriformes	Полости очин
<b>Caudiferidae</b> Gaud et Atyeo, 1978	<b>4</b>	<b>3</b>	Pelecaniformes	Маховое оперение
<b>Cheylabididae</b> Gaud, 1983	<b>5</b>	<b>3</b>	Accipitriformes, Pteroclitiformes	Маховое оперение
<b>Crypturoptidae</b> Gaud, Atyeo & Berla, 1973	<b>18</b>	<b>9</b>	Tinamiformes	Маховое оперение
<b>Eustathidae</b> Oudemans, 1905	<b>65</b>	<b>18</b>	Apodiformes (Apodi)	Маховое оперение
<b>Falculiferidae</b> Oudemans, 1905	<b>45</b>	<b>14</b>	Columbiformes	Маховое оперение
<b>Freyanidae</b> Dubinin, 1953	<b>75</b>	<b>17</b>		
<i>Burhinacarinae</i> Gaud et Atyeo, 1981	17	5	Charadriiformes, Eurypygiformes,	Маховое оперение
<i>Diomedacarinae</i> Gaud et Atyeo, 1981	1	1	Procellariiformes	"
<i>Freyaninae</i> Dubinin, 1953	49	8	Anseriformes, Phoenicopteriformes	"
<i>Michaelichinae</i>	8	3	Pelecaniformes	"

Таблица 2. Продолжение.

Семейство (подсемейство)	Виды	Роды	Отряды хозяев	Микробиотоп
<b>Gabuciniidae Gaud et Atyeo, 1975</b>	<b>72</b>	<b>16</b>	Accipitriformes, Coraciiformes, Cuculiformes, Falconiformes, Musophagiiformes, Otidiformes, Passeriformes, Piciformes	Маховое оперение
<b>Kiwilichidae Dabert, 1994</b>	<b>2</b>	<b>1</b>	Arterigiformes	Полости очинов
<b>Kramereellidae Gaud et Mouchet, 1961</b>	<b>52</b>	<b>7</b>	Gruiformes, Ciconiiformes, Falconiformes, Otidiformes, Pelecaniformes, Strigiformes	Маховое оперение
<b>Ochrolichidae Gaud et Atyeo, 1978</b>	<b>4</b>	<b>3</b>	Passeriformes	Маховое оперение
<b>Oconoriidae Gaud, Atyeo et Klompen, 1989</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	Strigiformes	Полости очинов
<b>Pterolichidae Trouessart et Mégnin, 1884</b>	<b>~ 390</b>	<b>122</b>		
Ardeacarinae Gaud, 1981	2	2	Pelecaniformes,	Маховое оперение
Ardealaignae Gaud, 1981	4	2	Pelecaniformes,	“
Magimelinae Gaud, 1972	35	6	Charadriiformes	“
Pterolichinae Trouessart et Mégnin, 1884	~ 345	108	Accipitriformes, Bucerotiformes, Caprimulgiformes, Charadriiformes, Coliiformes, Cuculiformes, Falconiformes, Galliformes, Gruiformes, Leptosomiformes, Musophagiiformes, Opisthocomiformes, Pelecaniformes, Psittaciformes, Strutioniformes	“
Xoloptoidinae Gaud, 1982	5	4	Ciconiiformes	“
<b>Ptiloxenidae Gaud, 1982</b>	<b>21</b>	<b>3</b>	Charadriiformes, Phoenicopteriformes, Podicipediformes	Маховое оперение
<b>Rectjaniuidae Gaud, 1961</b>	<b>7</b>	<b>1</b>	Anseriformes	Маховое оперение
<b>Syringobiidae Trouessart, 1897</b>	<b>75</b>	<b>17</b>	Charadriiformes	Полости очинов
<b>Thoracosathesidae Gaud &amp; Mouchet, 1959</b>	<b>2</b>	<b>1</b>	Galliformes	Маховое оперение
<b>Vexillariidae Gaud et Mouchet, 1959</b>	<b>39</b>	<b>12</b>	Bucerotiformes	Маховое оперение
Calaobiinae Gaud et Atyeo, 1976	24	9		
Vexillariidae Gaud et Mouchet, 1959	15	3		“

Таблица 3. Распределение семейств Psoroptidia по отрядам птиц.

Отряды	Семейства клещей
<b>Paleognathae</b>	
Struthioniformes	P: Pterolichidae
Rheiformes	P: Pterolichidae (?)
Apterigiformes	A: Analgidae P: Kiwilichidae
Casuariformes	A: Psoroptoididae
Tinamiformes	A: Analgidae, Dermoglyphidae, P: Crypturoptidae
<b>Galloanserae</b>	
Galliformes	A: Analgidae, Apionacaridae, Dermoglyphidae, Dermationidae, Epidermoptidae, Gaudoglyphidae, Knemidocoptidae, Laminosioptidae (L, F), Turbinoptidae, Cytoditidae, P: Ascouracaridae, Pterolichidae, Thoracosathesidae
Anseriformes	A: Analgidae, Avenzariidae, Alloptidae, Dermationidae, Laminosioptidae, Xolalgidae,, P: Freyanidae, Rectijanuidae
<b>Neoaves</b>	
Caprimulgiformes	A: Psoroptoididae, Trouessartiidae, P: Ascouracaridae, Pterolichidae,
Apodiformes (Apodi)	A: Analgidae, Thysanocercidae, Epidermoptidae, Dermationidae, P: Eustathiidae
Apodiformes (Trochili)	A: Analgidae, Ptyssalgidae, Proctophyllodidae, Dermationidae
Musophagiformes	A: Analgidae, Proctophyllodidae, Xolalgidae, P: Pterolichidae, Gabuciniidae
Otidiformes	P: Gabuciniidae
Cuculiformes	A: Analgidae, Xolalgidae, P: Pterolichidae, Gabuciniidae
Mesitorniformes	–
Pteroclimiformes	P: Cheylabididae
Columbiformes	A: Analgidae, Knemidocoptidae, Laminosioptidae (L, F), P: Falcuiferidae
Gruiformes	A: Alloptidae, Psoroptoididae, Xolalgidae, Laminosioptidae (F), P: Pterolichidae, Kramerellidae
Phoenicopteriformes	A: Alloptidae, Xolalgidae, P: Freyanidae
Podicipediformes	A: Laminosioptidae (F), Xolalgidae, P: Ptiloxenidae
Charadriiformes	A: Analgidae, Apionacaridae, Alloptidae, Xolalgidae, Laminosioptidae (F), P: Freyanidae, Pterolichidae, Syringobiidae
Eurypygiformes	P: Freyanidae
Phaethontiformes	A: Alloptidae, Xolalgidae
Gaviiformes	A: Alloptidae
Spheniciformes	A: Xolalgidae (?)
Procellariiformes	A: Alloptidae, Avenzoariidae, Xolalgidae, P: Freyanidae
Ciconiiformes	A: Xolalgidae, P: Kramerellidae
Pelecaniformes	A: Alloptidae, Avenzoariidae, Dermationidae, Xolalgidae, P: Kramerellidae, Pterolichidae
Opisthocomiformes	A: Psoroptoididae, Xolalgidae, P: Pterolichidae
Accipitriformes	A: Analgidae, Avenzoariidae, Xolalgidae, P: Gabuciniidae, Pterolichidae
Strigiformes	A: Psoroptoididae, Xolalgidae, P: Kramerellidae, Oconnoriidae
Coliiformes	A: Analgidae, Laminosioptidae (F), P: Pterolichidae
Leptosomiformes	P: Pterolichidae
Trogoniformes	A: Proctophyllodidae
Bucerotiformes	A: Psoroptoididae, Pteronyssidae, Xolalgidae, P: Pterolichidae, Vexillariidae
Coraciiformes	A: Proctophyllodidae, Trouessartiidae, P: Gabuciniidae, Pterolichidae
Piciformes	A: Proctophyllodidae, Psoroptoididae, Pteronyssidae, Trouessartiidae, P: Gabuciniidae
Cariamiformes	P: Pterolichidae
Falconiformes	A: Xolalgidae, P: Gabuciniidae, P: Pterolichidae
Psittaciformes	A: Laminosioptidae (L, F), Psoroptoididae, Xolalgidae, P: Pterolichidae
Passeriformes	A: Analgidae, Apionacaridae, Dermoglyphidae, Laminosioptidae (L, F), Proctophyllodidae, Pteronyssidae, Trouessartiidae, Xolalgidae, P: Ochrolichidae, Gabuciniidae

Примечание: **A** – Analgoidea, **P** – Pterolichoidea, **L** – Laminosioptinae, **F** – Faincoptidae, (?) – вероятно контаминация, система птиц дана по: Prum et al. (2015)



нации при сборе материала с музейных экспонатов (Gaud 1974a).

**Отряд Casuariiformes.** Казуарообразные подразделяются на два семейства – Casuaridae (3 вида) и Dromadidae (1 вид), распространённые в Австралии и Новой Гвинее. В настоящее время известен только один вид перьевого клеща – *Hexacaudalgus characurus* (Analgoidea: Psoroptoididae), обитающий на казуарах (Proctor 2001; Mironov and Proctor 2005, Mironov 2007b). Исходя из уникальных морфологических особенностей и крайне обособленного положения этого вида в семействе, наиболее вероятно, что этот вид может представлять своего рода реликт паразитофауны, сохранившейся у казуарообразных.

**Отряд Rheiformes.** Страусы нанду включают два рецентных вида рода *Rhea*. На *Rhea americana* отмечали вид *Strutiopterolichus bicaudatus* (Pterolichidae), тот же самый, что обитает на африканских страусах (André 1960). Эта находка, несомненно, является результатом контаминации, т.к. все подобные сборы клещей со страусов, как в XIX, так и XX веках проводили в условиях зоопарков или с музейных коллекций, а не с диких особей. Таким образом, нанду (или американские страусы), являются единственным отрядом, с которого специфичные перьевые клещи неизвестны.

**Отряд Apterygiformes.** Киви включают пять видов рода *Apteryx*, являющихся эндемиками Новой Зеландии. На этих птицах обитают клещи двух семейств – Kiwilichidae (Pterolichoidea) и Analgidae (Analgoidea). Сем. Kiwilichidae включает два вида и специфично киви. Эти клещи обитают в полости очинов крупных перьев (Dabert 1994). Сем. Analgidae представлено тремя видами специфичного для киви подсем. Kiwialginae (Gaud and Atyeo 1970), клещи которого обитают в волосовидном оперении тела. Оба семейства, несомненно, представляют собой первичную фауну перьевых клещей на киви.

**Отряд Tinamiformes.** Тинаму включают 47 видов в девяти родах и являются эндемиками Южной Америки. На этих птицах обитают перьевые клещи трех семейств (Gaud et al. 1973; Dabert and Skoracki 2004). Клещи сем. Crypturoptidae (Pterolichoidea), специфичного этому отряду птиц, – обитатели махового оперения. Надсем. Analgoidea представлено на тинаму двумя семействами: виды рода *Crypturalges*, наиболее обособленного в подсем. Megniniinae (Analgidae), оби-

тают в пуховом и контурном оперении тела, клещи из группы родов *Neumannella* (Dermoglyphidae) обитают в полости очинов крупных перьев крыльев. Все таксоны перьевых клещей, связанные с тинаму, несомненно, являются первичной фауной этого отряда птиц.

### Корорта Galloanserae

**Отряд Galliformes.** Курообразные насчитывают около 300 видов, обычно распределяемых в пять семейств: Megapodidae, Cracidae, Numididae, Odonthophoridae и Phasianidae (Kriegs et al. 2007). Перьевые клещи обоих надсемейств хорошо представлены на хозяевах всех пяти семейств курообразных. На маховом оперении курообразных обитают представители обширной родовой группы *Pterolichus* (Pterolichoidea: Pterolichidae), насчитывающей 37 родов; причем на одном виде хозяина могут совместно паразитировать представители двух–трех родов (Gaud 1965; Atyeo and Gaud 1992). На большеногих курах Megapodidae, эндемиках Австралии и Новой Гвинее, на маховом оперении обитают также клещи сем. Thoracosathesidae (Pterolichoidea) (Atyeyo 1992). Следует отметить, что данное небольшое семейство (1 род, 2 вида) явно выделено необоснованно, и эти клещи представляют собой просто линию сильно модифицированных клещей сем. Pterolichidae. На пуховом и контурном оперении у курообразных обитают клещи обширного рода *Megninia* (Analgoidea: Analgidae) (Gaud 1965; Gaud et al. 1985). Кроме этого, у курообразных в различных микростациях обитают следующие представители надсем. Analgoidea: в очинах паразитируют клещи семейств Dermoglyphidae и Apionacaridae (Bruce and Johnston 1976), на коже – Epidermoptidae и Dermationidae (Fain 1965), в носовой полости – Turbinoptidae и Cytoditidae (Fain 1977), в подкожной клетчатке и в стенках очинов – Laminosioptidae (подсемейства Laminosioptinae и Faincoptinae, соответственно) (Fain 1981; Fain and Perez 1990). В очинах также паразитируют клещи сем. Ascouracaridae (Pterolichoidea) (Proctor 1999). Исходя из филогенетического положения представителей перечисленных семейств клещей и их распространения по современным отрядам птиц, можно заключить, что все эти группировки, по-видимому, представляют первичную фауну на курообразных.

**Отряд Anseriformes.** Гусеобразные включают более 170 видов, распределяемых в три семейства: Anhimidae (3 вида), Anseranatidae (1 вид), Anatidae (около 170 видов). На маховом оперении этих птиц обитают представители четырех семейств: Avenzoariidae и Alloptidae (Analgoidea), Rectijanuidae и Freyanidae (Pterolichoidea). Среди них сем. Rectijanuidae специфично гусеобразным (Atyeo and Peterson 1976) и, вероятнее всего, представляет первичную фауну этих птиц. Сем. Avenzoariidae представлено группой родов *Bdellorhynchus*, специфичной гусеобразным, сем. Freyanidae – подсем. Freyaninae, чьи представители также связаны только с гусеобразными, а сем. Alloptidae – группой родов *Brephosceles*, представители которой широко распространены и на других отрядах водных птиц (Дубинин 1950, 1956; Peterson 1971; Peterson and Atyeo 1972; Gaud and Atyeo 1985b). В пуховом оперении обитают клещи подсем. Ingrassiinae (Analgoidea: Xolalgidae). В пуховом оперении пеламедей (Anhimidae), наиболее архаичном семействе гусеобразных, обитает *Anhimomegninia longipes* – единственный представитель сем. Analgidae на гусеобразных (Mironov 2009b). Кроме этого, на коже паразитируют клещи семейств Epidermoptidae и Dermationidae, в полости очинков – Dermoglyphidae, в стенках очинков – Laminosioptidae (Faincortinae). Таксономические группировки перьевых клещей из семейств Avenzoariidae, Alloptidae, Xolalgidae и Freyanidae, связанные с гусеобразными, в пределах своих семейств являются эволюционно продвинутыми. Поэтому весьма вероятно, что все эти клещи (группа *Bdellorhynchus*, группа *Brephosceles*, группа *Ingrassia* и подсем. Freyaninae) представляют у таких архаичных птиц, как гусеобразные, вторичную паразитофауну, тогда как, клещи двух других семейств (Analgidae и Rectijanuidae), несомненно, представляют на гусеобразных первичную паразитофауну.

### Когорта Neoaves

**Отряд Gruiformes.** Журавлеобразные включают внешне довольно разнородных птиц, и состав этого отряда (даже в отношении семейств) у специалистов сильно различается (Livezey and Zusi 2007). Согласно системе, разработанной на основе молекулярных данных, этот отряд насчитывает около 180 видов шести семейств: Psophidae,

Gruidae, Aramidae, Heliornithidae, Sarothruridae и Rallidae (Calamunt and Cracraft 2015; Prum et al. 2015). Последнее семейство (пастушковые) объединяет более чем три четверти видов всего отряда. Отряд журавлеобразных образует самую базальную ветвь «водных» птиц по отношению к таким продвинутым отрядам, как ржанкообразные и пеликанообразные (клада Aequorlornithes), возникшую вскоре после К-Т вымирания (Рис. 18). Наиболее многообразна фауна перьевых клещей на таких мелких журавлеобразных, как пастушковые и лапчатонogi Heliornithidae. Обитатели махового оперения журавлеобразных представлены клещами трех семейств: Alloptidae (Analgoidea), Pterolichidae и Kramerellidae (Pterolichoidea). Сем. Alloptidae представлено группой родов *Brephosceles*, сем. Pterolichidae – группой родов *Grallobia*, наиболее многообразной на пастушковых Rallidae. У журавлиных (Gruidae) к клещам этих родовых групп добавляются еще представители рода *Pseudogabucinia* (Kramerellidae). На пуховых и контурных перьях журавлеобразных обычно сосуществуют виды родов *Megniniella* и *Metanalges* (Analgidae: Megniniinae). У пастушковых в этом типе оперения обитают клещи сем. Xolalgidae из двух подсемейств – Ingrassiinae и Zumptiinae. Кроме того, у пастушковых в пуховом оперении паразитируют также виды рода *Temnalges* (Psoroptoididae: Pandalurinae). По-видимому, большая часть паразитофауны журавлеобразных, возможно, за исключением представителей семейств Psoroptoididae и Kramerellidae, является первичной по происхождению.

Интересно отметить, что у индонезийских пастушковых рода *Rallina* (Sarothruridae), на маховых перьях обитает клещ *Montesauria ralliculae* (Analgoidea: Proctophyllodidae) – вид, относительно недавно перешедший на этих хозяев с воробьинообразных.

**Отряд Charadriiformes.** Ржанкообразные насчитывают около 370 видов, распределяемых в 20–22 семейства и пять–шесть подотрядов. Обычно этот отряд сближают с журавлеобразными (Livezey and Zusi 2007) или голубеобразными (Paton et al. 2003), но по самым современным данным он наиболее близок к клade фламинго и поганок (Prum et al. 2015) (Рис. 18). Фауна перьевых клещей ржанкообразных чрезвычайно богата; при этом у куликов (Scolopaci) она наиболее многообразна по составу семейств. На маховом оперении

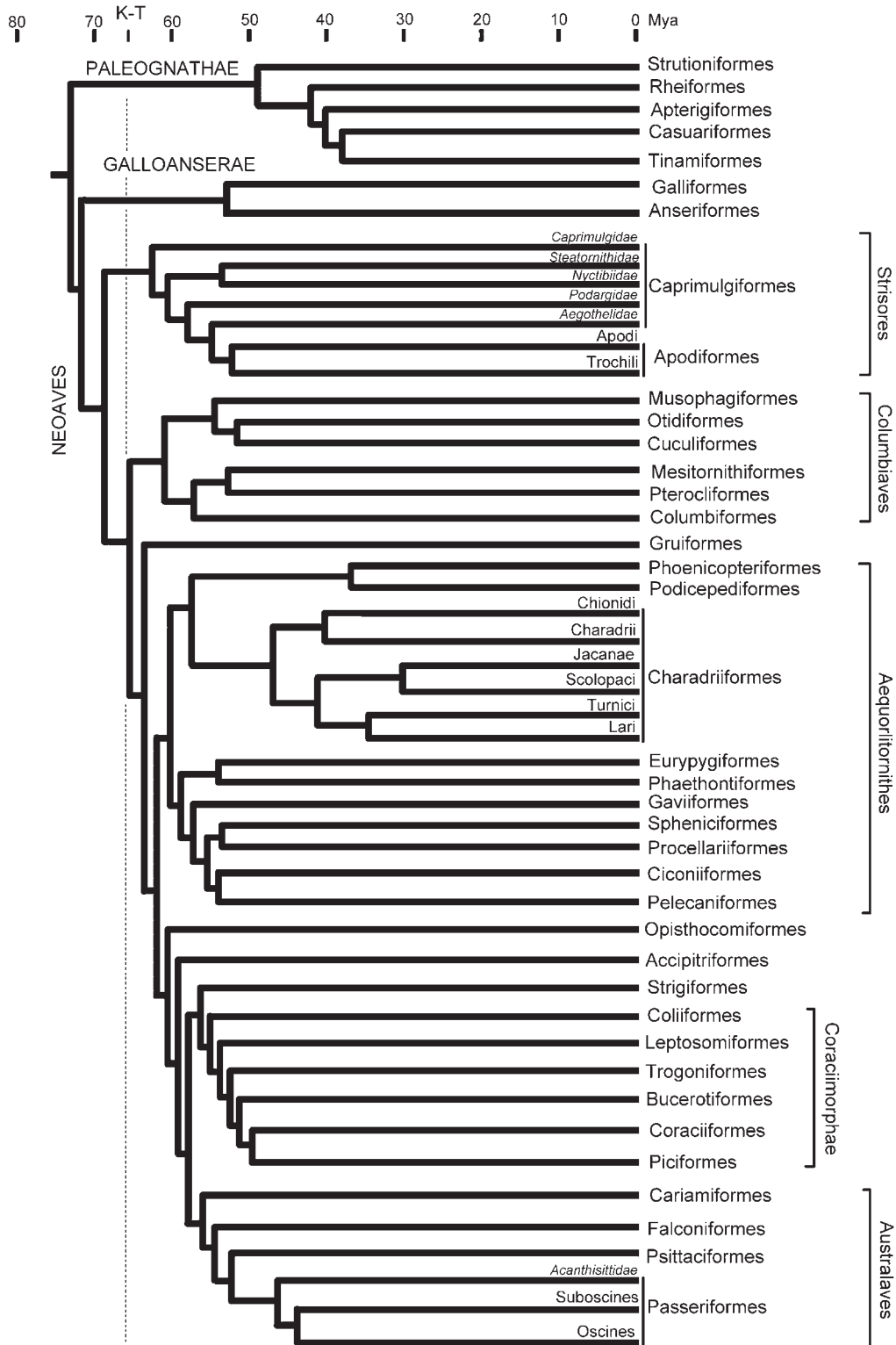


Рис. 18. Филогения птиц на основе молекулярных данных. По: Prum et al. (2015), упрощено.

ржанкообразных могут совместно обитать представители нескольких семейств.

Сем. Alloptidae (Analgoidea) распространено практически по всем семействам ржанкообразных, на которых представлено либо группой родов *Alloptes*, либо *Brephosceles*, а на некоторых семействах (например Scolopacidae) – обеими группами. Сем. Avenzoariidae (Analgoidea) представлено специфичным ржанкообразным подсем. Avenzoariinae, наиболее широко распространенном на подотрядах собственно куликов Scolopaci, ржанковых Charadrii и зобатых бегунков Thinocori (Gaud 1972; Mironov and Dabert 1997).

Не менее многообразны на маховом оперении у птиц этого отряда и клещи надсем. Pterolichoidea. Почти на всех группах ржанкообразных, исключая чайковых Larii, обитают клещи сем. Pterolichidae, представленного специфичным подсем. Magimeliinae. Сем. Freyanidae распространено менее широко: клещи специфичного ржанкообразным подсем. Burhinacarinae обитают на авдотках Burhinidae и ржанках Charadriidae (Gaud and Atyeo 1982a). На некоторых семействах подотряда Charadrii (Haematopodidae и Recurvirostridae) клещи сем. Pterolichidae замещены представителями сем. Ptiloxenidae (Gaud 1972). Клещи последнего семейства, вероятнее всего, унаследованы птицами подотряда Charadrii от общих предков с фламинго (Phoenicopteriformes) и поганками (Podicipediformes), хотя не исключен и их переход на ржанкообразных с представителей двух последних отрядов.

На большинстве представителей подотряда Lari (чайках Laridae, крачках Sternidae, поморниках Stercorariidae и рачьих ржанках Dromadeidae) клещи подсем. Avenzoariinae замещены видами рода *Zachvatkinia* (Avenzoariidae: Bonnetellinae), переселившимися с трубконосых (Миронов 1991; Mironov and Dabert 1999).

В полости очинов махового оперения обитают виды специфичного ржанкообразным сем. Syringobiidae, причем не только на одном виде хозяина, но и в одном очине совместно могут обитать представители разных родов. В пуховом оперении ржанкообразных обитают только клещи сем. Xolalgidae, представленные различными родами группы *Ingrassia* (Ingrassiinae) (Gaud 1972). На кожных покровах известны только клещи сем. Dermationidae (Bochkov and Mironov 2015).

Среди этого многообразия семейств только представители рода *Zachvatkinia* (Avenzoariidae) достоверно представляют собой вторичную паразитофауну, тогда как все остальные, скорее всего, – первичную. Среди семейств ржанкообразных наиболее обедненной паразитофауной обладают чистиковые Alcidae (Lari), у которых в связи с нырянием сохранились только клещи рода *Alloptes* (Alloptidae), а все остальные группы перьевых клещей вымерли.

**Отряд Podicipediformes.** Поганкообразные, или поганки, – небольшой и очень однородный отряд птиц, насчитывающий 23 вида шести родов. Достаточно долгое время их сближали с гагарами Gaviiformes (Livezey and Zusi 2007), однако последние исследования отчетливо показали их ближайшее родство с фламинго Phoenicopteriformes, а обоих отрядов – с ржанкообразными Charadriiformes (Prum et al. 2015), что давно декларировалось и некоторыми палеонтологами (Olsson and Fedducia 1980; Mayr 2004). Подобно другим ныряющим птицам, поганкообразные обладают довольно ограниченной фауной перьевых клещей. На маховом оперении обитают только представители сем. Ptiloxenidae, в стенках очинов крупных перьев – Laminosioptidae (Faincoptinae) и на пуховом и контурном оперении тела – Xolalgidae (Ingrassiinae) (Gaud 1974a). Все эти группы клещей, несомненная, принадлежат к первичной паразитофауне. Многочисленные группы перьевых клещей, обитающие на родственных им ржанкообразных, по-видимому, вымерли в связи усилением связи этих птиц с водной средой.

**Отряд Phoenicopteriformes.** Фламингообразные – хорошо очерченный отряд, включающий пять видов, объединяемых в два–три рода. Филогенетические связи этих птиц долгое время были загадкой для орнитологов, и обычно их включали в весьма разнородный отряд голенастых птиц (Ciconiiformes), вместе с аистами и цаплями в качестве сильно обособленного семейства (Livezey and Zusi 2007). Лишь недавно было установлено его родство с поганкообразными, а также ржанкообразными (Mayr 2004; Prum et al. 2015). В отличие от ближайших к ним поганкообразных набор семейств в фауне перьевых клещей фламинго более богат и близок к таковому ржанкообразных и, в частности, куликов-сорок Haematopodidae и шилоклювок Recurvirostridae (Charadrii). На маховом оперении фламинго

сем. Freyanidae представлено монотипичным родом *Halleria* (Freyaninae), сем. Alloptidae – видами рода *Brephosceles* и специфичным родом *Rhynchalloptes*, сем. Xollalgidae – видами рода *Ingrassia* (Xollalgidae: Ingrassiinae) (Peterson and Atyeo 1977). По-видимому, вся фауна перьевых клещей, связанных с фламинго, является первичной, унаследованной от общих предков клады Gruiformes–Aequorlitorithes.

**Отряд Gaviiformes.** Современные гагарообразные включают пять видов рода *Gavia*, распространенных в северном полушарии. Этот отряд представляет собой одну из базальных линий среди «водных» птиц клады Aequorlitorithes (Prum et al. 2015). В связи с тесной связью этих птиц с водной средой данные хозяева утратили почти всю фауну перьевых клещей и только на маховых перьях этих птиц сохранились клещи рода *Brephosceles* (Alloptidae), несомненно, представляющих первичную паразитофауну.

**Отряд Procellariiformes.** Буревестникообразные, или трубконосые, насчитывают около 140 видов, распределяемых обычно в четыре семейства, и являются одной из центральных ветвей среди «водных» птиц клады Aequorlitorithes (Prum et al. 2015) (Рис. 18). Отряд в целом характеризуется очень богатой фауной перьевых клещей, которая наиболее многообразна у представителей самого архаичного семейства – альбатросов Diomedaeidae – и наименее многообразна – у продвинутого семейства ныряющих буревестников Pelecanoididae. На маховом оперении всех трубконосых обитают клещи семейств Alloptidae, Avenzoarriidae и Freyanidae. Первое семейство представлено клещами трех отдельных филогенетических линий, характеризующихся различной степенью морфологической специализации: Oxyalginiae, линия подсемейств Echinacarinae–Microspalacinae и род *Brephosceles*. Клещи подсем. Oxyalginiae – узкие сигарообразные клещи, по-видимому, локализуются в зонах наиболее низких коридоров в опахале, причем наиболее продвинутые формы обитают на самых специализированных трубконосых – ныряющих буревестниках (Peterson and Atyeo 1972). Клещи линии Echinacarinae–Microspalacinae представлены сильно уплощенными клещами, имеющими широкие боковые выросты, увеличивающие ширину идиосомы. Они обитают в зонах с высокими коридорами, ближе к стержню пера.

Подсем. Echinacarinae специфично альбатросам, а Microspalacinae распространено на качурках, обыкновенных и ныряющих буревестниках (Peterson 1972; Atyeo and Gaud 1991b). Виды архаичного рода *Brephosceles* (Alloptinae) распространены по всем семействам трубконосых; при этом у каждого вида хозяина этот род представлен двумя–тремя видами, принадлежащими, в свою очередь, к различным линиям (группам видов) (Peterson 1971).

Сем. Avenzoariidae представлено на трубконосах также двумя отдельными линиями подсем. Bonnetellinae. Виды рода *Zachvatkinia* обитают на крупных маховых перьях, тогда как значительно меньшие по размеру виды родов *Promegnina* и *Rhinozachvatkinia* – на кроющих перьях крыльев. Виды рода *Zachvatkinia* вымерли на ныряющих буревестниках, видимо, в связи их специфическим образом жизни, сходным с таковым чистиковых Alcidae (Charadriiformes). Только у альбатросов на маховых перьях обитают клещи сем. Freyanidae, представленные монотипичным подсем. Diomedacarinae (Gaud and Atyeo 1982a).

На пуховых и контурных перьях тела обитают клещи сем. Xollalgidae, принадлежащие к подсем. Ingrassiinae. На всех семействах трубконосых обитают виды рода *Ingrassia*; кроме того, у буревестников Procellariidae встречаются виды рода *Opetiopoda*, представляющего отдельную и самую архаичную линию в подсемействе Ingrassiinae (Gaud and Atyeo 1981a).

По-видимому, вся фауна перьевых клещей трубконосых является первичной по происхождению. В ходе сопряженной эволюции этих клещей с трубконосыми у большинства семейств перьевых клещей происходили дубликации (умножение) отдельных филогенетических линий в ходе освоения новых ниш в пределах одного типа оперения. Вместе с тем, однако, в меньшей степени происходило и вымирание отдельных филогенетических линий клещей в связи с особенностями экологии хозяев.

**Отряд Sphenisciformes.** Пингвины включают около 20 видов шести родов и распространены исключительно в южном полушарии. С середины XX века, когда начались интенсивные исследования фауны перьевых клещей, специалисты полагают, что на пингвинах перьевые клещи вымерли, поскольку не смогли приспособиться к их сильно изменившемуся перьевому покрову. Недавно на

музейных экземплярах пингвинов рода *Eudyptula* из Австралии и Новой Зеландии были обнаружены клещи рода *Ingrassia* (Xolalgidae: Ingrassiinae). Эти клещи оказались очень близки к видам, обитающим на буревестниках (Procellariiformes: Procellariidae) (Mironov and Proctor 2008). Хотя пингвины являются ближайшими родственниками трубконосых, и можно было бы предположить, что пингвины унаследовали этих клещей от общего предка, более вероятной является гипотеза, что эти клещи перешли с трубконосых или способны какое-то время выживать на пингвинах. Известно, что мелкие виды пингвинов (в том числе рода *Eudyptula*, обитающие в умеренных широтах) могут совместно обитать в одной норе с буревестниками (Reilly and Balmford 1975).

**Отряд Pelecaniformes.** К пеликанообразным, или веслоногим, относят весьма разнородных по внешнему облику и биологии «водных» птиц. Согласно самым последним филогенетическим концепциям к этому отряду принадлежит более 180 видов, распределяемых в девять семейств (Claramunt and Cracraft 2015; Prum et al. 2015). Вместе с трубконосыми (Procellariiformes) этот отряд составляет одну из основных линий «водных» птиц – Aequorlitorinithes. Следует добавить, что по современной концепции он также включает почти все семейства, ранее относимые к отряду голенастых (Ciconiiformes), в котором теперь оставлены только собственно аисты Ciconiidae. В то же время ранее относимые к пеликанообразным фаэтоны выделены в настоящее время в самостоятельный отряд – Phaethontiformes (Prum et al. 2015).

Фауна перьевых клещей у пеликанообразных разных семейств весьма разнородна. Так, на маховом оперении пеликанообразных встречаются клещи четырех семейств. Сем. Avenzoariidae представлено родом *Scutomegnina* (Bonnetellinae), который широко распространен на пеликанах Pelecanidae, бакланах Phalacrocoracidae, олушах Sulidae, змеешейках Anhingidae и ибисах Threskiornithidae (Mironov 2000). Клещи сем. Alloptidae распространены почти на всех семействах пеликанообразных, за исключением цапель, и представлены видами 13 родов подсем. Alloptinae (Atyeo and Peterson 1966; Peterson 1971; Peterson and Atyeo 1972; Gaud 1982b; Mironov and Perez 2000). Кроме того, на маховом оперении бакланов и олушей обитают клещи сем. Freyanidae, представленного на них специфичным подсем.

Michaeliinae (Gaud and Atyeo 1982c). На маховом оперении цапель Ardeidae, в отличие от всех остальных пеликанообразных, обитают клещи двух подсемейств сем. Pterolichidae (Adreacarinae и Ardeialginae). На пуховом оперении тела пеликанообразных всех семейств обитают только представители подсем. Ingrassiinae (Xolalgidae).

Большая часть групп перьевых клещей на пеликанообразных, вероятно, являются первичными. Довольно мозаичное распределение таксонов клещей приуроченных к маховому оперению, скорее всего, является результатом вымирания отдельных группировок в связи с особенностями биологии хозяев.

**Отряд Ciconiiformes.** К аистообразным, ранее также, называемых голенастыми, в большинстве традиционных систем (см. Livezey and Zusi 2007) относили таких птиц как аисты, цапли, ибисы, китоглавы и даже фламинго. Согласно современным системам, основанным на молекулярных данных, в отряд Ciconiiformes теперь входит только семейство аистов (Ciconiidae), насчитывающее 19 видов в шести родах, тогда как все остальные ранее включаемые в него семейства, перенесены в отряд пеликанообразных (Prum et al. 2015). Фауна перьевых клещей, связанная с аистами, не отличается многообразием и представлена тремя семействами Kramerellidae, Pterolichidae (Pterolichoidea) и Xolalgidae (Analgoidea) (Gaud 1982; Perez and Atyeo 1992). Клещи двух первых семейств обитают на маховом оперении аистов. Сем. Pterolichidae представлено на аистах специфичным подсем. Xoloptoidinae, включающим пять видов четырех родов, а сем. Kramerellidae – двумя родами, *Freyanopterolichus* и *Pseudogabucinia*. Виды рода *Freyanopterolichus* наиболее многочисленны на аистах (6 видов), однако его представители встречаются также на ибисах (Pelecaniformes: Threskiornithidae). *Pseudogabucinia ciconiae* – единственный вид рода связанный с аистами; остальные виды распространены на птицах достаточно далеких отрядов (Falconiformes, Gruiformes, Otidiformes). В оперении тела аистов рода *Mycteria* обитают клещи специфичного рода *Mycterialges* (Xolalgidae: Ingrassiinae). По-видимому, большинство таксономических групп обитающих на аистообразных, за исключением рода *Pseudogabucinia* представляют собой первичную паразитофауну. Незначительное многообразие семейств перьевых клещей у

аистообразных, по сравнению со многими другими «водными» отрядами птиц, скорее всего является результатом вымирания, вероятно, в силу каких-то особенностей биологии хозяев.

**Отряд Phaethontiformes.** Во всех предшествующих системах фаэтонов (3 вида рода *Phaethon*) включали в отряд пеликанообразных в качестве отдельного семейства или подотряда (Livezey and Zusi 2007). В последней системе они выделены в самостоятельный отряд, представляющий собой сестринскую линию по отношению к кладе, объединяющей трубконосов, пингвинов и пеликанообразных (Jarvis et al. 2014; Prum et al. 2015). На фаэтонах известны представители двух родов сем. Alloptidae. Род *Laminalloptes* включает три вида (Atyeo and Peterson, 1967) и *Onychalloptes* – два вида (Peterson and Atyeo 1968). Все пять видов обитают совместно, занимая различные участки махового оперения и дистальные части опахал контурных перьев. На пуховом оперении обитает один вид рода *Ingrassia* (Xolalgidae: Ingrassiinae). Все остальные группы перьевых клещей, которые потенциально могли быть унаследованы от общего предка ветви Aequorlitorornithes, очевидно, вымерли.

**Отряд Eurypygiformes.** Этот отряд, близкий фаэтонам, установлен в последних макрофилогенетических системах (Jarvis et al. 2014) и включает только солнечную цаплю *Eurypyga helias* (Eurypygiidae) из Южной Америки и кагу *Rhynchoceros jubatus* (Rhynchocetidae), эндемика Новой Каледонии. У солнечной цапли на маховом оперении обитает *Cauralicola longicrura* (Freyanidae: Burhinacarinae) (Gaud and Atyeo 1982a); этот монотипичный род, несомненно представляет реликтовую фауну данного хозяина. На кагу перьевые клещи неизвестны.

**Отряд Accipitriformes.** До недавнего времени все дневные хищные птицы объединялись в единый отряд Falconiformes, однако исследования последнего десятилетия показали, что они принадлежат к двум различным и неродственным ветвям (Jarvis et al. 2014; Prum et al. 2015). При этом ястребообразные Accipitriformes образуют линию, возникающую между «водными» птицами Aequorlitorornithes и кладой Coraciimorphae–Passeriformes. Согласно данной концепции ястребообразные включают 260 видов в четырех семействах. Большая часть этих видов (около 250) объединяется в семейство ястребиных Accipitridae.

На маховом оперении ястребиных Accipitridae, грифов нового света Cathartidae и птиц-секретарей Sagittariidae широко распространены клещи сем. Gabuciniidae, представленные специфичными родами *Hieracoliclas*, *Aetacarus* и *Cathartacarus*. (Gaud 1983c; Gaud and Atyeo 1975a; Mironov et al. 2007). Кроме того, у разных ястребиных широко распространен род *Pseudalloptimus* (Pterolichidae), обитающий совместно в соответствующими видами сем. Gabuciniidae (Gaud, 1988a). У скопы *Pandion haliaetus* (Pandionidae) клещи этих семейств замещены видом *Pandionacarus fuscus* (Avenzoariidae: Bonnetellinae), предок которого переселился на данного хозяина, вероятнее всего, с пеликанообразных.

На пуховом оперении ястребиных и грифов Нового Света обитают представители специфичного подсем. Ancyrarginae (Analgidae) (Mironov and Galloway 2003). У скопы в этой микростанции обитает *Analloptes buettikeri* (Xolalgidae: Ingrassiinae) – вид, вероятно, переселившийся на скопу с журавлеобразных (Mironov 1997).

Таким образом, среди ястребообразных только у ястребиных, грифов Нового Света и птиц-секретарей фауна перьевых клещей, по-видимому, первична, тогда как у скопы полностью вторична.

**Отряд Falconiformes.** Согласно последним исследованиям (Jarvis et al. 2014; Prum et al. 2015) соколообразные образуют совершенно отдельную от ястребообразных филогенетическую ветвь и занимают промежуточное положение между надотрядом Coraciimorphae и кладой Psittaciformes–Passeriformes (Рис. 18). Соколообразные насчитывают около 65 видов единственного семейства Falconidae, объединяющего соколов и каракар.

На маховом оперении у соколообразных мозаично распространены клещи из разных семейств; на соколах (*Falco* и др.) обитают представители двух различных линий сем. Pterolichidae, роды *Falcolichus* (Pterolichinae) и *Eroplichus* (Eroplichinae) (Gaud 1983b). Кроме того, у тех же соколов встречаются виды рода *Pseudogabucinia* (Kramerellidae). На каркарах (*Ibycter*, *Daptrius*) обитают клещи сем. Gabuciniidae, представленные специфичным родом *Metagabucinia* (Mironov et al. 2007). На пуховом и контурном оперении соколообразных паразитируют виды рода *Dubinina* (Xolalgidae: Ingrassiinae) (Mironov and Galloway 2014). По-видимому, большая часть фауны пе-

рьевых клещей соколообразных, за исключением сем. Kramerellidae, является первичной.

**Отряды Columbiformes** (голубеобразные), **Pteroclidiformes** (рябки) и **Mesitornithiformes** (мадагаскарские пастушки). Эти три близкородственных отряда согласно последним исследованиям образуют надотряд Columbimorphae и, как предполагается, могут иметь даже более древнее происхождение, чем представители клады Gruiformes–Aequorlitorinithes (Jarvis et al. 2014; Prum et al. 2015). Голубеобразные – самый многочисленный отряд в этой группировке, включает около 330 рецентных видов, рябки – 16 и мадагаскарские пастушки – 3 вида.

Только у голубеобразных фауна перьевых клещей относительно многообразна по составу семейств. У мадагаскарских пастушков перьевые клещи до настоящего времени неизвестны. На маховом оперении у голубеобразных обитают только представители специфичного им сем. Falculiferidae (Pterolichoidea), однако на каждом хозяине может обитать одновременно несколько видов этого семейства, принадлежащих к двум–трем родам (Atyeo and Gaud 1978; Gaud and Barre 1988; 1992a, 1992b). Как правило, клещи совместно обитающих видов (например, *Falcilifer* и *Pterophagus*) очень сильно отличаются не только деталями строения, но и общими размерами, что позволяет им занимать разные зоны опахала. У рябков на маховом оперении обитают клещи морфологически очень своеобразного сем. Cheylabididae (Pterolichoidea) (Gaud and Atyeo 1984).

В пуховом и контурном оперении голубеобразных и рябков обитают клещи группы *Diplaegidia* (Analgidae: Megniniinae), специфичной этим отрядам (Gaud 1976). Кроме того, в очинах голубеобразных обитают клещи сем. Dermoglyphidae, на коже – Epidermoptidae и Dermationidae, в стенках очин – Laminosioptidae (Faincoptinae).

Наиболее вероятно, что все перьевые клещи голубеобразных и рябков представляют собой первичную фауну этих хозяев. Ограниченный набор семейств, связанных с маховым оперением голубеобразных, позволяет предположить, что в ходе эволюции отрядов какие-то компоненты первичной фауны были утрачены. Родственные же им рябки, несомненно, утратили большую часть своей исходной фауны перьевых клещей в связи с обитанием в аридных регионах Азии и Африки.

**Отряды Cuculiformes** (кукушкообразные), **Musophagiformes** (турако или бананоеды) и **Otidiformes** (дрофы). Кукушкообразные и бананоеды во всех филогенетических системах рассматривались как близкие отряды или даже единый отряд, однако только в современных филогенетических системах с ними сблизил дроф, с которыми они образуют надотряд Otidimorphae (Prum et al. 2015). Отряд кукушкообразных – наиболее многочисленный из них, включает около 150 видов, бананоеды – 23, дрофы – 26 видов.

На маховом оперении у птиц всех трех отрядов обитают клещи рода *Coraciacarus* (Pterolichoidea: Gabuciniidae) (Gaud and Atyeo 1975a). Только у кукушкообразных обитают клещи сем. Pterolichidae, представленные группой родов *Aniacarus* (Pterolichinae), причем на одном виде хозяина может сосуществовать до четырех видов одного рода: например, у кукушки–гуиры *Guira guira* (Mironov et al. 2015).

На пуховых и контурных перьях тела кукушкообразных и бананоедов обитают клещи подсем. Megniniinae (Analgidae), представленного родами *Scutalges* и *Phylluralges*. Кроме того, у кукушкообразных в этом типе оперения обитают клещи сем. Xolalgidae, в носовой полости – Turbinoptidae. Виды кукушек, являющихся гнездовыми паразитами, сохраняют свою специфичную фауну, близкую к таковой у кукушкообразных, самостоятельно выводящих птенцов (Gaud 1966).

По-видимому, клещи семейств Pterolichidae и Analgidae представляют первичную фауну этих отрядов, тогда как клещи семейств Gabuciniidae и Xolalgidae могут являться потомками клещей, перешедших с других групп птиц. Первичная фауна перьевых клещей дроф, по-видимому, почти полностью утрачена в связи с обитанием этих птиц в аридных условиях Африки и Евразии.

**Отряд Apodiformes.** Стрижеобразные подразделяются на два хорошо очерченных подотряда: собственно стрижей (Apodi), включающих около 110 видов, и колибри (Trochili), насчитывающих более 340 видов. Стрижеобразные близки к козодоеобразным, и в современных системах их объединяют в надотряд Cypselomorphae или кладу Stresores. Однако в отличие от большинства традиционных систем, эту группировку сблизают не с продвинутым надотрядом Passerimorphae (Livezey and Zusi 2007), а с надотрядом Otidimorphae и считают самой базальной линией среди Neognathae,



возникшей, возможно, даже до К-Т вымирания (Prum et al. 2015).

Два подотряда стрижеобразных характеризуются резко отличной фауной перьевых клещей, обитающих на маховом оперении. У стрижей обитают клещи двух семейств – Eustathiidae (Pterolichoidea) и Thysanocercidae (Analgoidea), причем первое семейство может быть представлено четырьмя видами разных родов. У колибри на маховом оперении обитают только клещи сем. Proctophyllodidae, которые представлены тремя филогенетическими линиями трибы Rhamphocaulini (Pterodectinae). Представители разных линий демонстрируют различную степень развития морфологических адаптаций к существованию в оперении колибри. Так, клещи группы родов *Trochilodectes*, включающей наименее специализированные формы, обитают на поверхности опахал. Крупные клещи рода *Allodectes* обитают обычно в основании маховых перьев, располагаясь на поверхности очинов, хотя могут проникать и в полости очинов. Клещи рода *Ramphocaulus*, сохраняя в целом проктофиллоидный морфоэотип, обитают исключительно в полости очинов. Кроме этого, на маховом оперении более чем 20 видов колибри разных родов обитает *Proctophyllodes huitzilpochtlii* (Proctophyllodinae), видимо, относительно недавно вселившийся на этих птиц с воробьиных. В полости очинов колибри также паразитируют клещи специфического им сем. Ptyssalgidae (Analgoidea) (Atyeo and Gaud 1979).

На пуховом и контурном оперении стрижеобразных обитают клещи сем. Analgidae, представленные на этих птицах специфичным подсем. Protalginae. Кроме этого, на кожных покровах стрижеобразных паразитируют клещи сем. Dermationidae, а у стрижей – очень специализированный клещ сем. Epidermoptidae (*Lukoshchuscoptes asiaticus*), перешедший от обитания на кожных покровах в полости очинов (OConnor et al. 1987).

У стрижеобразных клещи семейств Analgidae, Eustathiidae и Thysanocercidae, несомненно, представляют первичную фауну. В то же время клещи сем. Proctophyllodidae переселились на предков колибри и претерпели на них бурную дивергенцию, заселив в оперении крыльев самые разнообразные ниши (Mironov 2009a). Первичная фауна перьевых клещей на маховом оперении у

колибри, по-видимому, вымерла, вероятнее всего, из-за высокой частоты взмахов крыльями. Вымирание исходной фауны освободило место для успешного вселения более приспособленных к таким условиям клещей сем. Proctophyllodidae, обитавших на воробьинообразных. Происхождение сем. Ptyssalgidae на колибри дискуссионно. Исходя из его близкого родства с Pteronyssidae, можно допустить, что предки этого семейства переселились на колибри с каких-то древних воробьинообразных или дятлообразных.

**Отряд Caprimulgiformes.** Козодоеобразные в традиционном понимании насчитывают около 130 видов пяти семейств, большая часть известных видов (более 90) относится к сем. Caprimulgidae. Согласно современным исследованиям козодоеобразные близки к стрижеобразным и объединяются с ними в надотряд *Cypselomorphae*. Однако с кладистической точки зрения козодоеобразные в традиционном понимании являются парафилетической группой, и поэтому в некоторых системах каждое их семейство рассматривается в качестве самостоятельного отряда (Jarvis et al. 2014). Фауна перьевых клещей на этих хозяевах не отличается многообразием, что, вероятно, также обусловлено слабой изученностью козодоеобразных.

На маховом оперении многих козодоеобразных (Caprimulgidae, Aegothelidae и Nyctibiidae) известны клещи сем. Pterolichidae из групп родов *Gymnolichus* (Pterolichinae) (Atyeo 1979b). У жиряка *Steathornis caripensis* (Steatornithidae) на этом типе оперения обитает *Steatacarus bifiditibia* – единственный представитель сем. Trouessartiidae (Analgoidea), известный с хозяев данного надотряда (Atyeo and Peterson 1977). В полости очинов настоящих козодоев Caprimulgidae обитают клещи сем. Ascouracaridae (Pterolichoidea). На пуховом и кроющем оперении козодоеобразных семейств Steatornithidae и Podargidae обитают клещи рода *Pandalura* (Psoroptoididae: Pandalurinae) (Mironov 2004), широко распространенного у сов, а у Caprimulgidae – клещи рода *Hartingiella* (Xolalgidae: Ingrassiinae), специфического козодоям.

У козодоеобразных клещи семейств Pterolichidae и Ascouracaridae, вероятнее всего, являются элементами первичной фауны. Клещ сем. Trouessartiidae, характерный для воробьинообразных и дятлообразных, мог появиться на жиряках в результате перехода с этих птиц. Появление клещей рода *Pandalura* также может быть

результатом перехода с совообразных, на которых этот род широко распространен.

**Отряд Strigiformes.** Совообразные включают около 220 видов двух семейств – сов Strigidae и сипух Tytonidae. В предшествующих филогенетических системах совообразных сближали либо с дневными хищными птицами Falconiformes, либо с козодоеобразными, однако согласно последним филогенетическим системам этот отряд наиболее близок к надотряду Coraciimorphae, объединяющему дятлообразных и ракшеобразных. Число семейств перьевых клещей, связанных с этими хозяевами, весьма ограничено.

На маховом оперении совообразных обитают только представители сем. Kramerellidae, однако при этом птицы могут одновременно нести виды из всех трех родов, характерных для сов (*Kramerella*, *Petitota* и *Dermonoton*) и занимающих на опахалах различные зоны (Gaud 1980a). В очинах филиппинской иглоногой совы *Ninox philippensis* обитает клещ, выделенный в самостоятельное сем. Oconnoriidae (Pterolichoidea). На маховом и кроющем оперении тела (иногда и крыльев) обитают представители двух семейств: Xolalgidae – род *Glaucalgae* (Ingrassinae), специфичный совам, и Psoroptoididae – род *Pandalura* (Pandalurinae), обычный для сов, но встречающийся и у козодоеобразных (Mironov 2004). По-видимому, все семейства перьевых клещей, исключая Oconnoriidae, являются первичными элементами фауны совообразных. Представитель последнего семейства, вероятно, перешел с других хозяев (например, козодоеобразных).

**Отряд Opisthocomiformes.** К данному отряду относится единственный вид – гоацин *Opisthopcomus hoazin*, распространенный в тропических лесах Южной Америки. В предшествующих системах этот вид сближали с самыми разными отрядами: курообразными, кукушкообразными, журавлеобразными (см. Hernandez and Mironov 2015). Долгое время с гоацина были известны только два морфологически крайне своеобразных вида клещей – *Opisthocomacarus umbellifer* и *Stakionemus hystrix* (Pterolichidae) (Ateyo and Gaud 1971). Недавнее исследование позволило обнаружить на этой птице еще два монотипичных рода – *Ciganalichus* и *Hoazinacarus* (Pterolichidae) и по два вида из родов *Gymnalloptes* (Xolalgidae) и *Temnalges* (Psoroptoididae: Pandalurinae). Исходя и морфологической уникальности всех вы-

явленных видов в пределах их семейств, наиболее резонно предположить, вся данная паразитофауна гоацина, скорее всего, является первичной по происхождению.

**Отряд Psittaciformes.** Попугаеобразные или попугаи – морфологически хорошо очерченный отряд, насчитывающий в настоящее время около 380 видов, распределенных в четыре семейства. Родственные отношения этого отряда долгое время оставались для специалистов неясными. Обычно его сближали с кукушкообразными или голубеобразными (Liveze and Zusi, 2007). Современные исследования, основанные на молекулярных данных (Jarvis et al 2014; Prum et al 2015), довольно неожиданно показали, что попугаи занимают промежуточное положение между надотрядом Coraciimorphae и вершиной эволюционного древа птиц – воробьинообразными Passeriformes.

Фауна перьевых клещей этого отряда не демонстрирует многообразия по числу семейств, обитающих в оперении, однако каждое из таких семейств почти на каждом виде хозяев представлено несколькими филогенетическими линиями. На маховом оперении попугаев обитают только клещи сем. Pterolichidae, представляющие три филогенетические линии подсем. Pterolichinae: группы родов *Protolichus*, *Rhytidilasma* и *Psittophagus* (Mironov and Perez 2003; Mironov et al. 2003; Mironov and Dabert 2010). На пуховом оперении обитают клещи семейств Psoroptoididae и Xolalgidae (Mironov et al. 2005b). Оба семейства обычно представлены на большинстве хозяев видами двух линий: первое – группами видов «*hirsutus*» и «*annahohmannae*» рода *Chiasmalgae*, второе – родами *Protonyssus* и *Dubininia* (Perez and Ramirez 1996; Mironov et al. 2005). Кроме этого, в полости очин обитают виды своеобразного рода *Paralgopsis*, который долгое время относили к сем. Pyroglyphidae. Однако, как было недавно показано (Bochkov and Mironov 2011; Klimov and OConnor 2013), эти клещи, по-видимому, представляют одну из линий Psoroptoididae, представители которой перешли с пухового оперения к обитанию в полости очин. По-видимому, все обитающие на попугаях группы перьевых клещей являются первичными.

**Отряд Coliiformes.** Птицы-мыши насчитывают в современной фауне шесть видов, распространенных в центральной и южной Африке. В

большинстве систем, в том числе и современных, птиц-мышей сближают с ракшеобразными и трогонами и объединяют в надотряд *Coraciimorphae*. Фауна перьевых клещей у этих птиц изучена крайне поверхностно. С махового оперения известны клещи рода *Clastonotus* (Pterolichidae: Pterolichinae); на пуховых перьях тела обитают клещи, провизорно относимые к роду *Megninia* (Analgidae: Megniniinae) (Gaud 1983a). По-видимому, клещи обоих семейств представляют у этих птиц первичную паразитофауны.

**Отряд Trogoniformes.** Трогонообразные, или трогонны, включают около 40 видов сем. Trogonidae, распространенных в тропических регионах Африки, Южной Америки и Юго-Восточной Азии. В отношении перьевых клещей этот отряд птиц практически не изучен. На маховом оперении трогоннов рода *Trogon* из Южной Америки обитают клещи специфического им монотипического рода *Ptyctophyllodes* (Proctophyllodidae) (Atyeo 1967). Предположительно эти клещи могли перейти на предков трогоннов с воробьинообразных.

**Отряд Coraciiformes.** К ракшеобразным относят весьма разнородных по внешнему облику и биологии птиц, распространенных преимущественно в тропических областях; всего к этому отряду принадлежит более 220 видов, распределяемых по 10 семействам. Согласно традиционным системам ракшеобразные представляют собой самую базальную ветвь в надотряде Passerimorphae, однако филогенетические взаимоотношения между семействами имеют весьма разнообразие трактовки (Livezey and Zusi, 2007). Согласно системам, основанным на молекулярных данных, ракшеобразные представляют собой парафилетическую группировку и вместе с дятлообразными Piciformes и птицами-мышами Coliiformes образуют надотряд Coraciimorphae (Prum et al. 2015). При этом ракшеобразные в традиционном понимании представлены в этих системах в качестве трех отдельных отрядов: собственно ракшеобразные, к которым относят ракш, зимородков, щурок и земляных ракш (Coraciiformes); птицы-носороги, куда относятся также и удода (Bucerotiformes) и куролю (Leptosomiformes) с единственным эндемичным видом с Мадагаскара.

На маховом оперении собственно ракшеобразных обитают представители семейств Trouessartiidae и Gabuciniidae. Первое представлено родами, приуроченными к отдельным

семействам хозяев, а второе – как специфичными родами, так и широко распространенным родом *Coraciacarus*, виды которого встречаются на птицах других отрядов (Gaud 1978, 1979a, 1979b, 1980b, 1980c). Кроме этого, только у ракш Coraciidae обитают представители сем. Pterolichidae, представленные эндемичным родом *Madagascaracarus*, а на зимородках Alcedinidae – клещи рода *Proterothrix* (Proctophyllodidae: Pterodectinae). На пуховом и контурном оперении паразитируют клещи, провизорно отнесенные к роду *Megninia* (Analgidae: Megniniinae). Все элементы паразитофауны ракш и близких им семейств, по-видимому, являются первичными, за исключением клещей из сем. Proctophyllodidae, переселившихся с воробьинообразных.

Крайне своеобразной фауной клещей махового оперения характеризуются птицы-носороги Bucerotidae, на которых обитают клещи специфического им сем. Vexillariidae (Gaud 1980b, 1980c). В отличие от них на обыкновенных удодах Upupidae и лесных удодах Phoeniculidae на маховом оперении обитают клещи семейств Pterolichidae и Pteronyssidae. На пуховом и кроющем оперении у птиц-носорогов обитают клещи специфического им подсем. Psoroptoidinae (Psoroptoididae). По-видимому, паразитофауна птиц-носорогов является первичной, тогда как у удодов, скорее всего, первичная фауна утрачена. Клещи сем. Pteronyssidae, несомненно, переселились на лесных удодов с дятлообразных.

**Отряд Piciformes.** Дятлообразные включают около 430 видов, распределяемых в шесть–восемь семейств; более половины из них составляют дятлы Picidae (225 видов). Согласно традиционным системам дятлообразные рассматривались как сестринская линия воробьинообразных. В современных молекулярных системах они отдалены от воробьинообразных и объединяются с ракшеобразными, трогоннами и птицами-мышами в надотряд Coraciimorphae (Jarvis et al. 2014; Prum et al. 2015).

На маховом оперении дятлов (Picidae) и бородаток (Ramphastidae, Lybiidae, Capitonidae, Megalaemidae) обитают почти исключительно клещи сем. Pteronyssidae (Gaud 1988b, 1989, 1990a, 1990b, 1991); роды этого семейства специфичны определенным семействам и даже родам птиц. На одном виде хозяина может обитать до четырех видов одного–двух родов. На пуховом и контурном

оперении этих групп дятлообразных обитают клещи подсем. Pandalurinae (Psoroptoididae), представленные родами *Picalgoides* и *Dicamaralges*. Представители этих двух семейств, несомненно, представляют собой первичную фауну перьевых клещей. На отдельных видах дятлообразных (*Jynx torquilla*, *Trachyphonus purpuratus*) клещи из сем. Pteronyssinae замещены видами из сем. Proctophyllodidae, перешедшими с воробьинообразных. Фауна перьевых клещей якамар Galbulidae и пуховок Buceonidae в настоящее время не изучена.

**Отряд Passeriformes.** Воробьинообразные – самый многочисленный отряд птиц, насчитывающий свыше 5000 видов, распределяемых по 126 семействам (Clements et al. 2015). Отряд подразделяется на два хорошо очерченных подотряда (Oscines и Suboscines) и базальную линию новозеландских крапивников Acanthisittidae – самых архаичных воробьинообразных.

Перьевые клещи, обитающие на маховом оперении воробьинообразных, обычно представлены клещами трех семейств – Proctophyllodidae, Trouessartiidae и Pteronyssidae. При этом сем. Proctophyllodidae на многих хозяевах представлено клещами обоих его подсемейств – Proctophyllodinae и Pterodectinae. Как предполагается, клещи обеих линий возникли еще на предках воробьинообразных (Mironov 2009a). Клещи сем. Trouessartiidae также могут быть представлены на воробьинообразных одновременно видами различных линий, которые возникали в пределах отдельных семейств хозяев. Например, у ласточковых Hirundinidae сосуществуют виды рода *Trouessartia* из групп *appendiculata* и *minitipes* (Gaud and Atyeo 1985a, 1986).

На пуховых и контурных перьях воробьинообразных обитают клещи подсемейств Analginae (Analgidae), Pandalurinae (Psoroptoididae) и Xolalginae (Xolalgidae) (Мирнов 1985). Кроме этого, на стрижнях контурных и маховых перьев, а иногда и на коже встречаются клещи рода *Strelkoviacarus* (Analgidae: Anomalginae). В полости очинков обитают клещи семейств Arionacaridae и Dermoglyphidae, в стенках очинков – Laminosioptidae (Faincoptinae), на коже – Dermationidae.

Отчетливую специфичность родов перьевых клещей определенным семействам воробьинообразных удастся проследить только у относитель-

но небольших, недавно сформировавшихся родов клещей, а также у семейств хозяев, достаточно долго находившихся в изоляции, в частности у многих семейств Suboscines Южной Америки. В ходе эволюции более многочисленных и широко распространенных Oscines неоднократно осуществлялись переходы с одних хозяев на других, как это было показано для многих родов (Mironov and Wauthy 2005, 2006, 2010). Относительно легкому переселению клещей в пределах отряда, по-видимому, способствует большее сходство перьевого покрова большинства семейств воробьинообразных.

Некоторые группы воробьинообразных получили клещей и от представителей различных отрядов неворобьиных. Наиболее яркими примером недавнего переселения являются клещи рода *Gabucinia* (Gabuciniidae), полученные врановыми Corvidae, вероятнее всего, от грифов (Accipitriformes).

### 3.3.1. Паразито-хозяйные связи клещей надсемейства Analgoidea и птиц

**Надсемейство Analgoidea** Trouessart et Mégnin, 1884. Современные таксономические границы надсем. Analgoidea были установлены Го и Этио (Gaud and Atyeo 1978; Atyeo 1979a), когда для диагностики крупных таксономических группировок Astigmata стали использовать тонкое строение претарзуса и хетом ног. В дальнейшем в это надсемейство включили еще три семейства, ранее объединявшиеся в надсем. Pyroglyphoidea (OConnor, 1982; Norton et al. 1993). Согласно наиболее широко принятой системе Astigmata (OConnor 2009; Schatz et al. 2012) надсем. Analgoidea включает 20 семейств перьевых клещей и является сестринским по отношению к надсем. Sarcoptoidea, объединяющему постоянных паразитов млекопитающих. Эти два надсемейства относят к «высшим» Psoroptidia, тогда как надсем. Pterolichoidea называют «низшими» псороптидами.

При анализе коэволюционных отношений высших псороптидий с птицами нами за основу принимается филогенетическая система надсемейства, базирующаяся на данных морфологии (Bochkov and Mironov 2011) (Рис. 1Б). Семейства клещей Psoroptidae и Lobalgidae, связанные с млекопитающими, вошедшие в эпидермаптоид-

но-псороптидный комплекс, в настоящем разделе не рассматриваются (см. Гл. IV). Группирование семейств в тексте отражает их принадлежность к определенному морфоэкотипу.

**Семейство *Analgidae*** Trouessart et Mégnin, 1884 (35 родов, около 220 видов). Клещи этого семейства, за немногими исключениями, обитают в толще оперения тела, образованного пуховыми перьями и базальными пуховыми участками контурных перьев, и по внешнему облику являются наиболее типичными и самыми многочисленными представителями анальгоидного морфоэкотипа. Семейство подразделяется на семь подсемейств – *Analginae*, *Ancyralginae*, *Anomalginae*, *Kiwialginae*, *Meghiniinae*, *Protalginae* и *Tillacarinae* (Gaud and Atyeo 1982c). Выделение последнего монотипичного подсемейства слабо обоснованно и оно, несомненно, должно быть включено в *Meghiniinae*.

Клещи семейства распространены на 15 отрядах самых разнообразных птиц – от наиболее архаичных – таких, как киви *Apterigiformes* и тинаму *Tinamiformes* (*Paleognathae*) – и до эволюционно самых продвинутых – таких, как воробьинообразные *Passeriformes* (*Neoaves*). Филогенетический анализ этого семейства не проводился, тем не менее, на основании приуроченности его представителей к определенным отрядам можно дать самую общую гипотезу его эволюции на птицах. Одно из его подсемейств – *Kiwialginae* (1 род, 3 вида) – связано с киви, представителями древнейшей линии птиц *Paleognathae*, являющимися эндемиками Новой Зеландии, отделившейся от Гондваны порядка 80–85 *Mya*. Крайне обособленный род *Crypturalges*, провизорно относимый к подсем. *Meghiniinae*, специфичен тинаму, которые являются эндемиками Южной Америки (Gaud et al. 1973). Поэтому можно с уверенностью заключить что формирование линии сем. *Analgidae* произошло еще на предках *Neornithes* – таксона, объединяющего всех современных птиц, что можно датировать по меньшей мере поздним мелом (около 75–90 *Mya*) (Claramunt and Cracraft 2015; Prum et al. 2015).

В наиболее широко распространенном подсем. *Meghiniinae* (12 родов, около 100 видов) самыми древними группами хозяев являются курообразные *Galliformes* и гусеобразные *Anseriformes*, представляющие ветвь *Galloanserae*, которая сформировалась незадолго до К-Т вымирания (Claramunt and Cracraft 2015; Prum et al. 2015)

(Рис. 18). Из двух отрядов *Galloanserae* подсем. *Meghiniinae* наиболее хорошо представлено на курообразных (20 видов рода *Meghinia*), тогда как на гусеобразных – лишь одним монотипичным родом *Anhimoteghinia* на пеламедеях *Anhimidae*. Остальные представители подсемейства распространены на шести отрядах *Neognathae* и на каждом представлены специфичными родами: *Gruiformes*, *Columbiformes*, *Cuculiiformes*, *Musophagiformes*, *Coraciiformes* и *Coliiformes* (Gaud 1966, 1968, 1976, 1980a).

Подсем. *Ancyralginae* включает два вида единственного рода *Ancyralges*, которые обитают на ястребиных *Accipitridae* и кондорах *Cathartidae* (*Accipitriformes*). Подсем. *Protalginae* (3 рода, 7 видов) распространено на стрижеобразных *Prodiiformes*, а на обоих его подотрядах – стрижах *Prodii* и колибри *Trochili* – представлено специфичными им родами (Gaud and Atyeo 1982b).

Небольшое подсем. *Anomalginae* (2 рода, 5 видов) распространено на птицах филогенетически далеких отрядов – *Galliformes*, *Charadriiformes*, *Piciformes* и *Passeriformes*. При этом виды этого подсемейства, например *Strelkoviacarus quadratus*, встречаются на воробьинообразных различных семейств и также отмечены на дятлообразных. Такое широкое распространение, несомненно, является результатом перехода с одних хозяев на других. Наиболее вероятными первичными хозяевами этого подсемейства являются воробьиные. Очевидным объяснением данного феномена служит форезия его представителей на орнитофильных мухах сем. *Hippoboscidae* (Hill et al. 1967; Philips and Fain 1991; Fain and Grootaert 1996). Таким образом, клещи могут легко переселяться на новых хозяев.

Подсем. *Analginae* (12 родов, около 130 видов) связано в основном с воробьинообразными (11 родов), и только один род *Pelecycopus* специфичен медуказчикам (*Piciformes*: *Indicatoridae*). Большинство крупных родов, насчитывающих десятки и более видов (*Analgae*, *Anhemialges* и *Hemialges*), распространены довольно широко по хозяевам и встречаются на разных семействах (и даже надсемействах птиц) (Trouessart 1920; Миронов 1985; Mironov 2009b), что, несомненно, обусловлено многочисленными переходами. Успешности обмена этими клещами у воробьинообразных, видимо, способствует большее сходство пухового и контурного оперения тела этих птиц.

**Семейство Psoroptoididae** Gaud, 1958 (13 родов, 64 видов). Большинство клещей этого семейства обитает в пуховом и контурном оперении птиц и по общему облику соответствует анальгоидному морфоэкотипу, однако некоторые представители подсем. Pandalurinae (*Mesalgoides* и *Picalgoides*) могут обитать и в основании опахал маховых и кроющих перьев крыльев, а также на поверхности кожи крыльев. В настоящее время семейство формально разделяется на два подсемейства – Psoroptoidinae (5 родов) и Pandalurinae (8 родов) (Gaud and Atyeo 1982b). Следует отметить, что согласно недавно проведенному филогенетическому анализу парвотряда Psoroptidia (Bochkov and Mironov 2011; Klimov and OConnor 2013) семейство не является монофилетичным и, скорее, представляет собой парафилетический таксон. Кроме того, последняя работа неожиданно показала, что подсем. Paralgopsinae, ранее включаемое в сем. Pyroglyphidae, близко к подсем. Pandalurinae. Если это гипотеза верна, то Paralgopsinae представляют линию Pandalurinae, виды которой перешли к обитанию в очинах у попугаев. При переходе в эту более благоприятную микростацию клещи в значительной мере утратили дорсальную склеротизацию гистеросомы, и некоторые латеральные щетинки их опистосомы преобразовались в макрохеты.

Распространение подсемейств по отрядам птиц также сильно различается. Все роды Psoroptoidinae, кроме монотипичного *Hexacaudalgae*, связаны с птицами-носорогами Vucerotiformes. *Hexacaudalgae characurus* обитает на казуарах (Casuariformes: Casuariidae). По морфологическим особенностям ног и уникальному строению опистосомы самцов этот вид сильно отличается от остальных родов Psoroptoidinae и, судя по всему, заслуживает выделения в отдельное подсемейство. Подсем. Pandalurinae распространено на птицах восьми отрядов, относящихся к нескольким весьма далеким друг от друга филогенетическим ветвям: Anseriformes, Strigiformes, Caprimulgiformes, Piciformes, Passeriformes, Psittaciformes, Pelecaniformes, Charadriiformes, Gruiformes и Opisthocomiformes (Mironov 2004). Наиболее многообразны эти клещи на трех отрядах хозяев: род *Mesalgoides* специфичен воробьинообразным, род *Picalgoides* – дятлообразным, роды *Chiasmalgae* и *Eurydiscalgae* – попугаеобразным. Род *Pandalura* распространен на

совообразных и козодоеобразных (Mironov 2011). Род *Temnalgae* представлен двумя видами на гоащине, двумя видами на пастушках (Gruiformes: Rallidae) и по одному виду известно на крачках (Charadriiformes: Laridae: Sterninae), утиных (Anseriformes: Anatidae) и ибисах (Pelecaniformes: Threskiornithidae) (Hernandes and Mironov 2015). При столь мозаичном и неравномерном распространении по отрядам и недостаточно разработанной филогенетической системе выявить исходную группу хозяев семейства весьма затруднительно. Если допустить, что нахождение этих клещей на казуаре является первичным, то можно предполагать, что мы имеем дело с очень древним семейством, сформировавшимся еще на Neornithes, но в дальнейшем по каким-то причинам вымершим на многих филогенетических линиях птиц и бурно дивергировавшим только на хозяевах некоторых отрядов. Если ориентироваться на многообразие родов и видов, то можно предположить, что семейство сформировалось, скорее всего, на предках клады Australaves–Coraciiformes (Prum et al. 2015) (надотряд Passeromorphae sensu: Livezey and Zusi (2007), и сопряженно эволюционируя с хозяевами, распространилось на воробьинообразных, ракшеобразных, дятлообразных, совообразных и попугаеобразных. В этом случае появление отдельных видов *Temnalgae* на разных отрядах «водных птиц», видов рода *Pandalura* – на козодоеобразных и *Hexacaudalgae* – на казуарах может быть результатом переходов с птиц клады Australaves–Coraciiformes.

**Семейство Xolalgidae** Dubinin, 1953 (27 родов, около 110 видов). Клещи этого семейства преимущественно являются обитателями пухового и контурного оперения тела и имеют типичный облик анальгоидного морфоэкотипа, однако представители некоторых родов (*Zumptia*, *Tectingrassia* и *Protonyssus*) могут размещаться и в основании опахал маховых и рулевых перьев, где они защищены слоем контурных перьев. Семейство подразделяется на три подсемейства – Ingrassiinae, Xolalaginae и Zumptiinae (Gaud and Atyeo 1981a, 1981b). Для семейства разработана филогенетическая система, в целом подтвердившая деления семейства на указанные подсемейства, и проведен кофилогенетический анализ (Mironov 2005a). Хотя этот анализ выявил наличие филогенетического параллелизма для отдельных родовых групп, согласно предложенной гипотезе в эволю-

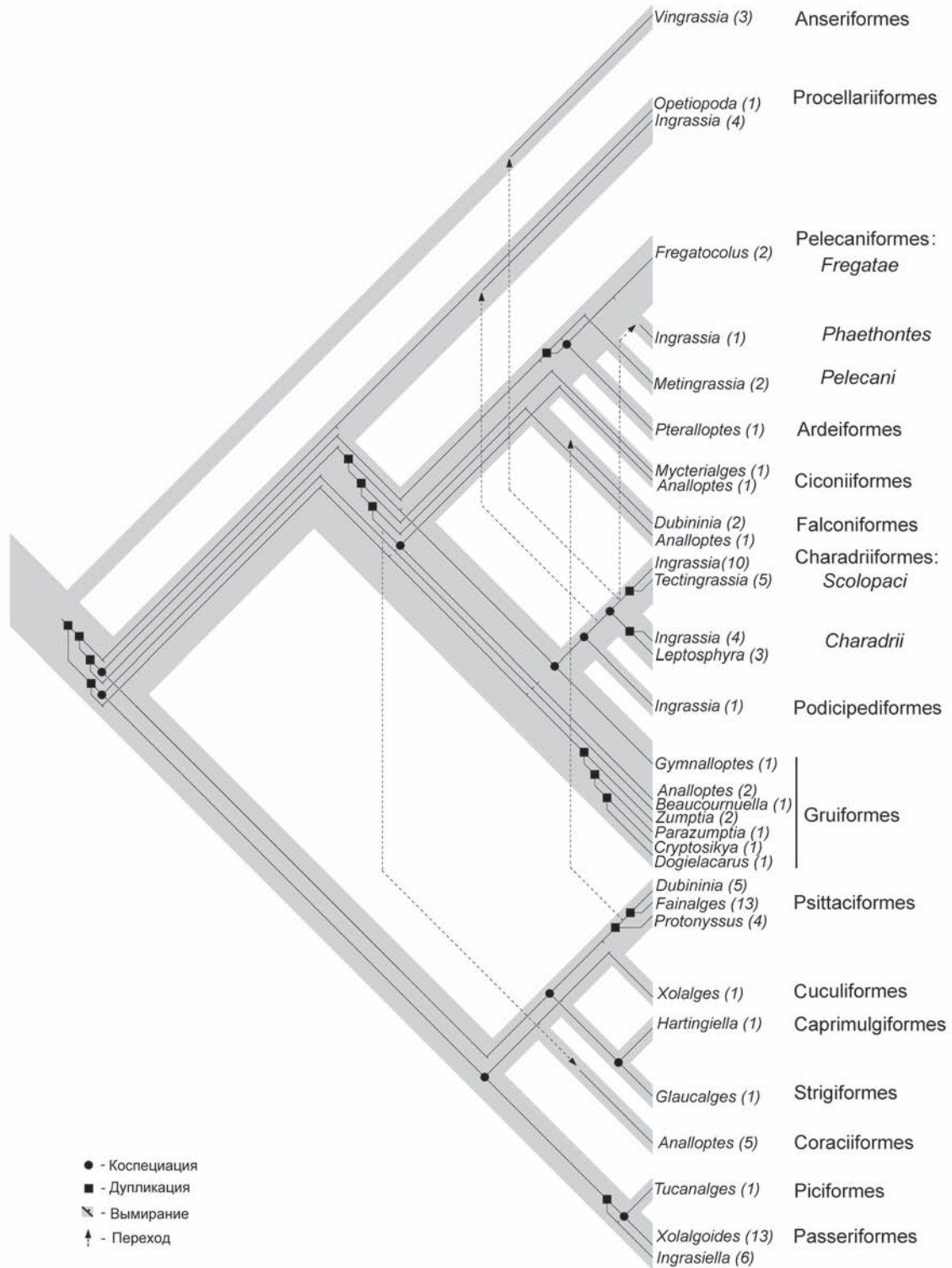


Рис. 19. Эволюция клещей сем. Xolagidae на водных птицах. В скобках после родов указано число видов, известное с соответствующего таксона хозяев. (По: Mironov 2005, с изменениями).

ции семейства имелось немало случаев перехода с одних отрядов на другие (Рис. 19).

Клещи этого семейства связаны с птицами 15 отрядов, в том числе с шестью отрядами «водных» птиц. Исходя из широкого распространения, можно заключить, что сем. Xolalgidae возникло на ранних Neoaves после отделения от них линий Stitsores и Columbiaves на рубеже К-Т вымирания (Jarvis et al. 2014; Prum et al. 2015). При этом подсемейства Ingrassiinae и Zumptiinae, вероятно, разделились на этой ветви птиц очень рано. Клещи подсем. Ingrassiinae, видимо, более успешно адаптировались к пуховому оперению, в результате чего в дальнейшем распространились по всем отрядам клады Aequorlornithes, а представители второго сохранились только у журавлеобразных, причем только у пастушковых (Gruiformes: Rallidae). В ходе эволюции Zumptiinae на пастушковых неоднократно происходили удвоения филогенетических линий, в результате чего на одном виде пастушков могут встречаться виды из трех родов этого подсемейства. Например, на коростеле *Amaurornis flavirostra* одновременно сосуществуют виды родов *Cryptosykia*, *Zumptia* и *Parazumptia* (Atyeo and Peterson 1967b). Подсемейство Ingrassiinae на пастушковых представлено родами *Analloptes* и *Gymnalloptes*.

В пределах клады Aequorlornithes клещи подсем. Ingrassiinae обитают на птицах пяти отрядов – Procellariiformes, Pelecaniformes, Podicipediformes, Phoenicopteriformes и Charadriiformes, на которых представлены преимущественно родовой группой *Ingrassia*, включающей около 95 видов 15 родов. Однако на трубконосых (Procellariiformes), помимо видов группы *Ingrassia*, обитают еще виды рода *Opetiopoda* (2 вида), представляющего самую архаичную линию в подсемействе, сохранившую максимально полный хетом гистеросомы, характерный для Analgoidea. В ходе эволюции группы *Ingrassia* на ржанкообразных также происходили удвоения линий, в результате чего на многих Scolopacidae совместно существуют клещи родов *Ingrassia* и *Tectingrassia*. Кроме этого, представители подсем. Ingrassiinae весьма многообразны и широко распространены на попугаеобразных, у которых представлены четырьмя родами. В рамках этого отряда птиц подсемейство также демонстрирует удвоение филогенетических линий, в результате чего на одном виде хозяина могут совместно обитать по несколько видов

рода *Protonyssus* и *Fainalges*. Клещи рода *Fainalges* демонстрируют впечатляющие примеры филогенетической сингоспальности, когда на одном виде хозяина могут сосуществовать до семи видов одного рода (Pérez 1995). Объяснение распространения клещей рода *Dubininia* на Psittaciformes и Falconiformes зависит от принятой за основу орнитологической концепции. Ранее, основываясь на традиционной филогении, предполагалось, что нахождение видов *Dubininia* на соколообразных может быть редким примером успешного перехода перьевых клещей с жертвы на хищника (Mironov 2005a). В современных концепциях, основанных на молекулярных данных (Prum et al. 2015), попугаеобразные и соколообразные – сестринские отряды, и в этом случае распространение рода *Dubininia* на этих птицах может быть результатом коспециации.

Весьма необычным среди клещей группы *Ingrassia* является распространение рода *Analloptes*, виды которого мозаично рассеяны по птицам пяти филогенетическим далеким отрядам – Gruiformes, Pelecaniformes, Falconiformes, Vucerotiformes и Passeriformes (Gaud 1968b, 1980b). Несомненно, это является результатом неоднократных переходов представителей этого рода с одних хозяев на других. Наиболее вероятными исходными хозяевами этого рода являются журавлеобразные или пеликанообразные как наиболее древние группы хозяев.

Подсем. Xolalginae (3 рода) связано только с наиболее продвинутыми отрядами птиц – воробьинообразными, дятлообразными и ракшеобразными, относимыми к «когорте» Inopinaves (Prum et al. 2015) или надотряду Passeromorphae (Livezey and Zusi 2007); только монотипичный род *Xolalges* известен с кукушек (Cuculiformes). Вопрос исходного происхождения подсемейства на продвинутых отрядах хозяев является дискуссионным. Представители этого подсемейства могли быть получены этими отрядами птиц от общих предков при разделении ветвей Aequorlornithes и Inopinaves, однако это предположение требует допущения, что на ряде промежуточных между ними филогенетических линий, на отрядах Accipitriformes, Strigiformes, Falconiformes и Psittaciformes, эти клещи вымерли. Альтернативная гипотеза предполагает, что предок Xolalginae перешел на представителей общей ветви воробьинообразных, дятлообразных



и ракшеобразных с каких-то журавлеобразных Gruiformes. Вид *Xolalges scaurus*, обитающий на кукушках рода *Cuculus*, возможно, перешел на этих хозяев в результате гнездового паразитизма на воробьинообразных.

**Семейство Alloptidae** Gaud, 1957 (29 родов, 174 вида). Клещи этого семейства обитают на маховом оперении и являются наиболее типичными представителями проктофиллоидного морфоэко-типа. Большинство аллоптид – относительно мелкие, однако именно к нему принадлежит и самый крупный перьевой клещ *Laminalloptes phaethontis*, самцы которого достигают длины 1000 мкм. Семейство относится к ветви Analgoidea, характеризующейся утратой вентральной щетинки голени IV и отчетливыми тенденциями к слиянию бедра и колена в единый членик и редукции тактильного хетомы ног и опистосомы. Среди клещей, обитающих на маховом оперении, его представители являются наиболее эволюционно продвинутым по этим характеристикам. Бедра и колена всех ног этих клещей полностью слиты в единый членик, хетом всех лапок и заднего конца опистосомы сильно сокращены по числу щетинок.

В семействе формально выделяют четыре подсемейства: Alloptinae, Oxyalginiae, Microspalacinae и Echinacarinae (Peterson 1971, 1972; Peterson and Atyeo 1972; Atyeo and Gaud 1991b; Gaud and Atyeo 1996), однако недавний филогенетический анализ (Mironov 2007a) показал, что два первых подсемейства не являются монофилетическими, и его надродовая таксономическая система нуждается в серьезной ревизии.

Клещи семейства связаны с «водными» отрядами птиц: Anseriformes, Gaviiformes, Gruiformes, Procellariiformes, Pelecaniformes, Phaethontiformes и Charadriiformes. Исходя из филогенетической системы сем. Alloptidae и распространения его представителей по хозяевам, наиболее вероятной является следующая гипотеза становления паразито-хозяинных связей (Mironov, 2007a) (Рис. 20, 21). Клещи сформировались на общей ветви Aequolitornithes (Prum et al. 2016) незадолго до отщепления от нее журавлеобразных Gruiformes в начале палеоцена (60–62 Mya). По-видимому, вскоре после возникновения, в результате ранней специализации к различным участкам махового оперения, семейство разделилось на две параллельно в дальнейшем эволюционировавшие ветви. Одна ветвь объединяет роды группы *Brephosceles*,

морфологически наиболее архаичные в семействе и наиболее отчетливо характеризующиеся раздвоенной опистосомой самцов. Большинство предшествующих авторов относили эту группу родов к подсем. Alloptinae (Gaud and Atyeo 1996). Вторая линия, включающая более специализированные формы, дала начало всем остальным подсемействам – Alloptinae, Oxyalginiae, Microspalacinae и Echinacarinae. Наиболее характерная особенность данной линии – тенденция к слиянию опистосомальных лопастей внутренними краями в одну медиальную лопасть, или их редукция. Линия группы *Brephosceles* коэволюционировала с хозяевами относительно медленно и в пределах отрядов когорты Aequolitornithes (Gaviiformes, Gruiformes, Procellariiformes, Pelecaniformes, Phaethontiformes и Charadriiformes), на которых сформировались специфические роды (например, *Psilobrephosceles* – на пастушках Rallidae, *Onychalloptes* – на фазанах Phaethontidae), или только специфические отрядам группы видов рода *Brephosceles* (Рис. 20).

Вторая ветвь, наоборот, коэволюционировала с хозяевами очень быстро (Рис. 21), в результате чего на трубконосых Procellariiformes сформировались три специфических подсемейства Microspalacinae, Echinacarinae и Oxyalginiae. На других отрядах птиц сформировалась не менее богатая фауна этого семейства, главным образом из-за удвоения линий в ходе специализации к новым местообитаниям в структурно сложном оперении «водных» птиц. Так, на пеликанообразных в каждом семействе возник специфический род или несколько родов клещей. На Pelecanidae обитают клещи специфического им рода *Megalloptes*, на бакланах Phalacrocoracidae – специфические роды *Dinalloptes* и *Alloptellus*. Наиболее многообразной и специфической оказалась фауна этих клещей на ибисах Threskiornithidae, у которых почти в каждом роде имеются специфические им роды клещей (*Gaudium*, *Ceraturoptellus*, *Ibidocolus*, *Hyperpedallotes*, *Heterobrephosceles*, *Spinicnemis*, *Tauralloptes*, *Anisanchus* и *Ptyctalloptes*). Однако эволюция этой линии не обошлась без переходов клещей между разными семействами и даже отрядами. Единственный род *Plicatalloptes*, возникший, видимо, на предках пеликанообразных и эволюционировавший в пределах отряда относительно медленно, распространен на большинстве их семейств (Pelecanidae, Phalacrocoracidae, Fregattidae, Threskiornithidae и Sulidae). У ржанкообразных

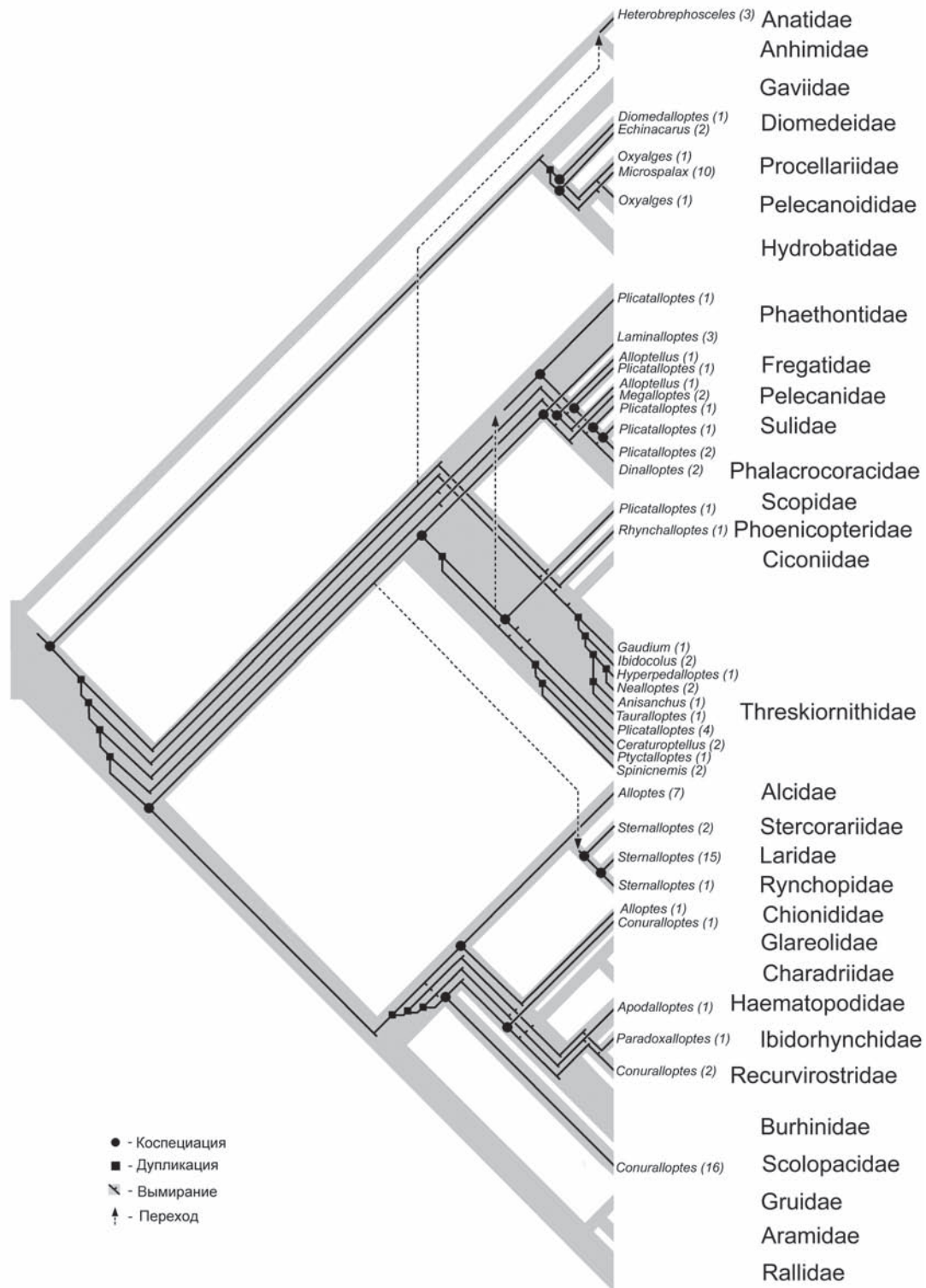
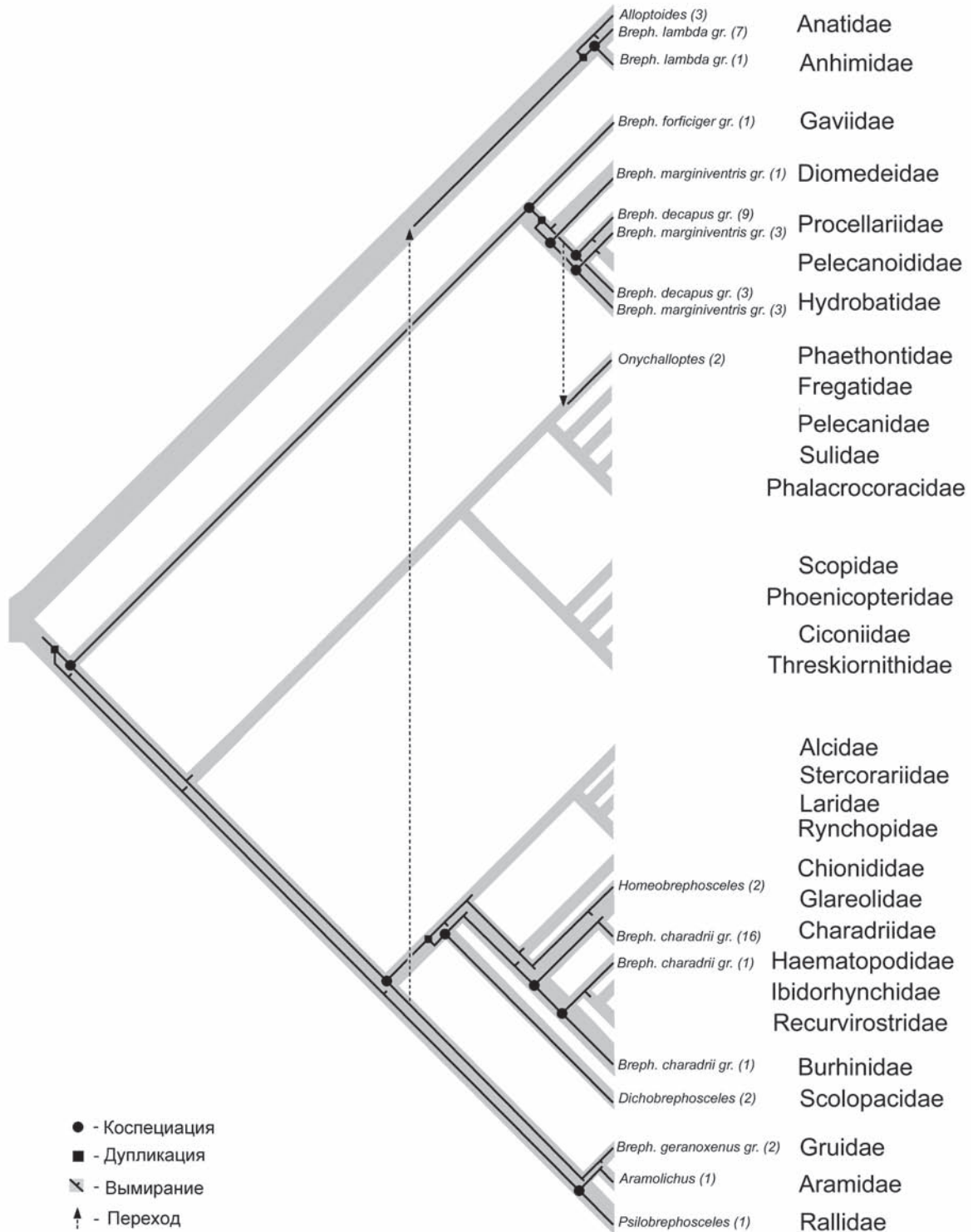


Рис. 20. Эволюция клещей архаичной ветви семейства Alloptidae на водных птицах. В скобках после родов или групп указано число видов, известное с соответствующего таксона хозяев. (По: Mironov 2007, с изменениями).



**Рис. 21.** Эволюция клещей продвинутой ветви семейства Alloptidae на водных птицах. В скобках после родов или групп указано число видов, известное с соответствующего таксона хозяев. (По: Мiронов 2007, с изменениями).

Charadriiformes сформировалась менее многообразная фауна. На этих птицах обитают только представители нескольких родов группы *Alloptes*. Каждый род или подрод этой группы специфичен определенному семейству или подотряду ржанкообразных. Так, на куликах Scolopacidae обитают представители рода *Conuralloptes*, на чайках и крачках Laridae – рода *Sternalloptes*, на серпоклювах Ibidorhynchidae – *Paradoxalloptes*.

В эволюции семейства не обошлось без переходов на филогенетически далеких хозяев. Так, виды группы «*Brephosceles lambda*», образующие согласно проведенному филогенетическому анализу (Mironov 2007a) вполне самостоятельный род, а также близкий ему род *Alloptooides*, распространены на утиных триб Anatini, Aythyni и Tadornini (Anseriformes: Anatidae). Предок этих двух родов аллоптид близкий роду *Brephosceles*, широко распространенному на ржанкообразных или журавлеобразных, несомненно, переселился с этих птиц на утиных.

**Семейство Avenzoariidae** Oudemans, 1905 (18 родов, 143 видов). Клещи этого семейства являются типичными обитателями махового оперения (проктофиллиодный морфозотип). Наиболее четкими отличительными чертами семейства является сохранение максимально полного для Analgoidea хетома идиосомы и конечностей и сильно развитый амбулакральный диск с очень крупными центральным и латеральными склеритами. Согласно проведенному филогенетическому анализу семейство в настоящее время подразделяется на два подсемейства – Avenzoariinae и Bonnetellinae (Mironov and Dabert 1999; Dabert et al. 2001), в отличие от более ранних концепций, где выделялось до пяти подсемейств (Atyeo and Gaud 1981). Все представители семейства связаны с «водными» отрядами птиц. Кофилогенетический анализ семейства выявил достаточно отчетливую картину филогенетического параллелизма клещей этого семейства с птицами (Mironov and Dabert 1999) (Рис. 22). В ходе эволюции семейства прослеживается, однако, несколько ярких случаев перехода на новых хозяев. Согласно предложенной гипотезе сем. Avenzoariidae сформировалось на предках «водных» птиц Aequorlitorhithes. Подсем. Avenzoariinae возникло на предках ветви, объединяющей Charadriiformes, Podicipediformes и Phoenicopteriformes, но в дальнейшем сохранилось и широко дивергировало только в пределах ржан-

кообразных, тогда как на двух последних отрядах (поганках и фламинго), видимо, вымерло. В пределах ржанкообразных это подсемейство распространилось по представителям всех его современных семейств, за исключением якан Jacanidae, сформировав в пределах каждого один или несколько специфичных родов. Наиболее многообразно клещи представлены у бекасовых Scolopacidae, на которых имеются три специфичных рода – *Avenzoaria*, *Bregetovia* и *Pseudavenzoaria* (Рис. 23). В пределах ржанкообразных также имели место переходы с одних хозяев на других. Одним из самых поздних является переход клещей рода *Bychovskiata*, в целом характерного для зуйков Charadriidae, на перевозчиков рода *Actitis* (Scolopacidae) (Mironov and Dabert 1999) (Рис. 24).

Подсем. Bonnetellinae сформировалось на второй ветви Aequorlitorhithes, но успешно эволюционировало и достигло большого многообразия только на двух отрядах – Pelecaniformes и Procellariiformes, тогда как на остальных линиях этой ветви – пингвинах, гагарах, фазанах и солнечных цаплях – вымерло. На трубконосых Procellariiformes сформировались три рода: *Zachvatkinia*, *Promegnina* и *Rhinozachvatkinia*. Клещи этих родов представляют две линии, параллельно эволюционировавшие на трубконосых (Миронов 1991; Dabert 2005) и, видимо, сформировавшиеся на предках отряда в результате специализации к различным типам оперения крыльев (Рис. 25). Крупные клещи рода *Zachvatkinia* заселяют собственно маховые перья, тогда как мелкие клещи родов *Promegnina* и *Rhinozachvatkinia* – кроющие перья крыла.

Представители рода *Zachvatkinia* также совершили переход на предков подотряда Larii (Charadriiformes), распространившись на чайках и крачках Laridae и рачьих ржанках Dromadeidae, на которых также отчетливо демонстрируют филогенетический параллелизм с хозяевами.

На пеликанообразных клещи подсем. Bonnetellinae представлены родом *Scutomegnina*, наиболее примитивный подрод которого, *Ibidomignina*, сформировался на ибисах Threskiornithidae, а продвинутый *Scutomegnina* s. str. – на бакланах Phalacrocoracidae, олушах Sulidae и пеликанах Pelecanidae. *Pandionacarus fuscus*, единственный вид рода (ранее называемого *Bonnetella* и послужившего основой для наименования подсемейства), обитает на скопе *Pandion haliaetus*

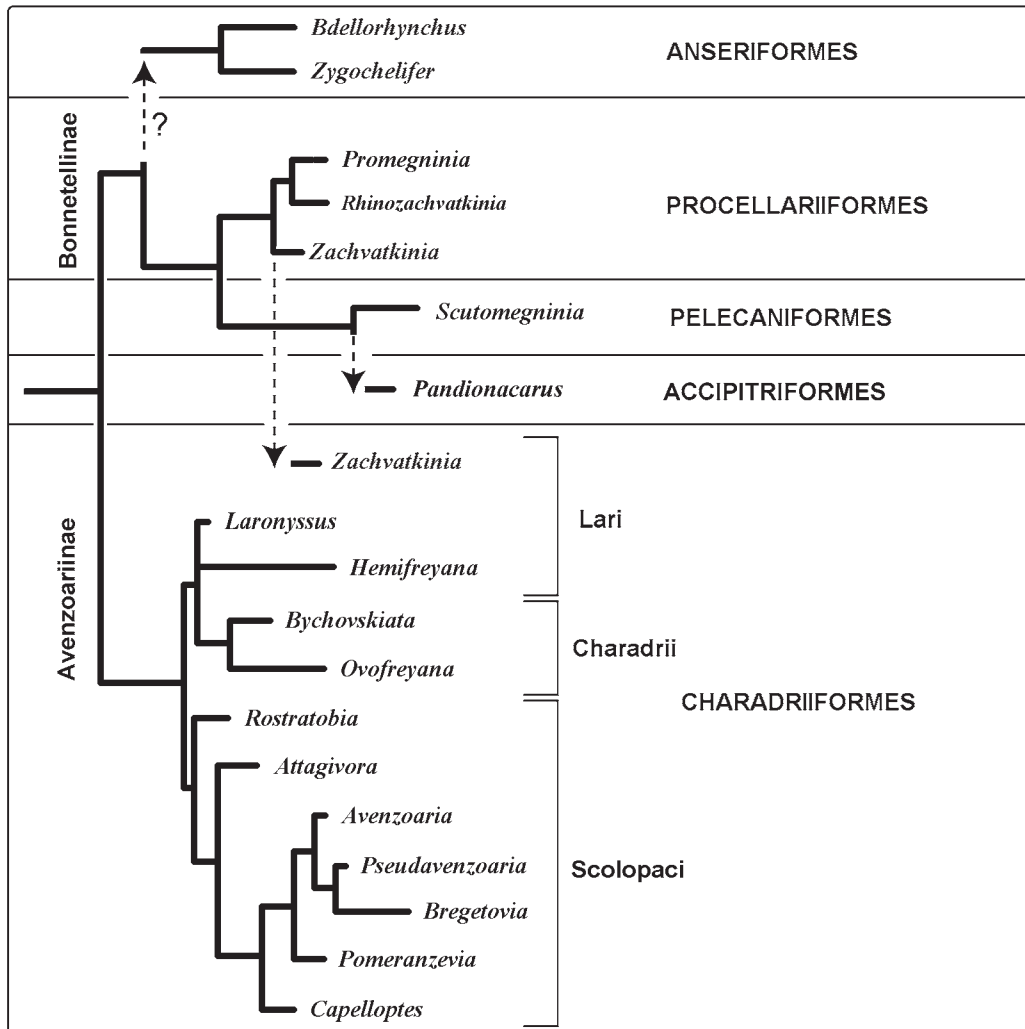


Рис. 22. Эволюция клещей семейства Avenzoariidae на водных отрядах птиц. По: Mironov and Dabert (1999) с изменениями.

(Accipitriformes: Pandionidae) и, несомненно, возник в результате перехода его предка, близкого к *Scutomegninia*, с пеликанообразных.

Еще два рода этого подсемейства (*Bdellorhynchus* и *Zygochelifer*) обитают на гусеобразных Anseriformes (Galloanserae). Хотя эти два рода широко распространены на утиных Anatidae, предок этой линии Bonnetellinae, несомненно, переселился на данных хозяев с пеликанообразных, вероятно, в конце эоцена (около 40 Mya), поскольку на более архаичных семействах гусеобразных, на полулапчатых гусях Anseranatidae и пеламедеях Anhimidae эти клещи отсутствуют.

**Семейство Pteronyssidae** Oudemans, 1941 (23 рода, 242 вида). Большинство клещей этого семейства являются типичными представителями проктофиллоидного морфоэкотипа и обитают на маховых перьях крыла. Однако виды некоторых родов, таких как *Pteronyssoides*, *Mouchetia* и *Timalinyssus*, в связи с крупными размерами, превышающими размеры коридоров в опахалах, занимают более защищенные ниши и обычно локализируются на кроющих перьях крыла. В связи с обитанием в более закрытом пространстве представители этих родов в значительной мере утрачивают дорсальные щиты гистеросомы.

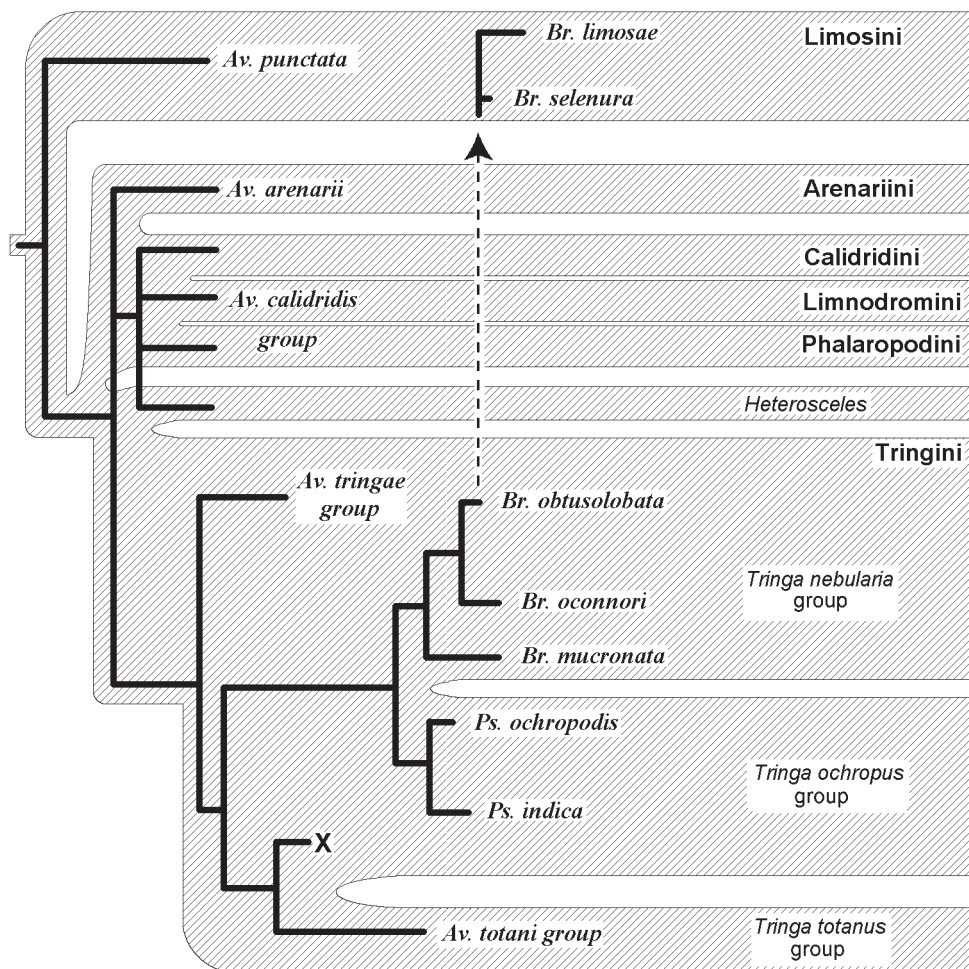


Рис. 23. Эволюция клещей род *Avenzoaria* (Avenzoariidae) на бекасовых (Charadriiformes: Scolopacidae). По: Mironov and Dabert (1999), с изменениями.

Характерной диагностической особенностью семейства является образование мембранозного гребня на вентральной стороне амбулакрального стебля первой пары ног, структуры неясного функционального значения, и лакун в латеральных склеритах амбулакрального диска. Возможно, наличие этого гребня является приспособлением к более надежному закреплению на бородках. Долгое время считалось что сем. Pteronyssidae близкородственно Avenzoariidae (Atyeo and Gaud 1981; Dabert and Mironov 1999), однако филогенетический анализ на основе молекулярных данных (Klimov and OConnor 2008, 2013) показал, что эти семейства не являются

сестринскими, и ближайшим ему является сем. Ptyssalgidae.

Клещи обитают преимущественно на двух отрядах, 10 родов связаны с воробьинообразными, 12 родов – с дятлообразными и один род *Cleyastobius* специфичен лесным удодам (Coraciiformes: Phoeniculidae) (Faccini and Atyeo, 1981; Gaud 1988b, 1989, 1990a, 1990b, 1991; Mironov 2002, 2003b).

Несмотря на отсутствие общей филогении семейства, на основе молекулярных данных (Klimov and OConnor 2008, 2013) было показано, что роды, связанные с воробьинообразными и дятлообразными, образуют две сестринские ветви. Для большинства крупных родов (*Pterotrogus*,

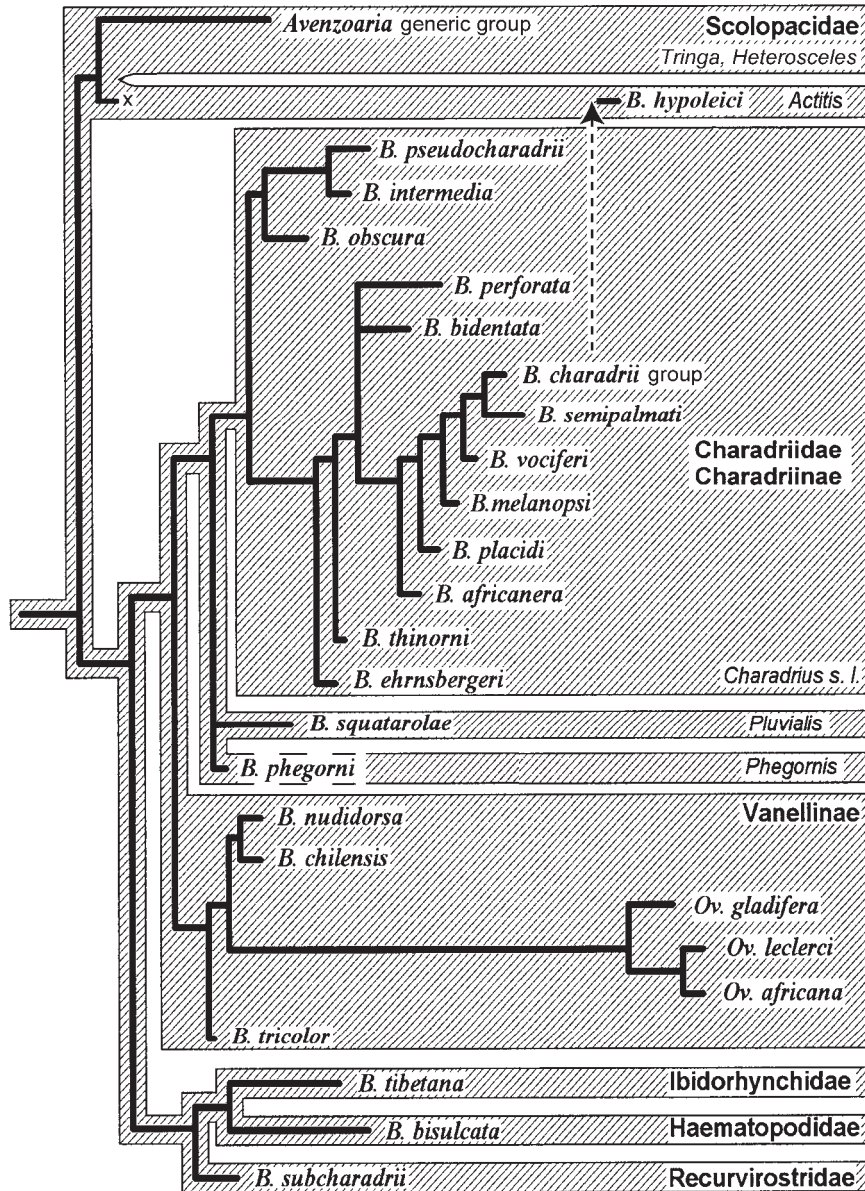


Рис. 24. Эволюция клещей родов *Bychovskiata* и *Ovofreyana* (Avenzoariidae) на зуйковых (Charadriiformes: Scolopacidae). По: Mironov and Dabert (1999), с изменениями.

*Pteronyssoides*, *Metapteronyssus* и *Pteroherpus*) была реконструирована филогения на основе морфологических характеристик и проведен кофилогенетический анализ (Mironov 2005b; Mironov and Wauthy 2005, 2006, 2010). Большинство родов демонстрирует отчетливую картину филогенетического параллелизма с соответствующими груп-

пами хозяев, причем наиболее четко это выражено у родов, связанных с дятлообразными, у которых переходы с одних хозяев внутри отряда не почти не наблюдаются (Рис. 26, 27). Так, только у представителей голарктического рода *Neopteronysus*, по-видимому, имели место переходы между дятлами родов *Picus*, *Dendrocopos* и *Picoides* (Mironov

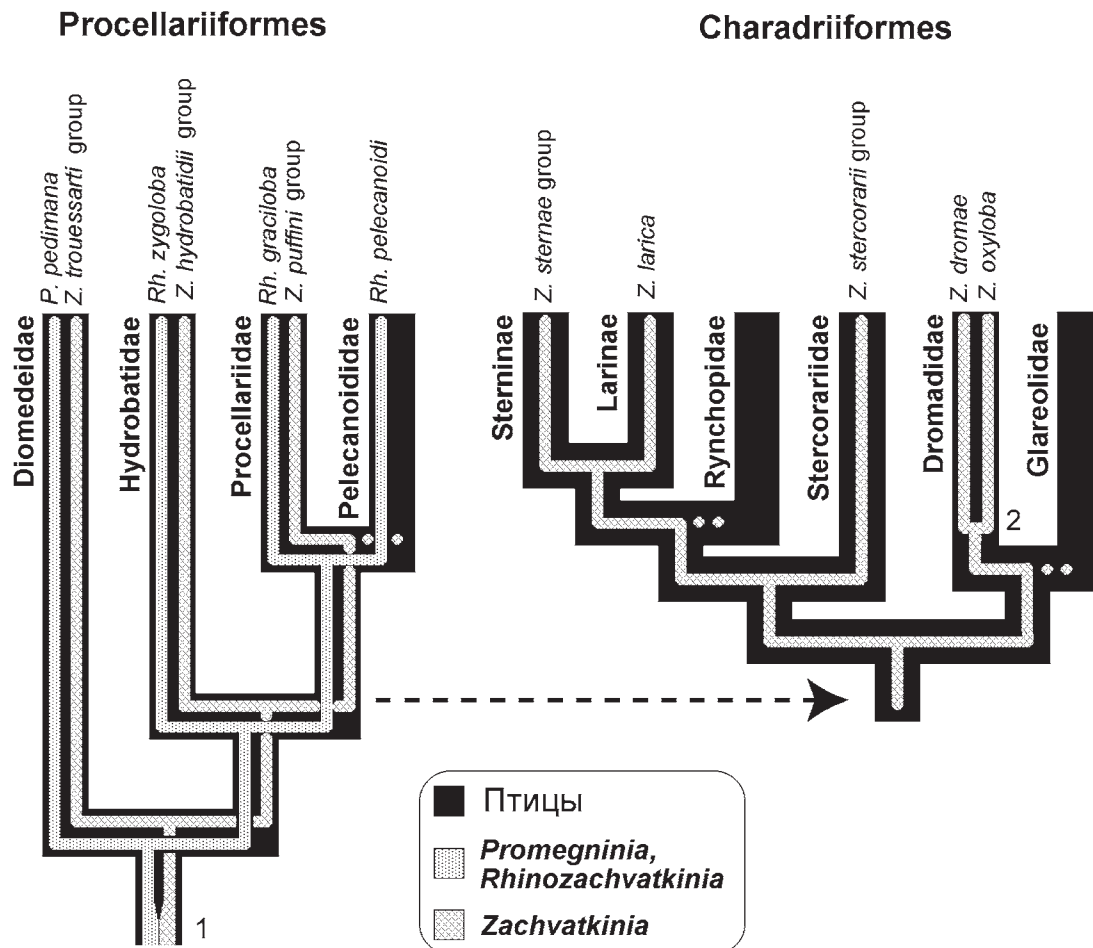


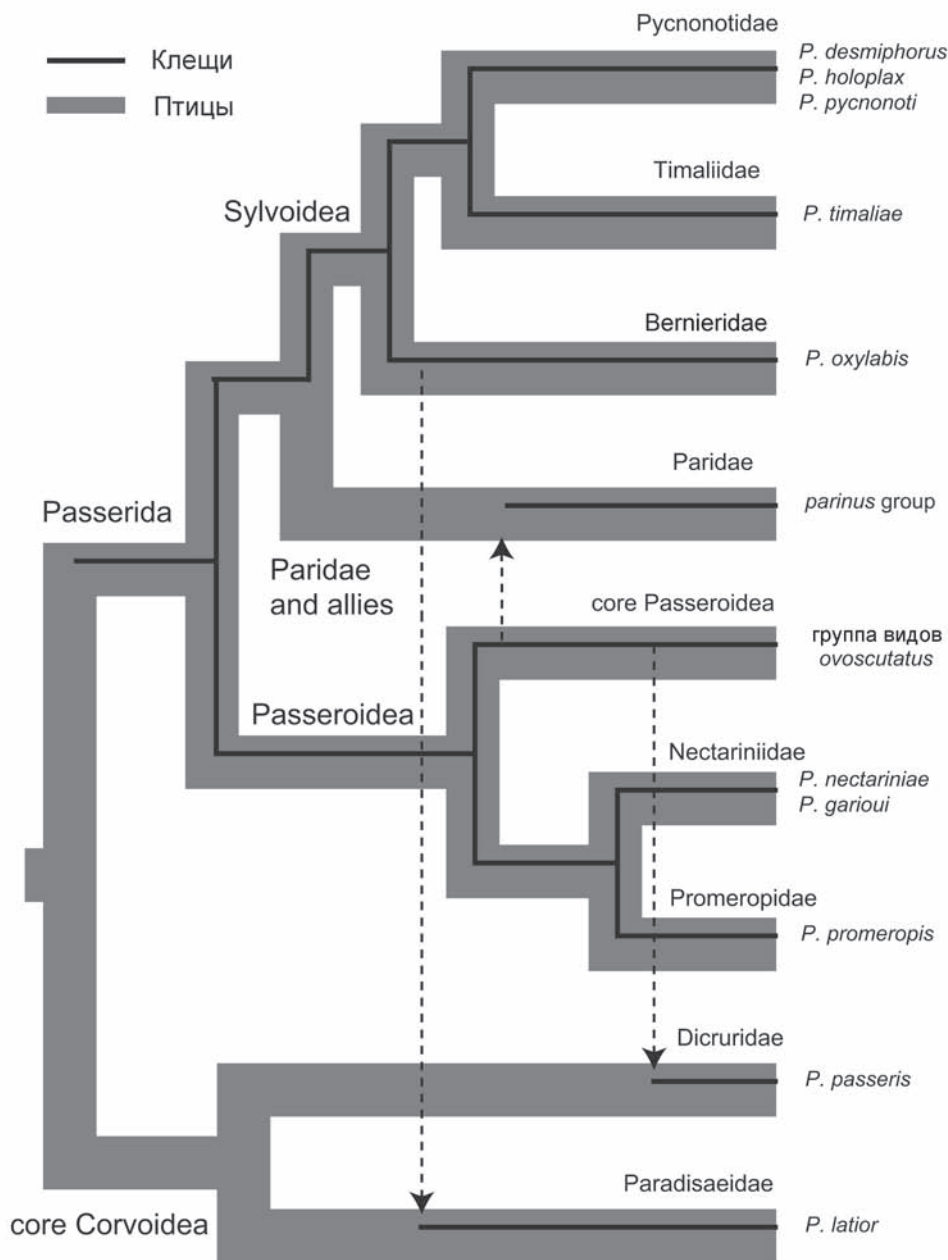
Рис. 25. Эволюция родовой группы *Zachvatkinia* (Avenzoariidae) на трубконосых (Procellariiformes) и ржанкообразных (Charadriiformes). 1 – разделение предка группы на линии «крупных» и «мелких» видов. 2 – дубликация линии *Zachvatkinia* на рачьей ржанке *Dromas ardeola*. (По: Mironov and Dabert 1999, с изменениями).

2003b). Крупные роды, распространенные на воробьинообразных, такие как *Pteronyssoides* и *Pteroherpus*, в основном сопряженно эволюционировали с Passeroidea и Sylvioidea-Muscipapoidea (Passerida); соответственно при этом происходили отдельные переходы на птиц других надсемейств и даже инфраотрядов. Так, некоторые представители рода *Pteronyssoides* перешли на дронго Dicruridae, а виды рода *Pteroherpus* – на райских птиц Paradisaeidae (Corvida: Corvoidea).

Что касается первичной группы хозяев сем. Pteronyssidae, то его выбор зависит от принятой за основу филогенетической системы птиц. Если опираться на традиционные филогенетические системы, где отряды дятлообразных

и воробьинообразных являются сестринскими (Mayr 2011; Livezey and Zusi 2007), то семейство сформировалось на предках этой ветви (надотряд Passerimorphae), и две линии Pteronyssidae произошли, соответственно, на дятлообразных и воробьинообразных. Если принять современную молекулярную концепцию (Prum et al. 2015) (Рис. 18), то возможны две гипотезы. Либо сем. Pteronyssidae сформировалось еще на общем стволе Coraciimorphae–Australaves вскоре после К-Т вымирания (в середине палеоцена, 60 Mya), и в дальнейшем представители семейства сохранились только на дятлообразных и воробьинообразных, вымерев на всех промежуточных группах, таких как Falconiformes, Cariamiformes и





**Рис. 26.** Эволюция клещей рода *Pteronyssoides* (Pteronyssidae) на воробьинообразных Passeriformes. По: Mironov and Wauthy (2005), с изменениями.

Psittaciformes, либо оно произошло значительно позднее, в начале эоцена (около 50 Млн лет) и первичными хозяевами являются либо дятлообразные, либо воробьинообразные. В этом случае дятлообразные являются наиболее вероятными первичными хозяевами птерониссид, поскольку эти

клещи распространены на всех семействах этих хозяев по всему миру, тогда как на воробьинообразных они обитают только на высших Oscines в Старом Свете.

**Семейство Trouessartiidae** Gaud, 1957 (11 родов, 167 видов). Представители этого крупного

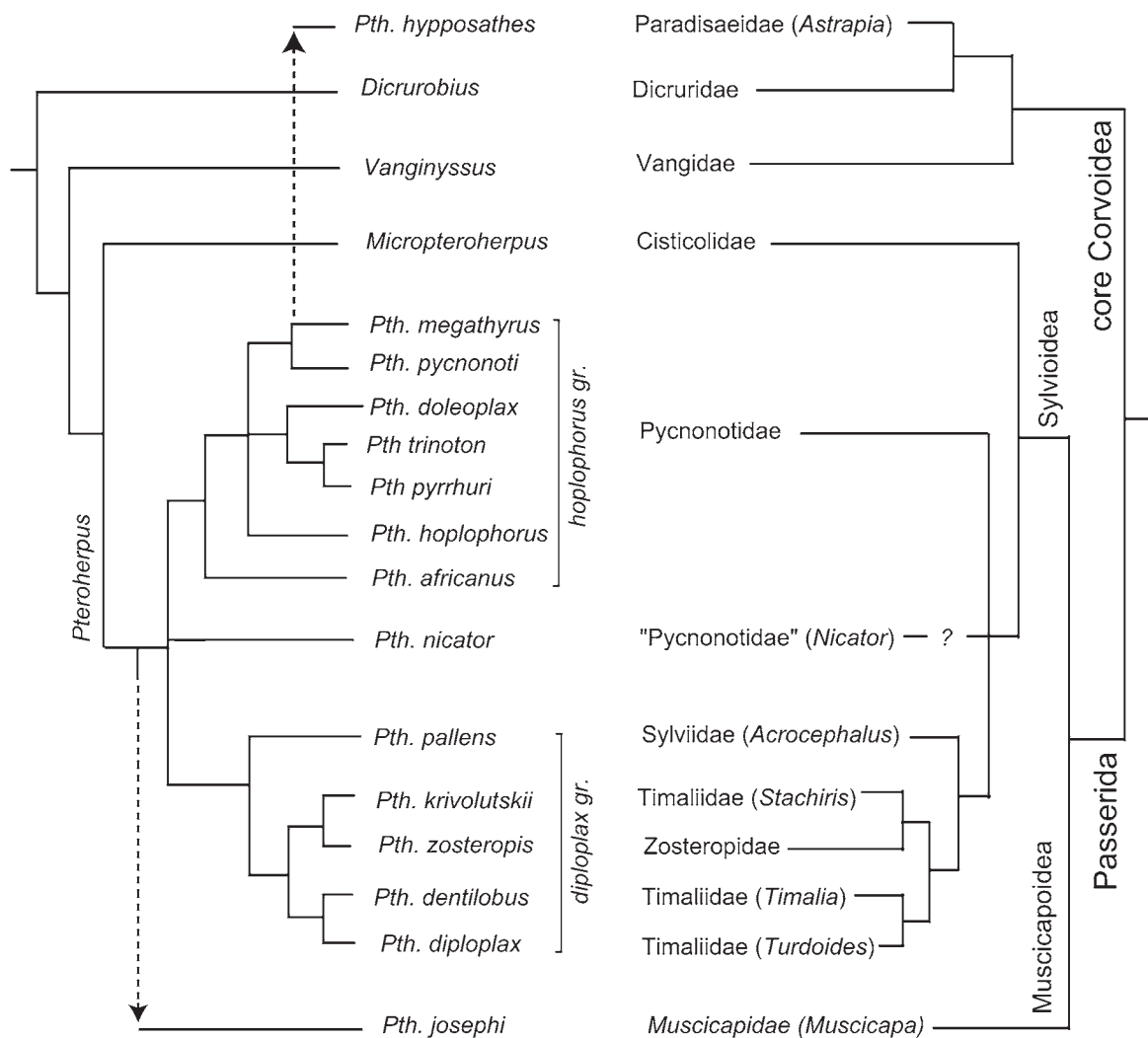


Рис. 27. Эволюция клещей рода *Pteroherpus* (Pteronyssidae) на воробьинообразных Passeriformes. По: Mironov and Wauthy (2010), с изменениями.

семейства перьевых клещей по общему облику являются типичными представителями проктофиллоидного морфоэкотипа. Большинство его видов имеет очень сильно склеротизованные и рельефные дорсальные щиты, что дополнительно повышает их прочность. Многие виды, в отличие от клещей других семейств, приспособленных к обитанию на маховом оперении, локализуются не на вентральной поверхности в коридорах опахал, а на дорсальной поверхности, где коридоры отсутствуют. Видимо, в связи с обитанием в такой своеобразной микростации, т.е. практически на

ровной поверхности, эти клещи имеют форму тела, напоминающую ромб, и способны двигаться не разворачиваясь не только вперед и назад, но и боком. Характерными отличительными признаками семейства являются двулопастная опистосома у самок и сильно суженная сзади опистосома у самцов.

Клещи сем. Trouessartiidae распространены на птицах пяти отрядов – Caprimulgiformes, Cuculiformes, Coraciiformes, Piciformes, Passeriformes. Все роды, за исключением *Uniscutalges*, встречающегося на лесных удодах Phoeniculidae

(Coraciiformes), дятлах Picidae и туканах Ramphastidae (Piciformes), распространены только на хозяевах одного отряда и обычно связаны с одним или несколькими семействами (Ogwig 1968; Santana 1976).

Только *Trouessartia* – самый крупный род семейства (102 вида) – встречается на воробьинообразных 28 семейств (26 из подотряда Oscines, 2 – Suboscines). Примерно половина видов этого рода объединяется в шесть видовых групп, каждая из которых специфична определенному семейству воробьинообразных (Santana 1976; Gaud and Atyeo 1986, 1987). Тем не менее, в распространении по воробьинообразным немало видов рода *Trouessartia* перекрываются с узкоспецифичными родами *Bicentralges*, *Calcealges*, *Neocalcealges* и *Hemicalcealges*, что свидетельствует о неоднократных переходах клещей этого семейства пределах отряда.

Исходя из данных по распространению родов, наиболее вероятной является гипотеза о возникновении сем. Trouessartiidae на предках ветви, объединяющей клады Passerimorphae–Coraciimorphae–Accipitrimorphae («надкогорта» Telluraves – Jarvis et al. 2014), в пределах которой оно бурно дивергировало на Coraciiformes, Piciformes и Passeriformes, но при этом, как необходимо предположить, они вымерли на Acipitriiformes, Falconiformes и Psittaciformes). Принятие этой гипотезы означает, что монотипичные роды *Steatacarus* и *Allanages*, обитающие на Caprimulgiformes и Cuculiformes, соответственно перешли на них с других хозяев.

Основываясь на традиционной филогении птиц (Livezey and Zusi 2007), достаточно вероятным является возникновение сем. Trouessartiidae еще на предках «секции» Anomalogonates и возникновение каждого из его родов в пределах соответствующих отрядов. Однако и при этом необходимо допустить, что в ряде отрядов этой «секции» произошло вымирание некоторых линий семейства, в частности на Psittaciformes, Pterocliiformes и Columbiformes.

**Семейство Thysanocercidae** Atyeo et Peterson, 1972 (1 род, 10 видов). Семейство, включающее единственный род *Thysanocercus*, очень близко к рассмотренному выше сем. Trouessartiidae. Отличительными чертами являются полное слияние бедра и колен на всех ногах в единый членик и образование у самок щупальцевидных терми-

нальных придатков, расположенных на вершинах опистосомальных лопастей и имеющих «елочкообразную» исчерченность. Целесообразность выделения этого таксона в самостоятельное семейство (Atyeo and Peterson 1972; Gaud and Atyeo 1996) вызывает серьезные сомнения: более резонно рассматривать его как отдельное подсемейство в рамках Trouessartiidae.

Сем. Thysanocercidae специфично стригам Apodidae (Apodiformes) и, несомненно, сформировалось и затем дивергировало в рамках этой группы птиц, однако выбор наиболее вероятной гипотезы его происхождения на стрижах в значительной мере определяется концепцией филогении птиц. Как и в случае с рассмотренным ниже сем. Ptyssalgidae, если опираться на филогению птиц, основанную на молекулярных данных (Jarvis et al. 2014; Claramunt and Cracraft 2015, Prum et al. 2015), где Apodiformes далеки от продвинутых надотрядов Passerimorphae и Coraciimorphae, представители которых являются основными хозяевами Trouessartiidae, то можно заключить, что предок Thysanocercidae перешел с общего предка этих хозяев. Если опираться на более традиционные взгляды, согласно которым стрижеобразные также принадлежат к этим продвинутым группировкам птиц (Livezey and Zusi 2007), то можно предположить, что семейство является рано ответвившейся линией сем. Trouessartiidae. Дополнительным аргументом в пользу последней гипотезы является нахождение монотипичного рода *Steatacarus*, наиболее архаичного среди Trouessartiidae, на козодоеобразных (Caprimulgiformes: Steatornithidae), которые являются сестринским стрижеобразным во всех орнитологических системах.

**Семейство Proctophyllodidae** Trouessart et Mégnin, 1884 (50 родов, около 480 видов). В современной системе семейства (Mironov 2009a; Knowles and Klimov 2011; Hernandez and Valim 2014) в отличие от предшествующих (Park and Atyeo 1971a, 1971b, 1972) выделяют только два подсемейства – Proctophyllodinae (22 рода, около 260 видов) и Pterodectinae (28 родов, 220 видов). Большинство представителей этого семейства обитает на маховых и кроющих перьях крыльев, где локализуется в коридорах на вентральной стороне опахал. Только представители нескольких родов трибы Rhamphocaulini (*Allodectes*, *Rhamphocaulus* и *Schizodectes*) обитают в полости очин,

сохраняя при этом морфоэкотип, характерный для обитателей махового оперения. Большинство клещей данного семейства имеет вытянутую, уплощенную и сильно склеротизованную дорсально идиосому. Клещи, обитающие на дистальной части опахал, близко в их краю нередко имеют сигарообразную идиосому. Для крепления в оперении используются сильно увеличенные амбулаторные диски с хорошо развитыми центральным и латеральными склеритами. Уникальной особенностью клещей этого семейства является развитие пары щупальцевидных терминальных отростков на вершинах опистосомальных лопастей самок. Эти отростки, по-видимому, являются дополнительной тактильной сенсорной структурой при движении клеща в коридорах задним концом вперед. Некоторые своеобразные адаптации у клещей этих двух подсемейств шли в двух разных направлениях. В подсем. Proctophyllodinae у самок на заднем конце формировались мембранозные листовидные выросты (ламеллы), функционально замещающие опистосомальные лопасти, которые отсутствуют или сильно укорочены у большинства его представителей. Образование ламелл обеспечивает надежность скрепления партнеров во время копуляции, увеличивая площадь соприкосновения. В подсем. Pterodectinae у самок произошло слияние эпигиния с элементами кокостерального скелета гистеросомы, что, вероятно, связано с особенностями откладки яиц на опахалах. Сем. Proctophyllodidae, несомненно, возникло в результате дивергенции его общего предка с сем. Trouessartiidae. Клещи линии, давшей начало Proctophyllodidae, эволюционировали по пути дальнейшей специализации к вентральной поверхности маховых и кроющих перьев, тогда как Trouessartiidae адаптировались к обитанию на дорсальной поверхности опахал.

Сем. Proctophyllodidae распространено преимущественно на хозяевах отряда воробьинообразных Passeriformes (Atyeo and Braasch 1966; Park and Atyeo 1971a), в рамках которого, видимо, шло его формирование. Представители подсемейства Pterodectinae отмечены даже на самых архаичных и изолированных воробьинообразных – новозеландских крапивниках (Acanthisittidae). Это, в свою очередь, свидетельствует о дивергенции подсемейств Proctophyllodinae и Pterodectinae на самых древних предках отряда до формирования его основных ветвей. Клещи подсем.

Proctophyllodinae обычно занимают центральную часть опахала близко к стержню, тогда как виды Pterodectinae обычно размещаются в его периферической и дистальной частях. Проктофиллоиды также широко распространены на колибри (Apodiformes: Trochili), на предков которых переселились с воробьинообразных и сформировали специфичную трибу Ramphocaulini (Pterodectinae) (Mironov 2009a). В связи с вымиранием исходных перьевых клещей на колибри, переселившиеся на них Pterodectinae, видимо, очень быстро дивергировали на новых хозяевах, адаптировавшись к самым различным участкам махового оперения, а также освоив полости очинов. На современных колибри встречаются до четырех видов из различных родов трибы Rhamphocaulini. Находки отдельных видов сем. Proctophyllodidae на других отрядах птиц – например, видов рода *Proctophyllodes* на отдельных видах дятлообразных Piciformes и колибри, рода *Proterothrix* – на зимородках (Coraciiformes: Alcedinidae) и рода *Montesauria* – на пастушковых (Gruiformes: Rallidae) – являются яркими примерами недавних переходов проктофиллоид на новых хозяев.

**Семейство Apionacaridae** Gaud et Atyeo, 1977 (4 рода, 7 видов). Клещи этого семейства обитают в полости очинов махового оперения и являются типичными представителями дермоглифоидного морфоэкотипа. Большинство видов семейства – довольно мелкие клещи с сильно выпуклой, обычно яйцевидной формой тела; дорсальная поверхность гистеросомы очень слабо склеротизована, дорсальные щетинки гистеросомы медиального ряда и щетинки вертлугов отсутствуют (Gaud and Atyeo 1975b). Интересной морфологической особенностью рода *Atelespoda* является исчезновение четвертой пары ног у самок. Подобная адаптация, по-видимому, связана с экономией весьма ограниченных пищевых ресурсов в полости очинов. Представители семейства мозаично распределены по четырем отрядам птиц: род *Apionacarus* – с курообразными, *Atelespoda* (4 вида) и *Sphaerogastra* (1 вид) – с ржанкообразными и *Fringillosphaera* (1 вид) – с воробьинообразными. Весьма, вероятно, что семейство по видовому составу более многочисленно, чем это выявлено в настоящее время. Филогенетические отношения семейства в пределах Analgoidea неясны, однако учитывая его глубокую морфологическую специализацию и распространение на

достаточно разнообразных птицах, в том числе на Galloanserae, можно предположить, что оно имеет весьма древнее происхождение, однако сохранилось на очень небольшом числе филогенетических линий современных птиц.

**Семейство Ptyssalgidae** Atyeo et Gaud, 1979 (1 род, 1 вид). Семейство представлено в настоящее время одним единственным видом *Ptyssalges major*, однако по данным авторов семейства (Atyeo and Gaud 1979) в акарологических коллекциях имеются десятки неописанных видов, обитающих на колибри Trochilidae (Apodiformes). Клещи обитают в полости очинов и по морфологическому облику полностью соответствуют дермоглифоидному морфоэкотипу.

Предки этого семейства были обитателями махового оперения, о чем свидетельствуют сохранение довольно крупных латеральных склеритов в амбулакральном диске и рудиментарного гистеронотального щита у самцов. Родство этого семейства долгое время было неясным, его сближали с Analgidae или Pyroglyphidae (Atyeo and Gaud 1979; OConnor 1982a), однако реконструкция филогении Astigmata на основе молекулярных данных неожиданно выявила сестринские отношения Ptyssalgidae с Pteronyssidae (Klimov and OConnor 2013), что позднее подтвердилось и нашим более детальным морфологическим исследованием. Хотя очевидно, что сем. Ptyssalgidae сформировалось на предках колибри и успешно дивергировало в пределах этого отряда, происхождение его на этих птицах является дискуссионным, и вероятность той или иной гипотезы в значительной мере определяется выбранной концепцией филогении хозяев. Если опираться на филогению птиц, основанную на молекулярных данных, в которой Apodiformes чрезвычайно далеки от наиболее продвинутых надотрядов Passerimorphae и Coraciimorphae (Jarvis et al. 2014; Claramunt and Cracraft 2015; Prum et al. 2015), то наиболее вероятной представляется гипотеза о переходе предка этого семейства с каких-то примитивных дятлообразных или воробьинообразных, являющихся в настоящее время хозяевами Pteronyssidae. Если же опираться на более традиционные взгляды (Livezey and Zusi 2007), согласно которым стрижеобразные Apodiformes также принадлежат к наиболее продвинутой ветви Neornithes – «секции» Anomalognates, можно допустить, что семейство является своего рода

реликтом ветви Ptyssalgidae–Pteronyssidae, сохранившимся только у колибри. И в том, и в другом случае успешная дивергенция Ptyssalgidae на колибри была обусловлена сменой ниши, переходом от обитания с поверхности опахал в полость очинов, что позволило им выжить на птицах, совершающих крылом десятки взмахов в секунду.

**Семейство Dermoglyphidae** Mégnin et Trouesart, 1884 (5 родов, 20 видов). Клещи этого семейства обитают в полости очинов маховых и крупных перьев тела и являются типичными представителями своего морфоэкотипа. Они обладают сильно выпуклым телом веретеновидной или овальной формы с хорошо выраженной исчерченностью мягких покровов. Несмотря на сильное морфологическое сходство в строении претарзусов, хетомы тела и конечностей, на основании которых это семейство ранее сближали с Analgidae (Atyeo 1979a; Dabert and Mironov 1999), по данным молекулярной филогении оно ближе к Laminosioptidae и Apionacaridae (Klimov and OConnor 2013).

Немногочисленные представители этого семейства распространены на птицах отрядов Anseriformes, Pelecaniformes, Coraciiformes, Charadriiformes, Piciformes, Passeriformes, Gruiformes, Columbiformes и Tinamiformes (Gaud 1974a; Gaud et al. 1972; Dabert and Ehrnsberger 1993; Dabert and Skoracki 2004), на которых представлены одним–двумя видами. Выявление исходных хозяев семейства весьма затруднено, поскольку эти клещи, по-видимому, способны довольно легко переходить на новых хозяев. Так, род *Paralges* распространен на гусеобразных ржанкообразных и ракшеобразных, а род *Dermoglyphus* – на дятлообразных, куриных, ракшеобразных и журавлеобразных. Только роды *Neunannella* и *Tinamoglyphis*, связанные с тинаму, ограничены в распространении этим отрядом и проявляют более–менее отчетливый паттерн филогенетического параллелизма (Dabert 2014). Следует заметить, что эти два рода, согласно данным молекулярной филогении (Klimov and OConnor 2013), выпадают из данного семейства.

**Семейство Gaudoglyphidae** Bruce et Johnston, 1976 (1 род, 1 вид). Единственный вид семейства *Gaudoglyphus minor* обитает в полости очинов кур *Gallus gallus* (Galliformes: Phasianidae). Этот вид морфологически чрезвычайно близок к представителям сем. Dermoglyphidae, и единственным его

отличием от последнего является сильная редукция ног двух задних пар у неполовозрелых стадий до небольших выступов, где членики ног представлены узкими кольцами. Несмотря на столь своеобразное отличие, выделение этого вида из *Dermoglyphidae* в самостоятельное семейство (Bruce and Johnston 1976) крайне спорно.

**Семейство *Laminosioptidae*** Vitzthum, 1931 (8 родов, 27 видов). В семействе выделяют два подсемейства: *Laminosioptinae* (1 род, 4 вида) и *Faincoptinae* (7 родов, 23 вида). Они очень сильно различаются по типу локализации на хозяине и, соответственно, по морфологическим адаптациям и поэтому даже представляют самостоятельные морфоэкоотипы. Возможно, оба таксона заслуживают выделения в самостоятельные семейства, но в настоящей работе они нами рассматриваются как единое семейство.

Клещи подсем. *Laminosioptinae* локализуются в подкожной клетчатке птиц, и механизм их проникновения в нее неизвестен. Эти клещи имеют веретеновидную, слегка уплощенную идиосому, покрытую слабо склертизованными дорсальными щитами, относительно короткие ноги с шиповидными выростами и шиповидными щетинками на лапках, очень сильно редуцированные хелицеры, претарзусы с длинным стеблем и сильно редуцированный амбулакральный диск с несколькими шиповидными выростами. В подсемействе известны четыре вида, каждый из которых Фэн (Fain 1981) отнес к отдельному подроду. Все эти виды обитают на птицах разных отрядов: *Galliformes*, *Psittaciformes*, *Columbiformes* и *Passeriformes*.

Клещи подсем. *Faincoptinae* обитают в толще стенок очинов крупных перьев или просто в углублениях на наружной поверхности очинов. Клещи, обитающие в стенках очинов, прогрызают в них длинные сложной формы ходы (Skoracki et al. 2014). Клещи, обитающие в углублениях на наружных стенках, вероятно, проникают в перьевые фолликулы, когда перо растет, и выгрызают в нем углубление, соответствующее размерам тела. В связи с обитанием в такой микростанции эти клещи имеют узкую, сильно вытянутую и уплощенную идиосому; дорсальные щиты гистеросомы сильно редуцированы или отсутствуют; две передние пары ног сильно утолщенные и укороченные, а две задних пары нормальных пропорций; хелицеры крупные сопоставимы по длине с субкапитулюмом; претарзус с одним терминальным вы-

ступом. Еще одной специфической чертой этого подсемейства являются крыловидные боковые выросты проподосомы, функциональное назначение которых остается неясным.

Представители подсемейства обитают на птицах семи отрядов: *Anseriformes*, *Galliformes*, *Gruiformes*, *Podicipediformes*, *Columbiformes*, *Psittaciformes* и *Passeriformes*. Все роды за исключением *Calamicoptes*, вероятно, являющегося сборным, специфичны строго определенному отряду хозяев. Данное подсемейство, согласно последним данным, наиболее близко к сем. *Dermoglyphidae*, представители которого обитают в полости очинов (Klimov and OConnor 2013). Исходя из распространения клещей подсем. *Faincoptinae*, можно заключить, что оно сформировалось еще на предках *Neognathae*.

**Семейство *Dermationidae*** Fain, 1965 (12 родов, около 50 видов). Представители семейства демонстрируют два различных морфоэкоотипа. Представители подсем. *Dermationinae* (11 родов) обитают на поверхности кожи птиц и являются типичными представителями эпидермоптоидного морфоэкоотипа. Важно отметить, что в отличие от других представителей этого морфоэкоотипа (сем. *Epidermoptidae*) эти клещи обладают хорошо развитым на лапках амбулакральным диском и способны быстро передвигаться по поверхности кожи хозяев. Для крепления к поверхности они используют не апикальные выросты лапок на передних парах ног, а шиповидные выросты на бедрах, коленях и лапках задних пар ног, а также вентральные выросты лопаточных щитов (Мионов 1987; Dabert and Mironov 1999). Второе подсем. *Arocnemidocoptinae* с единственным видом *Arocnemidocoptes tragicola* внешне более напоминает клещей сем. *Knemodokoptidae*, поскольку имеет овальную по очертаниям и довольно выпуклую идиосому (Lombert et al. 1984). В отличие от *Dermationinae* они обитают не только на поверхности кожи, но проникают и в полости перьевых фолликулов. Для семейства реконструирована филогения на основе морфологических признаков (Mironov et al. 2005a).

Представители подсем. *Dermationinae* встречаются на птицах отрядов *Anseriformes*, *Pelecaniformes*, *Galliformes*, *Gruiformes*, *Charadriiformes*, *Columbiformes*, *Psittaciformes*, *Apodiformes* и *Passeriformes* (Fain 1965). Большинство родов высоко специфичны и ограничены в распро-

странении определенным отрядом или более узкой группировкой птиц. Так, например, род *Apodicoptes* приурочен к стригам Apodidae, а род *Trochilocoptes* – к колибри Trochilidae. Наиболее широкое распространение имеет *Passeroptes*, единственный род, распространенный на воробьинообразных, но также встречающийся и на голубеобразных. Единственный вид подсем. Arospemidoptinae известен только с обыкновенного стрижа *Apus apus* (Apodiformes: Apodidae).

Известное в настоящее время многообразие еще недостаточно для окончательных выводов о происхождении и путях последующей эволюции Dermationidae. Исходя из того, что наиболее архаичные роды, такие как *Neodermation*, *Rivoltasia*, *Pelicanoptes* и *Dermation*, распространены на Anseriformes, Galliformes (Galloanserae), Pelecaniformes и Gruiformes (Aequorlitorinithes), соответственно, можно предположить, что семейство сформировалось еще на предках Galloanserae и Neoaves.

**Семейство Epidermoptidae** Trouessart, 1892 (18 родов, 61 вид). Большинство клещей этого семейства обитают на поверхности кожи птиц или частично внедряются в нее, являясь типичными представителями эпидермоптоидного морфокотипа. Эти клещи имеют короткие конечности, довольно медлительны и могут частично внедряться в кожу, закориваясь в ней с помощью крючковидных выростов на лапках двух передних пар ног.

В реконструкции филогенетических отношений сем. Epidermoptidae на основе морфологических признаков (Mironov et al. 2005a) в его составе были выделены пять подсемейств: Epidermoptinae, Myialaginae, Otocoptoidinae, Lukoschusoptinae и Knemidokoptinae. Однако последующий филогенетический анализ на основе молекулярных данных (Klimov and OConnor 2013) показал, что последний таксон филогенетически не входит в кластер типичных эпидермоптитид и даже ближе другому семейству перьевых клещей, обитающих на коже, – Dermationidae, поэтому в настоящей работе мы рассматриваем Knemidokoptidae в качестве семейства, как это было предложено Фэном и Эсенем (Fain and Elsen 1967).

Клещи монотипичного подсем. Otocoptoidinae и наиболее архаичных родов Epidermoptinae (*Epidermoptes* и *Rallepidermoptes*) обитают на коже птиц. *Lukoschusoptes asiaticus*, единственный

представитель подсем. Lukoschusoptinae, приспособился к обитанию в полости очинов стрижей-саланганов *Callocalia* (Apodidae). В связи с освоением этой микростанции клещ приобрел выпуклую идиосому, несущую несколько пар относительно длинных латеральных щетинок, как это характерно для клещей дермоглифоидного комплекса.

Клещи продвинутых родов подсем. Epidermoptinae (*Microlichus*, *Metamicrolichus*, *Promyialges*) и все представители подсем. Myialginae (*Myialges*, *Archimyialges* и *Hemimyialges*), в отличие от всех остальных Analgoidea, имеют жизненный цикл, в котором факультативно или облигатно происходит смена хозяина. Оплодотворенные самки этих клещей форезируют или также питаются на орнитофильных видах мух сем. Hippoboscidae (Diptera) (Hill et al. 1967; Fain and Grootaert 1996). Реже виды, паразитирующие на гусеобразных и трубконосых, используют для этого пухоедов сем. Menoponidae (Phthiraptera) (Fain 1965). Эпидермоптитиды менее специализированных родов, такие как *Microlichus*, *Metamicrolichus* и *Promyialges*, только форезируют на мухах, закрепляясь за щетинки на теле мухи и в основании крыльев с помощью тех же крючковидных выростов на лапках, которые используются для закрепления в коже птиц. Клещи более продвинутых родов *Myialges*, *Archimyialges* и *Hemimyialges* не только более надежно закрепляются на мухах, но и питаются на них. Оплодотворенные самки, попавшие на муху, откусывают щетинки на брюшке насекомого, вводят в отверстие передний конец гнатосомы и крючковидные или Т-образные выросты лапок передней пары ног. Сквозь отверстие кутикулы эти клещи потребляют гемолимфу хозяина. При питании происходит физиогастрический рост клеща: тело самок увеличивается в размерах и из уплощенного становится яйцевидным или грушевидным. В ходе защитных иммунных и восстановительных реакций насекомого гнатосома и крючья обрастают клетками гиподермы и восстанавливаемой кутикулой, и клещ неспособен извлечь ротовой аппарат и прикрепительные крючья лапок первой пары ног, вросшие в кутикулу, поэтому самки этих родов откладывают яйца прямо на насекомом, в результате чего самка оказывается окруженной плотным венчиком из нескольких десятков яиц на тонких стебельках. Вылупляющиеся личинки заражают нового хозя-

ина-птицу, а самки, отложив все яйца, погибают на мухе (Дубинин 1953; Fain 1965).

Клещи подсем. *Otocoptoidinae* и родов *Epidermoptes* и *Rallepidermoptes* (*Epidermoptinae*), паразитирующие только на птицах, характеризуются очень узкой специфичностью. Так, виды родов *Epidermoptes* и *Rallepidermoptes* распространены на *Galliformes* и *Gruiformes* соответственно; *Otocoptoides mironovi* обитает на горлице *Columbigallina cruziana* (*Columbiformes: Columbidae*). Виды эпидермопидов, самки которых используют мух для расселения или также и для питания и откладки яиц, характеризуются очень широким кругом хозяев, который включает птиц разных семейств и даже отрядов и, вероятно, в значительной мере определяется специфичностью мух-переносчиков.

В отношении происхождения семейства, учитывая, что морфологически и экологически наиболее примитивные роды, постоянно связанные с птицами-хозяевами, обитают на *Galliformes* (*Galloanseres*) и *Gruiformes* (*Neoaves*) можно заключить, что семейство сформировалось еще на ветви *Neognathae* до К-Т вымирания.

**Семейство *Knemidokoptidae*** Dubinin, 1953 (6 родов, 14 видов). Клещи этого семейства внедряются под чешую ног, вызывая патологическое разрастание рогового слоя кожи и чешуй в виде рыхлой губчатой массы. Клещи обитают на границе эпидермиса и собственно дермы (кориум), питаются лимфой, а также перемещаются по ходам в губчатом роговом слое. Самки этих клещей шарообразные с очень короткими ногами в виде циповидных выступов; почти все щетинки тела очень сильно укорочены, обычно представлены микрохетами; на опистосоме может иметься одна пара терминальных макрохет; претарзус с тонким стеблем и миниатюрным диском или отсутствует. Самцы и преимагинальные стадии с более уплотненным, полусферическим телом и относительно более длинными ногами (кнемидокоптоидный морфоэкотип). Только у видов рода *Evansacarus* идиосома самок вытянутая, веретенновидная.

Клещи этого семейства являются наиболее вредоносной группой для птиц. Их массовое размножение, что особенно часто происходит при содержании птиц в неволе, обычно приводит к гибели хозяина. Представители семейства известны с птиц семи отрядов – *Galliformes*, *Anseriformes*, *Charadriiformes*, *Psittaciformes*, *Columbiformes*,

*Piciformes* и *Passeriformes*. У большинства родов специфичность даже к определенным отрядам или семействам хозяев не наблюдается. На уровне видов спектр хозяев обычно включает различные семейства одного отряда (Fain and Elsen 1967). Клещи, по-видимому, способны достаточно долго сохраняться вне хозяина, находясь в отпадающих губчатых кусках рогового слоя эпидермиса (Дубинин 1953). Возможно, этим объясняется широкий круг хозяев некоторых видов. Например, у *Knemidokoptes jamaicensis* он насчитывает более двух десятков видов воробьинообразных восьми семейств (Fain and Elsen 1967). Поскольку наиболее древней группой хозяев кнемидокопидов являются *Galliformes*, можно предположить, что семейство сформировалось еще на предках *Neognathae*.

**Семейство *Heteropsoridae*** Oudemans, 1908 (1 род, 1 вид). Это загадочное семейство включает единственный вид, *Heteropsorus pteroptopus*, до сих пор известный только по протонимфам. Эти клещи встречаются на коже птиц, чаще всего на крыльях, и по внешнему облику вполне соответствуют эпидермоптоидному морфоэкотипу, отчасти напоминая представителей сем. *Dermationidae*. Однако в отличие от последнего семейства у протонимф *H. pteroptopus* на лапках всех ног имеются три очень крупных вентральных шипа и чрезвычайно сильно увеличенный амбулакральный диск с вееровидными латеральными склеритами. Некоторое время ошибочно полагали (Дубинин 1953), что эти клещи – преимагинальная стадия рода *Microlichus* (*Epidermoptidae*). Молекулярные исследования псороптидий (Klimov and OConnor 2013) показали, что этот клещ имеет родство, хотя и отдаленное, с сем. *Dermationidae*.

**Семейство *Turbinoptidae*** Fain, 1957 (9 родов, 38 видов). Клещи этого семейства обитают в носовой полости птиц, где питаются слизистыми выделениями выстилающих эпителиальных тканей. По внешнему облику эти клещи близки к эпидермоптоидному морфоэкотипу, однако имеют ряд специфических адаптаций, позволяющих рассматривать как отдельный морфоэкотип. В отличие от *Epidermoptidae* и *Dermationidae*, имеющих три пары макрохет, у этих клещей лопаточные, плечевые и одна–две пары опистосомальных щетинок либо представлены относительно короткими макрохетами, либо вообще таковыми не являются. Еще одной отличительной морфологической чертой *Turbinoptidae* служат сильно



укороченные лапки всех ног, которые снабжены либо когтевидными щетинками, либо крючковидными выростами (*Congocoptes*), что, несомненно, является адаптацией для крепления на слизистой поверхности эпителия.

Представители семейства связаны с птицами отрядов Galliformes, Charadriiformes, Accipitriformes, Caprimulgiformes, Coraciiformes, Cuculiformes, Musophagiformes, Piciformes и Passeriformes (Fain 1977; Чиров и Миронов 1991). Большинство родов строго приурочено к определенным отрядам хозяев. Учитывая широкое, хотя и очень мозаичное распространение клещей этого семейства, можно предполагать, что оно сформировалось еще на общих предках Neognathae, до К-Т вымирания, 70–85 Ма (Claramunt and Cracraft 2015; Prum et al. 2015).

**Семейство Cytoditidae** Oudemans, 1908 (2 рода, 12 видов). Клещи обитают в носовой полости птиц подобно Turbinoptidae, где, по-видимому, питаются слизистыми выделениями эпителия. Эти клещи характеризуются крайней степенью регрессии ряда морфологических структур. Гнатосома сильно редуцирована и вся погружена в муфтообразный выступ переднего конца тела; дорсальные щетинки медиального ряда гистеросомы отсутствуют; все щетинки тела представлены микрохетами; щетинки ног модифицированы в крючья и также сильно укорочены. По особенностям морфологических адаптаций к занимаемой ими экологической нише эти клещи заслуживают выделения в самостоятельный морфоэкотип. Родственные отношения семейства в связи с множественными редукциями в настоящее время не ясны. Представители семейства обитают на отрядах Galliformes, Psittaciformes, Columbiformes, Gruiformes, Coraciiformes, Cuculiformes и Passeriformes (Fain and Bafort 1964).

**Семейство Pyroglyphidae** Cunliffe, 1958 (19 родов, около 40 видов). Данное семейство – единственное в надсемействе, большинство видов которого обитает не на птицах, а в их гнездах и жилищах человека, являясь основным компонентом комплекса домашней пыли. Фэн с соавт. (Fain et al. 1988) разделял семейство на четыре подсемейства – Pyroglyphinae, Dermatophagoidinae, Guatemalichinae и Onychalгинаe. Как показали недавние исследования (Klimov et al. 2016), только подсемейство Onychalгинаe является монофилетическим, тогда как границы и валидность других

подсемейств нуждаются в ревизии. Клещи подсем. Onychalгинаe постоянно обитают на воробьинообразных семействах Estrildidae и Ploceidae и дятлообразных сем. Lybiidae. Находки представителей остальных подсемейств на птицах и даже некоторых млекопитающих являются, несомненно, результатом контаминаций (Bochkov and Mironov 2011). Нидикольные формы этого семейства связаны с птицами разнообразных семейств воробьинообразных, а также со стрижами (Apodiformes: Apodidae) и дятлообразными (Piciformes).

Согласно последним филогенетическим реконструкциям Psoroptidia (Bochkov and Mironov 2011; Klimov and OConnor 2008, 2013) Pyroglyphidae являются эволюционно продвинутым семейством, занимающими положение в кроне кладограммы. В связи с таким филогенетическим положением и столь разнообразным образом жизни его представителей возникает вопрос: первичным или вторичным у этих клещей является обитание в гнездах птиц и в жилищах человека. Этот вопрос тесно связан с общепаразитологическим вопросом о возникновении постоянного паразитизма и его обратимости. Согласно одной из выдвинутых концепций считалось, что пироглифиды являются примитивной группой и демонстрируют постепенный переход от нидиколлии к постоянному обитанию на птицах (Fain 1965; Gaud 1968a; Fain and Atyeo 1990). Согласно другой концепции, пироглифиды являются эволюционно продвинутой группой, вернувшейся от постоянного паразитизма на хозяевах к обитанию в их гнездах (Wharton 1976; Dabert et al. 2010; Klimov and OConnor 2013), из чего следует, что паразитизм обратим, по крайней мере у перьевых клещей. Аргументация этих противоположных концепций подобно рассмотрена в специальной работе об обратимости паразитизма (Бочков и Миронов 2013). Наиболее весомым аргументом против последней гипотезы является отсутствие явных преимуществ при переходе от паразитизма к обитанию в гнезде.

### 3.3.2. Паразито-хозяйинные связи клещей надсемейства Pterolichoidea и птиц

**Надсемейство Pterolichoidea** Trouessart et Mégnin, 1884 (18 семейств). По сравнению с Analgoidea, представители надсем. Pterolichoidea морфологически и экологически более однообразны и демонстрируют только два морфоэко-

па: клещи, обитающие на маховых перьях, или в полости очин. Надсемейство было основано после разделения единого надсемейства перьевых клещей «Analgesoidea» на три отдельных надсемейства: собственно Analgoidea, Freyanoidea и Pterolichoidea (Gaud and Atyeo 1978). Вскоре два последних надсемейства были объединены в одно – Pterolichoidea (OConnor 1982a).

Филогенетическая система надсем. Pterolichoidea в настоящее время совершенно не разработана, и даже монофилия многих его семейств является спорной. С конца XIX века дальнейшее развитие классификации «подсем. Analgesinae», основанного Труессаром и Меньеном (Trouessart and Mègnin 1884), включавшего тогда всех перьевых клещей, шло следующим образом. Из группировки клещей, рассматривавшейся сначала как секция, затем подсемейство и, наконец, сем. Pterolichidae, на протяжении почти всего XX века, последовательно выделялись небольшие морфологически хорошо очерченные семейства. Такие семейства основывались, как правило, на одном–двух отчетливых признаках, являвшихся очевидными автоапоморфиями в пределах птеролихоидей. Таким путем были установлены практически все их нынешние семейства, за исключением Syringobiidae. В результате этого сем. Pterolichidae, включающее более половины видов всех Pterolichoidea, оказалось сформированным по «остаточному принципу». В нем оставались те группы птеролихоидных клещей, которые не могли быть четко охарактеризованы каким-либо общим признаком. Молекулярное исследование филогенетических отношений среди Psoroptidia включившее ограниченное число таксонов птеролихоидей (41 вид, 9 семейств) и показало, что большинство включенных в анализ семейств (6 из 9) берут начало из кроны сем. Pterolichidae, которое в нынешнем составе представляет собой огромную парафилетическую группировку (Klimov and OConnor 2013) (Рис. 1В). Только три семейства из включенных в этот анализ (Freyanidae, Syringobiidae и Ptiloxenidae) занимают обособленное положение по отношению к кладе Pterolichidae. Таким образом, учитывая нынешнее состояние филогении Pterolichoidea, при анализе коэволюционных отношений этих клещей с хозяевами нами использованы филогенетические системы, разработанные лишь для отдельных семейств.

**Семейство Pterolichidae** Trouessart et Mègnin, 1884 (122 рода, около 390 видов) – самое крупное в надсемействе, включает более половины видов и родов Pterolichoidea. Несмотря на огромное многообразие в морфологических деталях и размерах представители семейства по всем основным адаптивным морфологическим характеристикам являются типичными обитателями махового оперения. В составе семейства выделяют пять подсемейств: Ardeacarinae (2 вида, 2 рода), Ardeialginae (2 вида, 2 рода), Xoloptoidinae (4 вида, 4 рода), Magimeliinae (30 видов, 5 родов) и собственно Pterolichinae (около 355 видов, 113 родов) (Gaud and Atyeo 1996).

Как уже отмечалось выше, система надсемейства в целом и собственно сем. Pterolichidae находятся в весьма неудовлетворительном состоянии. Так, в течение всего XX века из Pterolichidae были выделены в качестве отдельных семейств Falculiferidae, Gabuciniidae, Eustathiidae, Crypturoptidae, Thoracosathesidae и многие другие на основании каких-либо единичных, но морфологически хорошо различимых признаков. Таким же образом были установлены четыре его подсемейства – Ardeacarinae, Ardeialginae, Xoloptoidinae и Magimeliinae. При этом все четыре выделенные подсемейства, подобно выделенным ранее семействам, специфичны очень узкому кругу хозяев. Так, подсемейства Ardeacarinae и Ardeialginae были выделены в пределах Pterolichidae только на основании исключительно длинных лапок двух передних пар ног и между собой различаются только утратой медиального ряда дорсальных щетинок гистеросомы у последнего. Оба подсемейства специфичны цаплям (Pelecaniformes: Ardeidae). Подсем. Xoloptoidinae, специфичное аистам (Pelecaniformes: Ciconiidae), было выделено на основании большого участка мягкой кутикулы идиосомы в области сеюгальной борозды, имеющего чрезвычайно крупные и глубокие складки. Подсем. Magimeliinae, специфичное ржанкообразным и распространенное на представителях двух его подотрядов – Scolopaci и Charadrii (Dabert and Ehrnsberger 1999), – характеризуется только своеобразием формы центрального склерита амбулакров и утратой эпигиния у самок.

Таким образом, нынешний состав гигантского подсем. Pterolichinae, включающего почти половину всех известных видов птеролихоидей,

формировался по «остаточному принципу»; в нем остались все роды птеролихид, которые нельзя было обоснованно выделить в какой-либо надродовой таксон. Как уже указывалось выше, при проведении филогенетического анализа Astigmata, включившего, к сожалению, очень небольшое число таксонов Pterolichoidea (Klimov and O'Connor 2013), было показано, что подсем. Pterolichinae распадается по меньшей мере на три отдельные линии, между которыми «вклиниваются» такие семейства, как Gobiciniidae, Rectijanidae, Falculiferidae и Ascouracaridae (Рис. 1В). В нынешних таксономических границах подсем. Pterolichinae представляет собой парафилетическую группировку, из которой берут начало все остальные его «подсемейства», а также и многие другие семейства Pterolichoidea.

Подсем. Pterolichinae в нынешнем его составе распространено на 12 отрядах птиц: Struthionithiformes, Pelecaniformes, Falconiformes, Accipitriformes, Galliformes, Gruiformes, Psittaciformes, Cuculiformes, Musophagiformes, Caprimulgiformes, Coliiformes, Coraciiformes и Opisthocomiformes. Ряд отрядов обладает весьма богатой фауной клещей этого семейства. В некоторых случаях фауна Pterolichinae, связанная с определённым отрядом птиц, все же может быть расценена как более–менее хорошо морфологически очерченная родовая группировка, вероятно, имеющая монофилетическое происхождение. Так, с Galliformes связана самая большая группа родов *Pterolichus* (37 родов), представители которой обитают на всех семействах этого отряда. При этом нередко на одном виде хозяев, например у тропических Phasianidae, могут одновременно сосуществовать по одному представителю из двух–трех родов (Gaud 1965). С журавлеобразными связана хорошо очерченная группа родов *Grallobia* (7 родов), наиболее многообразная у пастушковых Rallidae (Gaud and Mouchet 1963). На попугаеобразных обитают клещи трех параллельно сосуществующих и достаточно хорошо очерченных родовых групп: *Protolichus* (21 род), *Psittophagus* (3 рода), *Rhytidelasma* (13 родов) (Mironov and Perez 2003; Mironov et al. 2003; Mironov and Dabert 2010). С кукушкообразными связана специфичная группа *Aniacarus* (3 рода) (Mironov et al. 2015). Достаточно очевидно, что все эти группировки сформировались на предках соответствующих отрядов и эволюционировали вместе с

ними, хотя определить исходное происхождение группировок клещей на соответствующих отрядах при нынешней системе семейства однозначно установить не представляется возможным. Очень своеобразной является фауна Pterolichinae гоацина, *Opisthocomus hoazin* – птицы с крайне неясными филогенетическими отношениями, выделяемой в настоящее время в отдельный отряд Opisthocomiformes. Подсем. Pterolichinae представлено на этой птице клещами четырех монотипичных родов – *Ciganalichus*, *Hoazinacarus*, *Opisthocomacarus* и *Stakyonemus* (Atyeo and Gaud 1971; Hernandez and Mironov 2015). Все эти роды резко отличаются от всех известных группировок Pterolichidae из-за уникального строения хетомы и являются хорошим примером филогенетической сингоспитальности, когда виды, возникшие на одном хозяине, разошлись морфологически настолько, что рассматриваются как самостоятельные роды.

Широкое распространение сем. Pterolichidae по отрядам хозяев, и в том числе на курообразных, свидетельствуют об очень раннем происхождении Pterolichidae, скорее всего, на предках Neoaves, до К-Т вымирания.

**Семейство Cheylabididae** Gaud, 1983 (3 рода, 5 видов). Это небольшое семейство связано с хозяевами филогенетически весьма далеких отрядов. Изучение фауны этого семейства, вероятно, находится на самом начальном этапе в связи с мелкими размерами этих клещей. Клещи родов *Cheylabis* и *Hemicheylabis* обитают на ястребообразных Accipitriformes (Accipitridae), рода *Gangolichus* – на рябках Pterocliiformis (Pteroclididae); все представители этих клещей известны только из восточного полушария. Клещи обитают на маховых перьях и по общему облику хорошо соответствуют проктофиллиоидному морфотипу, за исключением довольно слабого развития дорсальных щитов гистеросомы, большую часть которой занимают исчерченные покровы. Уникальной морфологической чертой семейства является наличие у самок двух пар щетинок аданального сегмента тела (ad), тогда как у большинства других семейств птеролихоидей эти щетинки отсутствуют. Весьма вероятно, что наличие этих щетинок у Cheylabididae является результатом реверсии, поскольку его представители в целом морфологически довольно продвинуты, о чем свидетельствует обедненный хетом гистеросо-

мы и сокращение площади дорсальных щитов. Семейство, вероятно, монофилетично и, скорее всего, представляет собой продвинутую линию сем. Pterolichidae.

Распространение клещей сем. Cheylabididae на птицах неродственных отрядов не находит явного объяснения, и, возможно, является следствием серии переходов. Во всяком случае, гипотеза о переходе клещей с жертвы (рябки) на хищника маловероятна, поскольку все представители Accipitridae (*Buteo* и *Elanus*), известные как хозяева этих клещей, не являются специализированными охотниками на птиц, тем более таких быстро летающих птиц как рябки.

**Семейство Crypturoptidae** Gaud, Atyeo et Berla, 1973 (9 родов, 18 видов). Это морфологически хорошо очерченное семейство приурочено исключительно к тинаму Tinamiformes, наиболее многочисленному отряду палеогнат, эндемиков Южной и Центральной Америки. В настоящее время представители семейства известны с тинаму пяти родов из восьми выделяемых. Клещи являются типичными представителями проктофиллоидного морфозкотипа. Наиболее четкой отличительной чертой сем. Crypturoptidae является наличие длинной и тонкой наружной копулятивной трубки самок. Кроме этого, прослеживается отчетливая тенденция в слиянии бедра и колена ног IV самцов. В остальном по своей морфологии клещи этого семейства весьма близки к сем. Pterolichidae. У рода *Dinastomus* наблюдается проявление половой диморфизма типа «*falculifer*», при котором гипертрофированы хелицеры, проподосома и две передние пары ног. У остальных родов половой диморфизм наблюдается только в строении опистосомы и последней пары ног.

Сем. Crypturoptidae, несомненно, монофилетично, сформировалось и дивергировало в пределах Tinamiformes. Вероятно, оно представляет одну из древнейших филогенетических ветвей Pterolichoidea, поскольку связано с одной из наименее специализированных линий палеогнат.

**Семейство Eustathiidae** Oudemans, 1905 (18 родов, 65 видов). Это семейство приурочено исключительно к стригам (Apodiformes: Apodi) (Moss et al. 1977; Peterson et al. 1980). По внешнему облику его представители являются одними из наиболее типичных и высокоадаптированных обитателей махового оперения. У некоторых видов идиосома сильно уплощена и снабжена

мембранозными боковыми выростами для более точного совпадения по размерам с шириной коридоров, в результате чего ноги III и IV пар оказываются прикрепленными вентрально, далеко от боковых краев тела.

Клещи сем. Eustathiidae известны со стрижей большинства выделяемых в настоящее время родов (16 из 20). Учитывая число обследованных хозяев, можно достаточно уверенно утверждать, что Eustathiidae – одно из наиболее полно изученных в фаунистическом отношении семейств перьевых клещей.

Лишь некоторые закономерности в распределении были выявлены при проведении мировой ревизии семейства (Peterson et al. 1980). Из 18 родов сем. Eustathiidae восемь родов специфичны строго определенному роду стрижей в восточном полушарии; два рода – определенному роду стрижей западного полушария; пять родов распространены в обоих полушариях и три рода восточного полушария имеют довольно широкий спектр родов хозяев и даже обитают на птицах различных подсемейств. Так, клещи рода *Neochondriacia* распространены на стрижах из двух разных подсемейств (Apodinae, Cypseloidinae), а рода *Eustathia* – на стрижах из трех триб подсем. Apodinae (Apodini, Chaeturini, Collocaliini).

Интересно отметить, что на одном виде стрижей может обитать одновременно до четырех видов из различных родов, которые, судя по весьма различающимся размерам и строению идиосомы, скорее всего, занимают различные зоны в оперении крыльев. Методы сбора с коллекционных тушек, к сожалению, не позволяют точно установить места локализации. Так, на обыкновенном стриже *Apus apus* одновременно обитают виды *Chauliacia securigera*, *Eustathia cultrifera*, *Leptolichus amblycercus* и *Neochondriacia minuscula*.

Несмотря на отсутствие какой-либо филогении семейства, на основании известного в настоящее время распределения родов и видов уже можно заключить, что семейство возникло на стрижеобразных после разделения предков Apodiformes на Apodi и Trochili, и их последующая эволюция шла главным образом путем коспециации с хозяевами. Вместе с тем в ходе эволюции семейства, по-видимому, происходили переходы внутри подотряда, в результате чего некоторые роды клещей имеют в настоящее время широкое распространение по таксономическим

группировкам стрижей. Сосуществование нескольких видов, принадлежащих разным родам на одном виде хозяина, скорее всего, также является результатом горизонтально переноса и адаптации к новым видам хозяевам.

Немалую роль в появлении многообразия видов Eustathiidae на стрижах сыграло то, что в ходе становления подотряда Arodi (а, возможно, и всего отряда Arodiformes) произошло резкое ограничение разнообразия семейств перьевых клещей собственно в оперении. Так, в маховом оперении стрижей обитают только представители семейств Eustathiidae и Thysanocercidae, а на перьях тела – только Analgidae. В результате элиминации части исходной фауны перьевых клещей в маховом оперении «освободились» ниши, что дало возможность занять их представителям сем. Eustathiidae.

**Семейство Falculiferidae** Oudemans, 1905 (14 родов, 45 видов). Семейство приурочено исключительно к голубеобразным Columbiformes. Клещи являются типичными обитателями махового оперения. Одной из ярких морфологических особенностей клещей этого семейства является наиболее широкое распространение среди перьевых клещей полового диморфизма типа «*falculifer*»: у самцов гипертрофированы хелицеры, достигающие иногда по длине четверти длины тела, проподосома и две передние пары ног. Данный тип диморфизма наблюдается у видов шести родов: *Cheiloceratoides*, *Duculacarus*, *Falculifer*, *Hemiphagacarus*, *Hexoplostomus* и *Hyperaspidacarus*. По степени проявления, этого типа диморфизма у самцов ряда родов имеется полиморфизм: в популяциях таких клещей имеются самцы с гипертрофированной и модифицированной передней частью тела (гетероморфные), самцы, имеющие проподосому и придатки, сходные по строению с таковыми у самок (гомеоморфные), и самцы, промежуточные по степени гипертрофии этих структур (мезоморфные). За исключением этой необычной формы полового диморфизма семейство в целом морфологически очень однородно.

В ходе ревизий ряда родов (Atyeo and Gaud 1978; Gaud and Barre 1988, 1992a, 1992b) были проанализированы их паразито-хозяинные связи. Достаточно отчетливо показано, что как на видовом, так и на родовом уровне эти клещи обладают высокой специфичностью. Все роды Falculiferidae приурочены к строго определенным родам или

группам филогенетически родственных родов. Виды рода *Falculifer* обитают на голубях Нового Света (*Zenaida*, *Geotrygon* и *Leptoptila*) и на родственных им родах африканского и ориентально-го распространения (*Columba* и *Streptopelia*); виды рода *Cheiloceratoides* приурочены к родам Австралийской области (*Caloenas*, *Dacula* и *Turacoenia*).

Исключение составляют широко распространенные и синантропные виды хозяев. Показано, что такой космополитный синантропный вид, как сизый голубь *Columba livia*, нередко передает специфичный для *Columba* вид клеща *Falculifer rostratus* синантропным видам других родов, например горлицам *Streptopelia*, замещая специфичный им вид *F. lacertosus* (Gaud and Atyeo 1976b); и наоборот, такие виды клещей, как *Pterophagoides paradoxus* и *Pterophagus columbae*, встречающиеся на сизом голубе, в ориентальном регионе, несомненно, были приобретены сизыми голубями от других видов голубеобразных (Gaud and Barre 1992a).

На одном виде хозяина может одновременно обитать три и даже более видов из различных родов Falculiferidae. Так, на горлицах южноамериканского рода *Columbina* сосуществуют виды родов *Byersalges*, *Hyperaspidacarus* и *Pterophagus*. Возникновение сосуществующих видов из разных родов может быть результатом либо очень ранней дивергенцией клещей, обусловленной специализацией к различным нишам в маховом оперении еще на предке отряда Columbiformes, либо результатом более поздних переходов клещей внутри отряда голубеобразных, когда отдельные роды клещей уже сформировались.

В целом семейство сформировалось и эволюционировало в пределах отряда Columbiformes. Формированию многообразия, несомненно, способствовало отсутствие конкурирующих группировок перьевых клещей в маховом оперении, поскольку сем. Falculiferidae является единственной группой перьевых клещей, обитающих в этом типе оперения голубеобразных.

**Семейство Gabuciniidae** Gaud et Atyeo, 1975 (16 родов, 72 вида). По внешнему облику эти клещи являются типичными представителями проктофиллоидного морфоэкотипа. Большинство представителей семейства – довольно крупные и уплощенные перьевые клещи с сильно склеротизованными щитами. Характерными отличительным признаком семейства в пределах Pterolichoidea

является утрата вентральной щетинки голени IV пары ног, а также смещение у самок генитальных папилл от яйцевыводного отверстия в область коксальных полей IV, а у самцов – смещение генитального аппарата назад за уровень IV пары ног. Половой диморфизм в строении ног отсутствует (Gaud and Atyeo 1975a; Mironov et al. 2007, 2014).

Клещи сем. Gabuciniidae распространены на птицах восьми отрядов, многие из которых филогенетически далеки: Accipitriformes, Falconiformes, Caprimulgiformes, Coraciiformes, Cuculiformes, Musophagiformes, Otidiformes, Piciformes и Passeriformes. Наиболее многообразно клещи представлены на хищных птицах, ранее объединяемых в единый отряд «Falconiformes», на которых они представлены только специфичными родами, причем шесть специфичных родов обитают на ястребообразных и один (*Metagabucinia*) – на соколообразных. Еще четыре рода также ограничены в распространении одним отрядом: *Paragabucinia* специфичен козодоеобразным Caprimulgiformes, *Tocolichus* – туканам (Piciformes: Ramphastidae), *Artamacaus* и *Gabucinia* – воробинообразным семейств Arthamidae и Corvidae соответственно. Остальные роды имеют широкое распространение и встречаются на представителях трех–четырех отрядов птиц, но в их пределах распределены мозаично – только на хозяевах отдельных семейств. Среди них наиболее широко и хаотично распространен род *Coraciacarus*, виды которого встречаются на отдельных группах хозяев пяти отрядов: ракшах и щурках Coraciiformes (Meropidae, Coraciidae), кукушках Cuculiformes (Cuculidae), бананоедах Musophagiformes (Musoraphagidae), дрофах Otidiformes (Otididae) и гуйях (Passeriformes: Callaeatidae).

Распространение семейства на трех крупных и неродственных надотрядах, к которым относятся перечисленные отряды хозяев, несомненно, свидетельствует о том, что в ходе эволюции семейства, видимо, неоднократно происходили переходы. Наиболее резонно предположить, что первичной группировкой хозяев являются ястребообразные, на что указывает обилие специфичных родов клещей, связанных с ними. В то же время группа родственных отрядов Caprimulgiformes, Cuculiformes, Musophagiformes и Otidiformes («надотряды» Caprimulgimorphae–Otidimorphae по: Jarvis et al. 2015) вряд ли может представлять первичных хозяев Gabuciniidae,

поскольку большинство связанных с ней родов клещей распределено по отрядам крайне мозаично. Относительно близкие отряды Coraciiformes, Piciformes и Passeriformes также, скорее всего, являются вторичными хозяевами, хотя в пределах двух последних отрядов успели сформироваться специфичные роды – *Tocolichus* и *Artamacarus* соответственно. Поскольку соколообразные Falconiformes представляют по современным воззрениям отряд не родственный ястребообразным Accipitriformes (Jarvis et al. 2015; Claramunt, Stacraft 2015; Prum et al. 2016), то и на них Gabuciniidae, вероятно, имеют вторичное происхождение.

**Семейство Kramerellidae** Gaud et Mouchet, 1961 (7 родов, 52 вида). По внешнему облику эти клещи являются типичными обитателями махового оперения, клещи большинства родов имеют очень сильно расширенную и уплощенную идиосому. Некоторые роды (*Freyanopterolichus*, *Kramerella* и *Petitota*) характеризуются значительной утратой дорсальных щитов гистеросомы как у самцов, так и самок. Половой диморфизм в строении ног III и IV пар, за исключением родов *Petitota* и *Parabdellorhynchus*, не наблюдается. Кроме того, монотипичный род *Parabdellorhynchus* также проявляет половой диморфизм типа «*falculifer*», выражающийся в гипертрофии проподосомы, хелицер и двух передних пар ног. У самцов рода *Freyanella* наблюдается асимметрия в строении щетинок тела. Единственной общей отличительной чертой сем. Kramerellidae от Pterolichidae является сохранение только одной вентральной щетинки на лапках III.

Представители семейства распространены по нескольким филогенетически далеким группировкам птиц. Клещи трех родов (*Kramerella*, *Petitota* и *Dermonoton*) специфичны совообразным Strigiformes (Gaud 1976) и, несомненно, сформировались в пределах этого отряда. Представители еще трех родов связаны с отрядом пеликанообразных, в пределах которого, по-видимому, сформировались. Так, роды *Freyanella* и *Freyanopterolichus* специфичны ибисам Threskiornithidae, а род *Parabdellorhynchus* – пеликанам Pelecanidae.

Виды рода *Pseudogabucinia* распространены мозаично по четырем неродственным отрядам хозяев, Gruiformes (Gruidae), Ciconiiformes (Ciconiidae), Otidiformes (Otididae) и Falconiformes (Falconidae). Наиболее вероятными первичными

ми хозяевами рода *Pseudogabucinia* являются журавлеобразные, поскольку на них известно большинство видов, а на остальных отрядах клещи этого рода вторичны. В целом же вопрос о первоначальных хозяевах сем. Kramerellidae остается дискуссионным. При этом нельзя исключить, что семейство с нынешним составом родов не монофилетично, поскольку основано на редукционном признаке, и три его группировки, род *Pseudogabucinia* и две группы родов, *Kramerella* и *Freyanella*, представляют собой самостоятельные филогенетические линии берущие начало от парафилетического сем. Pterolichidae.

**Семейство Ochrolichidae** Gaud et Atyeo, 1978 (3 рода, 4 вида). Это – единственное семейство птеролихоидей связанное исключительно с воробьинообразными, у которых его представители паразитируют только на птицах двух близких семейств в Африке и Азии. Клещи рода *Corydolichus* специфичны жаворонкам Alaudidae, представители родов *Ochrolichus* и *Psilolichus* обитают на птицах Cisticolidae (Gaud and Atyeo 1978; Mironov and Sayakova 2001). Клещи сем. Ochrolichidae обитают на маховых и рулевых перьях хозяев и по внешнему облику являются типичными представителями проктофиллоидного морфоэкотипа. Отличительные морфологические особенности этого семейства по сравнению с другими группами птеролихоидей – значительное обеднение хетома ног при сохранении полного хетома идиосомы. Эти клещи лишены соленидиев на коленных члениках всех ног, а также тактильных щетинок на вертлугах всех ног или только на вертлугах III и IV. В связи с такими необычными особенностями сем. Ochrolichidae, вероятно, монофилетично и представляет собой морфологически продвинутую линию сем. Pterolichidae. Происхождение сем. Ochrolichidae на воробьинообразных, очевидно, вторично, но установить группы неворобьиных-хозяев, с которой его предки переселились на воробьинообразных надсем. Sylvioidea, в настоящее время не представляется возможным.

**Семейство Rectijanuidae** Gaud, 1961 (1 род, 7 видов). Клещи единственного рода *Rectijanua* обитают исключительно на гусеобразных сем. Anatidae и отмечены у представителей всех выделяемых в настоящее время подсемейств. Представители Rectijanuidae – довольно мелкие птеролихоидные перьевые клещи с сильно вытянутым сигарообразным телом, хорошо развитыми

дорсальными и вентральными щитами, четырьмя парами относительно коротких макрохет и очень короткими ногами. Весьма характерными чертами семейства являются сильно выраженная исчерченность мягких покровов обоих полов и яйцевыводное отверстие самок в виде узкой продольной щели, сместившейся вперед на проподосому и прижатой передним концом к стернуму. Половой диморфизм в строении ног III и IV самцов не выражен. Клещи обычно локализуются на опахалах и больших кроющих перьях крыла, но при этом обычно занимают весьма специфические участки – узкую зону в основании у самого стержня (рахиса), прикрытую дорсально узкими продольными гребнями, идущими вдоль стержня (Atyeo and Peterson 1976a). По-видимому, измельчание и вытягивание тела этих клещей явились адаптациями к обитанию в этой микростанции.

**Семейство Thoracosathesidae** Gaud et Mouchet, 1959 (1 род, 2 вида). Клещи единственного рода *Thoracosathesetes* обитают на большеногих курах рода *Megapodius* (Galliformes: Megapodidae), представляющих наиболее древнее семейство курообразных, распространенное в Новой Гвинее и Австралии. По общему внешнему облику и множеству мелких морфологических деталей они близки к типичным представителям сем. Pterolichidae (Pterolichinae) и обитают на маховом оперении. Единственной отличительной чертой, позволяющей их безошибочно идентифицировать, – это смещение генитального аппарата самца вперед, на проподосому, что взаимосвязано с образованием у самок на заднем крае опистосомы необычайно длинной наружной копулятивной трубки.

Целесообразность выделения этих клещей в пределах Pterolichoidea в качестве самостоятельного семейства в высшей степени спорна. На наш взгляд, род *Thoracosathesetes* представляет собой сильно продвинутую в отношении строения полового аппарата линию птеролихид родовой группы *Megapodobius* (Pterolichidae: Pterolichinae), насчитывающую в настоящее время 17 родов (Atyeo 1992), специфичных также исключительно большеногим курам Megapodidae. У части родов этой группы (например *Acsetolichus*, *Botryaspis* и *Oxygynurus*) самки также имеют отчетливо развитую наружную копулятивную трубку, хотя и в меньшей степени, чем *Thoracosathesetes*.

**Семейство Freyanidae** Dubinin, 1953 (17 родов, 75 видов). Клещи этого семейства являются

типичными обитателями махового оперения птиц (проктофиллоидный морфоэкотип). Клеши большинства родов имеют чрезвычайно сильно уплощенную идиосому, боковые и задние края которой преобразованы в широкие плоские мембраны, в результате чего клеши внешне напоминают «черепах». Вследствие подобного преобразования ноги III и IV пары оказываются прикрепленными вентрально и едва выступают из-под мембран идиосомы. Половой диморфизм в строении ног III и IV большинства представителей семейства не выражен. У самцов родов *Michaelia*, *Sulanysus* и *Parafreyana* наблюдается асимметрия тела и ног, особенно I и II пар. Предполагается, что данная асимметрия способствует более надежному закреплению самцов в коридорах сложной конфигурации (Дубинин 1953). Наиболее важной отличительной морфологической чертой сем. Freyanidae выступает сильная редукция проксимальных щетинок лапок, которые преобразованы в едва заметные микрохеты и на некоторых ногах могут отсутствовать.

Семейство подразделяется на четыре подсемейства – Burhinacarinae, Diomeacarinae, Freyaninae и Michaelichinae. (Gaud and Atyeo 1982a, 1982c, 1985b) Реконструкция филогении семейства на основе морфологических признаков (Ehrnsberger et al. 2001) подтвердила монофилию семейства и выделяемых в нем подсемейств. Проведенный в той же работе кофилогенетический анализ достаточно убедительно показал, что эволюция семейства в пределах отрядов хозяев шла преимущественно коэволюционным путем, хотя имели место случаи смены отряда хозяев.

Характерной особенностью отрядов-хозяев сем. Freyanidae является то, что они представляют птиц, обитающих в водных биотопах. Морфологически наименее специализированное подсем. Burhinacarinae (5 родов) связано с двумя близкими отрядами – ржанкообразными и солнечными цаплями. Монотипичный род *Cauralicola* специфичен солнечным цаплям Eurypygidae (Eurypygiformes), ранее относившихся к Gruiformes, остальные распространены на зуйках Charadriidae, авдотках Burhinidae и тиркушках Glareolidae (Charadriiformes). Представители подсем. Michaelichinae (3 рода) обитают на бакланах Phalacrocoracidae и олушах Sulidae (Pelecaniformes). Монотипичный род *Diomedacarus* (Diomedacarinae) специфичен

альбатросам Diomedidae (Procellariiformes). В самом крупном подсем. Freyaninae (8 родов) семь родов связаны с гусеобразными (Anseriformes), и только монотипичный род *Halleria* специфичен фламинго (Phoenicopteriformes). Интересно отметить, что на наиболее примитивном семействе гусеобразных (полулапчатых гусей Anseranatidae) подсемейство представлено четырьмя близкородственными монотипичными родами – *Allofreyana*, *Dobiella*, *Freyanopsis* и *Pelecymerus*.

Каждое из подсемейств Freyanidae, несомненно, эволюционировало в пределах соответствующего отряда или группы родственных отрядов, однако общее распространение семейства вряд ли может быть объяснено результатом коэволюции со времени формирования всей ветви Neognathae в меловом периоде (около 87 Mya), но вопрос о происхождении семейства остается дискуссионным. В работе по кофилогении семейства (Ehrnsberger et al. 2001) было предположено, что семейство сформировалось на предках «водных» Neognathae (Cracraft 1988), успешно эволюционировало на отрядах, наиболее тесно связанных с водными биотопами, и затем представители одной из линий переселились на предков Anseriformes, с которыми также успешно коэволюционировали (Рис. 28). Однако данная гипотеза не согласуется с современными данными о времени происхождения отрядов хозяев. Так, дивергенция отряда гусеобразных Anseriformes (Galloanserae) на семейства началась незадолго до К-Т вымирания (около 70 Mya); клада Aequorlitorhithes (Prum et al. 2015), куда относятся трубконосые и пеликанообразные, возникла вскоре после этого вымирания (около 65 Mya), а формирование ржанкообразных Charadriiformes началось еще позже – в начале Эоцена (55 Mya). Поэтому, исходя из времени происхождения групп хозяев и распространению фрейанид, гусеобразные и предки Aequorlitorhithes примерно равновероятно могут быть первичными хозяевами сем. Freyanidae.

**Семейство Caudiferidae** Gaud et Atyeo, 1978 (3 рода, 4 видов). Клеши этого небольшого семейства – типичные обитатели махового оперения птиц. Сем. Caudiferidae очень близко к Freyanidae, и единственным его отличием от последнего является наличие длинной и слегка изогнутой наружной копулятивной трубки у самок. Филогенетическая реконструкция сем.



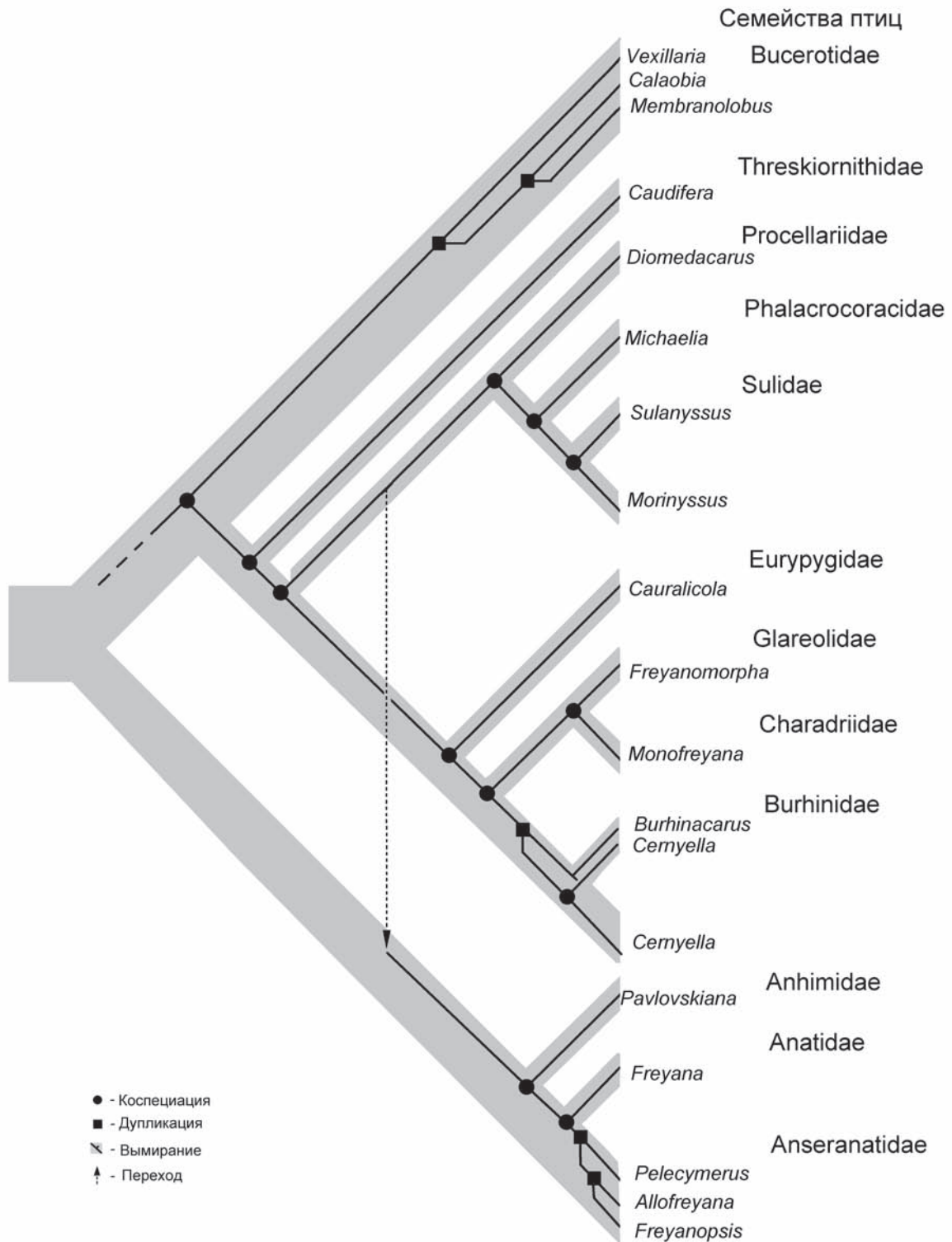


Рис. 28. Эволюция клещей сем. Freyanidae на водных птицах. По: Ehrnsberger et al. (2001), с изменениями.

Freyanidae (Ehrnsberger et al. 2001) показала, что сем. Caudiferidae приставляет собой сестринскую ветвь по отношению Freyanidae и вполне может быть включено в его состав в качестве подсемейства. Все представители Caudiferidae обитают на ибисах Threskiornithidae (Pelecaniformes). Это также указывает на его близость к сем. Freyanidae и поддерживает высказанную выше высказанную выше гипотезу о формировании последнего на предках Aequorlornithes.

**Семейство Vexillariidae** Gaud et Mouchet, 1959 (12 родов, 36 видов). Большинство представителей этого семейства – довольно крупные хорошо склеротизованные клещи проктофиллоидного морфоэкотипа. Основными отличительными чертами среди Pterolichoidea являются полное отсутствие проральных щетинок на всех лапках, относительно тонкие палочковидные кондилофоры и сохранение на лапке III только одной вентральной щетинки. Сем. Vexillariidae ранее сближали с Freyanidae и Caudiferidae и даже объединяли в отдельное надсем. Freyanoidea (Gaud and Atyeo 1978, 1996), однако полное отсутствие проральных щетинок, а не частичная их редукция, и своеобразное строение кондилофоров не свидетельствуют в пользу родства с этими двумя семействами, поэтому филогенетическое положение этого семейства в пределах Pterolichoidea остается неясным.

Семейство подразделяется на подсемейства Salaobiinae и Vexillariinae; оба специфичны птицам-носорогам Vucerotidae (Gaud and Atyeo 1990), ранее относимым к отряду ракшеобразных Coraciiformes, а в настоящее время выделяемым в отдельный отряд Vucerotiformes (Claramunt and Stacraft 2015). Исходя из морфологической обособленности и узкого распространения, можно предположить, что сем. Vexillariidae является сильно специализированной линией птеролихидей, связанных с надотрядом Coraciimorphae, объединяющим все группировки ракшеобразных и им подобных птиц (Jarvis et al. 2014).

**Семейство Ptiloxenidae** Gaud, 1982 (3 рода, 21 вид). Это небольшое семейство очень близко к Syringobiidae (см. ниже), однако в отличие от последнего клещи обитают на поверхности опахал маховых перьев и морфологически являются типичными представителями проктофиллоидного морфоэкотипа. Каждый из трех родов специфичен определенному отряду птиц. Род

*Ptiloxenus* специфичен поганкам Podicipediformes, *Ptiloxenoides* – фламинго Phoenicopteriformes и *Sokoloviana* – ржанкообразным подотряда Charadrii (Charadriidae, Haematopodidae, Ibdorhynchidae, Recurvirostridae) (Gaud 1982a).

Реконструкция филогении этого небольшого семейства и анализ его связей с хозяевами выявили отчетливый кофилогенетический паттерн (Dabert and Ehrnsberger 1998). Наиболее вероятно, что семейство возникло на общем предке клады, объединяющей Podicipediformes–Phoenicopteriformes и ржанкообразных Chradriiformes (Рис. 29), но в пределах последнего отряда его представители сохранились только на ветви подотряда Chradrii, а на сестринской ветви, несущей Scolopaci и Larii, его представители вымерли.

**Семейство Ascouracaridae** Gaud et Atyeo, 1976 (7 родов, 22 вида). Клещи этого семейства обитают в полости очин крупных перьев и являются типичными представителями дермоглифоидного морфоэкотипа. Дорсальные щиты гистеросомы у этих клещей полностью утрачены у обоих полов. Большинство представителей этого семейства – перьевые клещи очень крупного размера с сильно выпуклой и слабо склеротизованной гистеросомой, иногда более 1000 мкм длиной (Рис. 13А). Своеобразной морфоэкологической особенностью этих клещей является заселение новых перьев личинками, поскольку остальные стадии в связи с большими размерами просто не могут покинуть очин. Личинки как расселительная стадия, в отличие от остальных стадий, имеют очень сильную склеротизацию покровов и крупные хелицеры, с помощью которых они прогрызают наружную станку очина и проникают в его полость (Dabert and Ehrnsberger 1992; Mironov and Fain 2003) (Рис. 13Б, В).

Клещи обитают на птицах отрядов Galliformes, Accipitriformes, Strigiformes, Psittaciformes, Musophagiformes, Caprimulgiformes, Piciformes и Passeriformes. Большинство выделяемых в настоящее время родов специфичны одному отряду, однако некоторые роды (например, *Cystoidosoma*) распространены и на попугаях, совах и ястребообразных (Mironov and Fain 2003). Родственные связи семейства неясны, однако сохранение полного хетона идиосомы у обоих полов, а у самок некоторых родов – одной пары аданальных щетинок (*ad*), а также распространение по самым разным отрядам хозяев, от Galliformes до Passeriformes, свидетель-

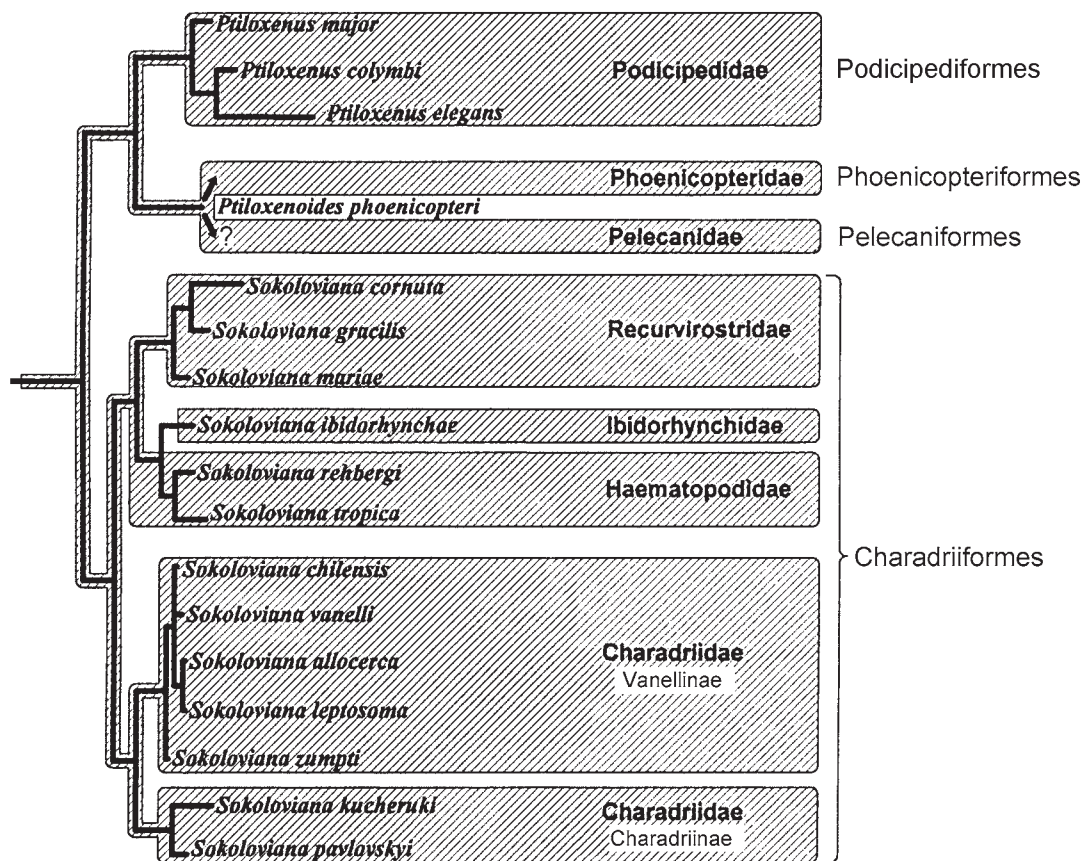


Рис. 29. Эволюция клещей сем. Ptiloxenidae на водных птицах. По: Dabert and Ehrnsberger (1998), с изменениями.

твует о его достаточно древнем происхождении, вероятно еще на общем предке Neognathae, до К-Т вымирания (70 Mya).

**Семейство Syringobiidae** Trouessart, 1897 (17 родов, 75 видов). Клещи этого семейства обитают в полости очиних махового оперения, однако в отличие от других перьевых клещей дермоглифоидного морфоэкотипа самцы и самки большинства родов имеют хорошо развитые дорсальные щиты гистеросомы, а также относительно вытянутое, сигарообразное, а не яйцевидное тело. Наличие хорошо развитых щитов гистеросомы может быть, с одной стороны, следствием того, что эти клещи относительно недавно в эволюционном смысле перешли от обитания на поверхности опахал в полости очиних. Еще одной причиной сохранения этих щитов может быть то, что расселительными стадиями этих клещей являются имаго, которые нередко встречаются и на поверхности опахал.

Характерной особенностью этих клещей служит способность изгибать идиосому под углом в области сеюгальной борозды. Наряду с вытянутой формой тела, эта особенность, видимо, способствует проникновению клещей в очин через отверстие umbilicus superior, поскольку эти клещи, в отличие от Ascouracaridae, по-видимому, способны прогрызать стенку очина.

Семейство связано исключительно с ржанкообразными и, несомненно, сформировалось на его предках после отделения от общей ветви с Podicipediformes–Phoenicopteriformes, на которых формировалась сестринское сем. Ptiloxenidae. Для сем. Syringobiidae была проведена детальная филогенетическая реконструкция и кофилогенетический анализ (Dabert and Ehrnsberger 1995; Dabert 2003a, 2003b). Проведенный анализ показал отчетливый филогенетический параллелизм между Syringobiidae и их хозяевами, хотя была

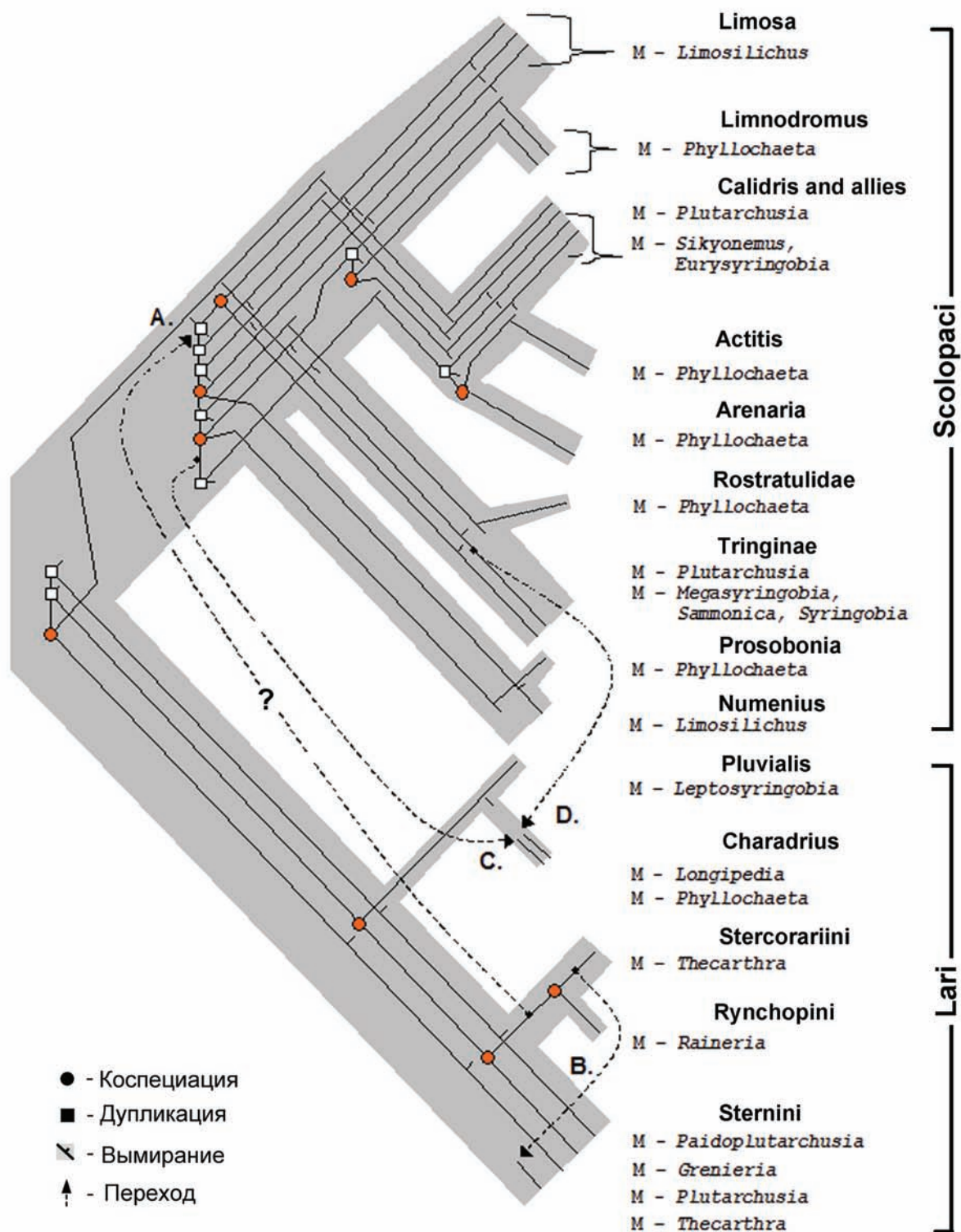


Рис. 30. Эволюция клещей сем. Syringobiidae на водных птицах. По: Dabert (2003), с изменениями.

отмечена довольно высокая доля такого эволюционного события как вымирание. Наиболее отчетливый паттерн демонстрировали две наиболее продвинутые группы родов: *Syringobia* с куликами (Scolopaci: Scolopacidae) и *Thecarthra* с чайками и водорезами (Larii: Laridae, Rynchopidae). Несколько рано отделившихся линий (роды *Longipedia*, *Grenieria*, *Plutarchusia* и *Paedoplitarchusia*) эволюционировали параллельно с этим продвинутыми ветвями хозяев, но значительное многообразие дали только на крачках (Laridae: Sterninae) и несколько меньшее – на зуйковых (Charadrii: Charadriidae), тогда как на куликах вымерли. Предполагается, что происходили и переходы клещей с представителей одних подотрядов на других. Так, клещи рода *Phyllochaeta* и *Longipedia* (группа родов *Syringobia*), характерные для Scolopacidae, переселились на зуйков рода *Charadrius* (Charadriidae). Первичными обитателями зуйковых являются только клещи рода *Leptosyringobia*. В отношении всей кофилогенетической гипотезы Syringobiidae (Dabert 2003b) следует все же указать на спорность одного из предполагаемых базовых переходов (Рис. 30). Так, крайне сомнительным является допущение перехода предка группы *Syringobia* на куликов Scolopaci с чайкообразных (Larii), которые согласно всем современным орнитологическим концепциям, независимо от абсолютной датировки их формирования: середина эоцена – конец олигоцена (Claramunt and Cracraft 2015, Prum et al. 2015), возникли на 10–15 млн. лет позже, чем ветвь куликов. Значительно резоннее предположить обратное направление перехода или разделение линий *Syringobia* и *Thecarthra* при расхождении куликов Scolopaci и чайкообразных Larii.

**Семейство Kivilichidae** Dabert, 1994 (1 род, 2 вида). Оба вида рода *Kivilichus* обитают на киви (Apterogiformes: Apterigidae), небольшом отряде палеогнат (Paleognathae), являющихся эндемиками Новой Зеландии. Клещи обитают в полости очинов крупных перьев. Несмотря на такую локализацию на хозяине и некоторых черт, характерных для дермоглифоидного морфоэкопита (смещение оснований ног III, IV на вентральную сторону), по большинству других признаков (уплощенное тело, сильное развитие щитов гистеросомы, наличие только четырех пар макрохет) они более соответствуют проктофиллоидному морфоэкопиту. Вероятнее всего, это можно объ-

яснить относительно недавним переходом этих клещей к обитанию в полости очинов в связи с утратой их хозяевами в оперении каких-либо перьев с плоскими плотными опахалами.

**Семейство Oconnoriidae** Gaud, Atyeo et Klompen, 1989 (1 род, 1 вид). Включает единственный вид *Oconnoria inexpectata*, обитающий на филиппинской иглоногой сове *Ninox philippensis* (Strigiformes: Strigidae) (Gaud et al. 1989). Клещи обнаружены в полости очинов маховых перьев. Даже у взрослых клещей вся дорсальная сторона гистеросомы покрыта исчерченными покровами и полностью лишена щитов; тело дорсолатерально несет семь пар относительно длинных щетинок, из которых, по крайней мере, пять пар могут быть оценены как макрохеты. В целом по морфологическому облику данные клещи достаточно хорошо соответствуют дермоглифоидному морфоэкопиту, хотя узкая и довольно плоская идиосома и небольшое число дорсальных макрохет свидетельствуют об относительно недавнем освоении этими клещами такого местообитания, как полости очинов. Весьма странным является отсутствие каких-либо родственных этому семейству клещей на других видах и родах сов.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (РНФ 14-14-00621).

## ЛИТЕРАТУРА

- Бочков А.В. 2007.** Морфологические адаптации акариформных клещей (Acari: Acariformes) к постоянному паразитизму на млекопитающих. *Паразитология*, **41**: 428–458.
- Бочков А.В. и Мионов С.В. 2008.** Феномен «филогенетической сингоспительности» у акариформных клещей (Acari: Acariformes) – перманентных паразитов позвоночных. *Паразитология*, **42**: 81–100.
- Бочков А.В. и Мионов С.В. 2013.** Является ли паразитизм Metazoa «билетом в одну сторону»? *Паразитология*, **47**: 212–227.
- Дубинин В.Б. 1950.** Систематический анализ видов перьевых клещей (Sarcoptiformes: Analgesoidea) паразитирующих на утиных птицах. *Паразитологический сборник*, **12**: 17–72.
- Дубинин В.Б. 1953.** Перьевые клещи (Analgesoidea). Ч. 1. Введение в их изучение. Фауна СССР. Паукообразные. Т. 6, вып. 5. Изд-во АН СССР, Москва – Ленинград, 363 с.

- Дубинин В.Б. 1953.** Перьевые клещи (Analgesoidea). Ч. 2. Семейства Epidermoptidae и Freyanidae. Фауна СССР. Паукообразные. Т. 6, вып. 6. Изд-во АН СССР, Москва – Ленинград, 412 с.
- Дубинин В.Б. 1956.** Перьевые клещи (Analgesoidea). Ч. 3. Семейство Pterolichidae. Фауна СССР. Паукообразные. Т. 6, вып. 7. Изд-во АН СССР, Москва – Ленинград, 812 с.
- Миронов С.В. 1985.** Перьевые клещи родов *Analges* и *Pteronyssoides* Европейской части СССР (Sarcoptiformes, Analgoidea). *Паразитологический сборник*, **33**: 159–208.
- Миронов С.В. 1987.** Морфологические адаптации перьевых клещей к различным типам оперения и кожи птиц. *Паразитологический сборник*, **34**: 114–132.
- Миронов С.В. 1989а.** Обзор перьевых клещей подсемейства Pteronyssinae фауны СССР (Analgoidea, Avenzoariidae). *Паразитологический сборник*, **35**: 96–124.
- Миронов С.В. 1989б.** Краткий обзор перьевых клещей рода *Zachvatkinia* фауны СССР (Analgoidea, Avenzoariidae). *Паразитологический сборник*, **36**: 91–115.
- Миронов С.В. 1991.** Коэволюционные отношения перьевых клещей семейства Avenzoariidae (Acariformes, Analgoidea) с птицами. *Паразитология*, **25**: 473–494.
- Миронов С.В. и Бочков А.В. 2009.** Современные представления о макрофилогении акариформных клещей (Chelicerata, Acariformes). *Зоологический журнал*, **88**: 922–937
- Чиров П.А. и Миронов С.В. 1990.** Перьевые клещи подсемейства Ingrassiinae куликов и уток Киргизии. *Известия Академии наук Киргизской ССР, химико-технологические и биологические науки*, **3**: 74–83.
- Чиров П.А. и Миронов С.В. 1991.** Первая находка клеща рода *Schoutedencoptes* Fain, 1956 (Turbinoptidae) в фауне СССР. *Известия Академии наук Киргизской ССР, химико-технологические и биологические науки*, **2**: 57–61.
- André M. 1960.** Sarcoptides plumicoles parasites des autruches. *Acarologia*, **2**: 556–567.
- Atyeo W.T. 1967.** Two new feather mite genera with polymorphic males (Analgoidea: Proctophyllodidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, **40**: 465–471.
- Atyeo W.T. 1979а.** The pretarsi of astigmatid mites. *Acarologia*, **20**: 244–269.
- Atyeo W.T. 1979b.** New feather mite taxa (Acarina: Pterolichoidea) from the avian order Caprimulgiformes. *Journal of Medical Entomology*, **16**: 528–535.
- Atyeo W.T. 1992.** The pterolichoid feather mites (Acarina, Astigmata) of the Megapodiidae (Aves, Galliformes). *Zoological Scripta*, **21**: 265–305.
- Atyeo W.T. and Braasch N.L. 1966.** The feather mite genus *Proctophyllodes* (Sarcoptiformes: Proctophyllodidae). *Bulletin of the University of Nebraska State Museum*, **5**: 1–354.
- Atyeo W.T. and Gaud J. 1971.** Feather mites (Analgoidea: Pterolichidae) of the hoatzin (Aves: Galliformes). *The American Midland Naturalist*, **86**: 152–159.
- Atyeo W.T. and Gaud J. 1978.** The genus *Cheiloceras* Trouessart, 1898 (Analgoidea: Falculiferidae). *Acarologia*, **19**: 494–512.
- Atyeo W.T. and Gaud J. 1979а.** Feather mites and their hosts. In: J.G. Rodriguez (Ed.). *Recent Advances in Acarology*. Academic Press, New York: 355–361.
- Atyeo W.T. and Gaud J. 1979b.** Ptyssalgidae, a new family of analgoid feather mites (Acarina, Acaridida). *Journal of Medical Entomology*, **16**: 306–308.
- Atyeo W.T. and Gaud J. 1981.** The subfamilies of the Avenzoariidae (Acarina: Analgoidea). – *Journal of Medical Entomology*, **18**: 341–344.
- Atyeo W.T. and Gaud J. 1991.** Microspalacinae, a new subfamily of the feather mite family Alloptidae (Acarina, Analgoidea). *Folia Parasitologica*, **38**: 327–343.
- Atyeo W.T. and Gaud J. 1992.** The identity of *Pterolichus obtusus* Robin, 1877 with descriptions of new genera and species of feather mites (Acarina, Pterolichidae) from the Galliformes (Aves). *Acarologia*, **33**: 193–206.
- Atyeo W.T. and Peterson P.C. 1966.** The feather mite genus *Dinalloptes* (Acarina, Proctophyllodidae). *Acarologia*, **8**: 470–474.
- Atyeo W.T. and Peterson P.C. 1967.** The feather mite genus *Laminalloptes* (Proctophyllodidae: Alloptinae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, **40**: 447–458.
- Atyeo W.T. and Peterson P.C. 1972.** The feather mite family Alloptidae Gaud, new status. I. The subfamilies Trouessartiinae Gaud and Thysanocercinae, new subfamily (Analgoidea). – *Zoologischer Anzeiger*, **188**: 56–60.
- Atyeo W.T. and Peterson P.C. 1976а.** The species of the feather mite family Rectijanuidae (Acarina: Analgoidea). *Journal of the Georgia Entomological Society*, **11**: 349–366.
- Atyeo W.T. and Peterson P.C. 1976b.** The feather mite genera *Zumptia* Gaud and Mouchet and *Parazumptia* gen. nov. (Acarina, Analgoidea). *Tijdschrift voor Entomologie*, **119**: 327–335.
- Atyeo W.T. and Peterson P.C. 1977.** Trouessartiidae, new status, with the description of a new genus (Acarina: Analgoidea). *Journal of Medical Entomology*, **13**: 737–741.
- Bochkov A.V. and Mironov S.V. 2011.** Phylogeny of mammal-associated psoroptidian mites (Acariformes: Astigmata: Psoroptidia): view of morphologists. *Invertebrate Systematics*, **25**: 22–59.
- Bochkov A.B. and Mironov S.V. 2015.** A new species of the genus *Neodermaton* Fain (Acariformes: Dermaptionidae) and the first record of the precopulatory

- mate-guarding among dermationids. *Systematic and Applied Acarology*, **20**: 612–628.
- Bruce W.A. and Johnston D.E. 1976.** *Gaudoglyphus* n. gen., based on *Analges minor* Nörner (Acari: Gaudoglyphidae n. fam.). *International Journal of Acarology*, **2**: 29–33.
- Buim M.R., Leffer A.M.C., Fava C.D., Spinosa H.S., Bueno R.S. and Górnaiak S.L. 2013.** The first report about *Allopsoroptoides galli* n. g., n. sp. (Acari: Analgoidea: Psoroptoididae) infected layer hens: hematological, serum chemistry, and histopathologic findings. *International Journal of Poultry Science*, **12**: 261–263.
- Cau A., Brougham T. and Naish D. 2015.** The phylogenetic affinities of the bizarre Late Cretaceous Romanian theropod *Balaur bondoc* (Dinosauria, Maniraptora): Dromaeosaurid or flightless bird? *PeerJ*, **3**: e1032.
- Claramunt S. and Cracraft J. 2015.** A new time tree reveals Earth history's imprint on the evolution of modern birds. *Science Advances*, **1**: e1501005.
- Clements J.F., Schulenberg T.S., Iliff M. J., Roberson D., Fredericks T.A., Sullivan B.L. and Wood C.L. 2015.** The eBird/Clements checklist of birds of the world: v2015. Downloaded from <http://www.birds.cornell.edu/clementschecklist/download> [Accessed: 2 March 2015]
- Cracraft J. 1988.** The major clades of birds. In: M.G. Benton (Ed.) The phylogeny and classification of Tetrapods, Volume 1: Amphibians, Reptiles, Birds. Systematic Association Special Volume No 35A. Clarendon Press, Oxford: 339–361.
- Cooreman J. 1944.** Un nouveau cas d'hyperparasitisme parmi les Acaridiae: *Myialgopsis trinotoni* n. gen. n. sp. parasite d'un mallophage. *Bulletin du Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique*, **20**: 1–12.
- Dabert J. 1994.** KIWILICHIDAE fam. nov. eine neue Federmilbenfamilie (Astigmata, Pterolichoidea). *Entomologische Mitteilungen aus dem zoologischen Museum, Hamburg*, **11**: 101–110.
- Dabert J. 2003a.** The feather mite family Syringobiidae Trouessart, 1896 (Acari, Astigmata, Pterolichoidea). I. Systematics of the family and description of new taxa. *Acta Parasitologica*, **48**: 1–184.
- Dabert J. 2003b.** The feather mite family Syringobiidae Trouessart, 1896 (Acari, Astigmata, Pterolichoidea). II. Phylogeny and host–parasite evolutionary relationships. *Acta Parasitologica*, **48**: 185–233.
- Dabert J. 2005.** Feather mites (Astigmata, Pterolichoidea, Analgoidea) and birds as models for cophylogenetic studies. *Phytophaga* **14**: 409–424.
- Dabert J. 2014.** A new feather mite species of the genus *Neumannella* Trouessart, 1916 (Analgoidea, Dermoglyphidae) from the Red-winged Tinamou *Rhynchotus rufescens* (Temminck, 1815) (Aves, Tinamiformes) with remarks to the evolution of host–parasite associations of the genus. *Acta Parasitologica*, **59**: 197–205.
- Dabert J. and Ehrnsberger R. 1992.** Neue Arten bei der Federmilbenfamilie Ascouracaridae Gaud and Atyeo, 1976. *Osnabrucker naturwissenschaftliche Mitteilungen*, **18**: 109–150.
- Dabert J. and Ehrnsberger R. 1993.** *Dermoglyphus giganteus* sp. nov., eine neue Art der Federmilben aus der Familie Dermoglyphidae (Astigmata, Analgoidea) vom Sperlingstrubchen *Columbiganella passerine* (Aves, Columbiformes). *Osnabrucker naturwissenschaftliche Mitteilungen*, **19**: 71–77.
- Dabert J. and Ehrnsberger R. 1995.** Zur Systematik und Phylogenie der Gattung *Thecarthra* Trouessart, 1896 (Astigmata, Pterolichoidea, Syringobiidae) mit Beschreibung zweier neuer Arten. *Mitteilungen aus dem Hamburgischen Museum und Institut*, **92**: 87–116.
- Dabert J. and Ehrnsberger R. 1998.** Phylogeny of the feather mite family Ptiloxenidae Gaud, 1982 (Acari: Pterolichoidea). Biosystematics and Ecology Series, **14**: 145–178.
- Dabert J. and Ehrnsberger R. 1999.** Systematics of the feather mite genus *Montchadskiana* Dubinin, 1951 (Pterolichoidea, Pterolichidae, Magimeliinae) with description of 5 new species. *Acta zoologica Cracoviensia*, **42**: 219–249.
- Dabert J. and Mironov S.V. 1999.** Origin and evolution of feather mites (Astigmata). *Experimental and Applied Acarology*, **23**: 437–454.
- Dabert J., Dabert M. and Mironov S.V. 2001.** Phylogeny of feather mite subfamily Avenzoariinae (Acari: Analgoidea: Avenzoariidae) inferred from combined analysis of molecular and morphological data. *Molecular Phylogenetic and Evolution*, **20**: 124–135.
- Dabert M., Witalinski W., Kazmierski A., Olszowski Z. and Dabert J. 2010.** Molecular phylogeny of acariform mites (Acari, Arachnida): strong conflict between phylogenetic signal and long-branch attraction artifacts. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **56**: 222–241.
- Ehrnsberger R., Mironov S.V. and Dabert J. 2001.** A preliminary analysis of phylogenetic relationships of the family Freyanidae Dubinin, 1953 (Acari: Astigmata). *Biological Bulletin of Poznan*, **38**: 181–201.
- Evans G.O. 1992.** Principles of Acarology. C.A.B International, Wallingford: 563 p.
- Faccini J.L.H. and Atyeo W.T. 1981.** Generic revisions of the Pteronyssinae and Hyonyssinae (Analgoidea: Avenzoariidae). *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, **133**: 20–72.
- Fain A. 1965.** A review of the family Epidermoptidae Trouessart parasitic on the skin of birds (Acarina: Sarcotiformes). *Verhandelingen van de Koninklijke vlaamse academie voor wetenschappen, letteren en schone kunsten van België; Klasse der wetenschappen*, **27**: 1–176 (Pt. I, text), 1–144 (Pt. II, illustrations).

- Fain A. 1981** Notes on the genus *Laminosioptes* Megnin, 1880 (Acar: Astigmata) with description of three new species. *Systematic Parasitology*, **2**: 123–132.
- Fain A. 1988**. Morphologie, systématique et distribution géographique des acariens responsables des allergies respiratoires chez l'homme. In: A. Fain, B. Guerin and B.J. Hart (Eds.). Acariens et allergies. Allerbio, Varennes en Argonne: 12–179.
- Fain A. and Atyeo W. T. 1990**. A new *pyroglyphid* mite (Acari: Pyroglyphidae) from a woodpecker (Picidae) in Thailand. *Acarologia*, **31**: 43–50.
- Fain A. and Bafort J. 1964**. Les acariens de la famille *Cyto-ditidae* (Sarcoptiformes). Description de sept espèces nouvelles. *Acarologia*, **6**: 504–528.
- Fain A. and Elsen P. 1967**. Les acariens de la famille *Knemidocoptidae* producteurs de gale chez les oiseaux. *Acta Zoologica et Pathologica Antverpiensia*, **47**: 3–145.
- Fain A. and Grootaert P. 1996**. Observation sur des Acariens (Acari: Epidermoptidae) parasites d'*Ornithomtia avicularia* (L.) (Diptera: Hippoboscidae) de Belgique. *Bulletin et Annales de la Société Entomologique de Belgique*, **132**: 183–186.
- Fain A. and Pérez T.M. 1990**. *Calamicoptes lomberti* n. sp. (Acari, Laminosioptidae) from the quill walls of the Willow Ptarmigan, *Lagopus lagopus* (L.) (Galliformes, Tetraonidae) from Siberia. *Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique*, **60**: 113–114.
- Furman D.P. and Tarshis I.B. 1953**. Mites of the genera *Myialges* and *Microlichus* (Acarina: Epidermoptidae) from avian and insect hosts. *Journal of Parasitology*, **39**: 70–78.
- Gaede K. and Knülle W. 1987**. Water vapour uptake from the atmosphere and critical equilibrium humidity of a feather mite. *Experimental and Applied Acarology*, **3**: 45–52.
- Gaud J. 1965**. Acariens Sarcoptiformes plumicoles (Analgoidea). Parasites sur les oiseaux Galliformes d'Afrique. *Annales du Musée royale de l'Afrique centrale, Série in-8<sup>o</sup>, Sciences zoologiques*, **136**: 1–77.
- Gaud J. 1966**. Sarcoptiformes plumicoles (Analgoidea) parasites sur les oiseaux Cuculiformes d'Afrique. *Revue de zoologie et de botanique africaines*, **73**: 317–338.
- Gaud J. 1968a**. Acariens de la sous-famille des *Dermatophagoidinae* (Psoroptidae) récoltés dans les plumages d'oiseaux. *Acarologia*, **10**: 292–312.
- Gaud J. 1968b**. Acariens sarcoptiformes plumicoles (Analgoidea) parasites sur les oiseaux Ralliformes et Gruiformes d'Afrique. *Annales du Musée royale de l'Afrique centrale, Séries in-8<sup>o</sup>, Sciences zoologiques*, **164**: 1–101.
- Gaud J. 1972**. Acariens Sarcoptiformes plumicoles (Analgoidea) parasites sur les oiseaux Charadriiformes d'Afrique. *Annales du Musée royale de l'Afrique centrale, Série in-8<sup>o</sup>, Sciences zoologiques*, **193**: 1–116.
- Gaud J. 1974a**. Quelques espèces nouvelles de Sarcoptiformes plumicoles (Analgoidea et Dermoglyphidae) parasites d'oiseaux d'Europe. *Acarologia*, **15**: 727–758.
- Gaud J. 1974b**. Une espèce nouvelle du genre *Megninia* (Analgoidea) trouvée sous la peau d'un poulet domestique en Australie. *Acarologia*, **16**: 325–330.
- Gaud J. 1976**. Acariens Sarcoptiformes plumicoles parasites sur les oiseaux Lariformes et Columbiformes d'Afrique. *Annales du Musée royale de l'Afrique centrale, Sér. in-8<sup>o</sup>, Sciences zoologiques*, **214**: 1–101.
- Gaud J. 1978**. Acariens Sarcoptiformes plumicoles des oiseaux Coraciiformes d'Afrique. I. Parasites des Mero-pidae. *Revue de Zoologie africaines*, **92**: 1023–1052.
- Gaud J. 1979a**. Sarcoptiformes plumicoles des oiseaux Coraciiformes d'Afrique. II. Parasites des Alcedidae. *Revue de Zoologie africaines*, **93**: 245–266.
- Gaud J. 1979b**. Acariens Sarcoptiformes plumicoles des oiseaux Coraciiformes d'Afrique. III. Parasites des Coraciidae. *Revue de Zoologie africaines*, **93**: 382–392.
- Gaud J. 1980a**. Acariens Sarcoptiformes plumicoles parasites sur les oiseaux Psittaciformes, Strigiformes et Caprimulgiformes en Afrique. *Annales du Musée royale de l'Afrique centrale, Séries in-8<sup>o</sup>, Sciences zoologiques*, **230**: 1–106.
- Gaud J. 1980b**. Sarcoptiformes plumicoles des oiseaux Coraciiformes d'Afrique. IVA. Parasites des Bucerotidae. Acariens des familles Analgoidea, Pterolichidae et Xolalgidae. *Revue de Zoologie africaines*, **94**: 61–86.
- Gaud J. 1980c**. Sarcoptiformes plumicoles des oiseaux Coraciiformes d'Afrique. IVB. Parasites des Bucerotidae. Acariens de la famille Vexillariidae. *Revue de Zoologie africaines*, **94**: 709–743.
- Gaud J. 1981a**. Acariens Sarcoptiformes plumicoles des oiseaux Coraciiformes d'Afrique. V. Parasites des Phoeniculidae et des Upupidae. *Revue de Zoologie africaines*, **95**: 390–402.
- Gaud J. 1981b**. Acariens Sarcoptiformes plumicoles des oiseaux Ciconiiformes d'Afrique. I. Introduction et parasites des Ardeidae. *Revue de Zoologie africaines*, **95**: 806–828.
- Gaud J. 1982a**. Acariens Sarcoptiformes plumicoles des oiseaux Ciconiiformes d'Afrique. II. Parasites des Ciconiidae, Scopidae et Phoenicopteridae. *Revue de Zoologie africaines*, **96**: 335–357.
- Gaud J. 1982b**. Acariens Sarcoptiformes plumicoles des oiseaux Ciconiiformes d'Afrique. III. Parasites des Threskiornithidae. *Revue de Zoologie africaines*, **96**: 701–730.
- Gaud J. 1983a**. Acariens Sarcoptiformes plumicoles des oiseaux Coliiformes d'Afrique. *Revue de Zoologie africaines*, **97**: 45–59.
- Gaud J. 1983b**. Acariens Sarcoptiformes plumicoles des oiseaux Falconiformes d'Afrique. I. Introduction: Parasites des Falconidae, des Pandionidae et des Elanions. *Revue de Zoologie africaines*, **97**: 721–736.
- Gaud J. 1983c**. Acariens Sarcoptiformes plumicoles des oiseaux Falconiformes d'Afrique. II. Parasites des Accipitridae et Sagittariidae (Acariens Gabuciniidae). *Revue de Zoologie africaines*, **97**: 737–766.



- Gaud J. 1988a.** Acariens Sarcoptiformes plumicoles parasites des oiseaux Falconiformes d'Afrique. III. Acariens, autres que les Gabuciniidae, parasites des Accipitridae. *Revue de Zoologie africaines*, **102**: 93–102.
- Gaud J. 1988b.** Acariens Sarcoptiformes plumicoles parasites des Piciformes d'Afrique. I. Parasites des Indicatoridae. *Revue de Zoologie africaines*, **102**: 411–428.
- Gaud J. 1989.** Acariens Sarcoptiformes plumicoles parasites des oiseaux Piciformes d'Afrique. II. Acariens de la sous-famille Hyonyssidae (Analgoidea, Avenzoariidae). *Revue de Zoologie africaines*, **103**: 229–242.
- Gaud J. 1990a.** Acariens sarcoptiformes plumicoles parasites des oiseaux piciformes d'Afrique. III. Parasites des Capitonidae et des Picidae – Acariens de la sous-famille Pteronyssinae – Genre *Anephippius*. *Revue de Zoologie africaines*, **104**: 229–239.
- Gaud J. 1990b.** Acariens sarcoptiformes plumicoles parasites des oiseaux piciformes d'Afrique. IV. Parasites des Capitonidae et des Picidae – Acariens de la sous-famille Pteronyssinae – Genre *Conomerus*. *Revue de Zoologie africaines*, **104**: 313–333.
- Gaud J. 1991.** Acariens Sarcoptiformes plumicoles parasites des oiseaux Piciformes d'Afrique. V. Acariens des genres *Pegopteromyssus* et *Pteromyssus* (Analgoidea, Avenzoariidae). *Journal of African Zoology*, **105**: 113–124.
- Gaud J. and Atyeo W.T. 1970.** Acariens Sarcoptiformes plumicoles (Analgoidea) parasites des Apterygiformes. *Acarologia*, **12**: 402–412.
- Gaud J. and Atyeo W.T. 1975a.** Gabuciniidae, famille nouvelle de Sarcoptiformes plumicoles. *Acarologia*, **16**: 522–561.
- Gaud J. and Atyeo W.T. 1975b.** Ovacaridae, une famille nouvelle de Sarcoptiformes plumicoles. *Acarologia*, **17**: 169–176.
- Gaud J. and Atyeo W.T. 1976a.** Ascouracarinae, n. subfam. des Syringobiidae, Sarcoptiformes plumicoles. *Acarologia*, **18**: 143–162.
- Gaud J. and Atyeo W.T. 1976b.** Discordances entre les aires de répartition géographique des parasites et celles de leurs hôtes chez les Sarcoptiformes plumicoles. *Acarologia*, **18**: 329–344.
- Gaud J. and Atyeo W.T. 1978.** Nouvelles superfamilles pour les Acariens astigmatés parasites d'oiseaux. *Acarologia*, **19**: 678–685.
- Gaud J. and Atyeo W.T. 1980.** Co-évolution des Acariens Sarcoptiformes plumicoles et leurs hôtes. *Acarologia*, **21**: 291–306.
- Gaud J. and Atyeo W.T. 1981a.** La famille Xolalgidae Dubinin, nouveau statut (Sarcoptiformes plumicoles, Analgoidea). I. Sous-famille Ingrassiinae, n. sub.-fam. *Acarologia*, **22**: 63–79.
- Gaud J. and Atyeo W.T. 1981b.** La famille Xolalgidae Dubinin (Acariens plumicoles, Analgoidea). II. Sous-familles Xolalginae et Zumptiinae, n. sub.-fam. *Acarologia*, **22**: 313–324.
- Gaud J. and Atyeo W.T. 1982a.** La famille Freyanidae, Dubinin (Sarcoptiformes plumicoles, Freyanoidea). I. Sous-familles Burhinacarinae, n. sub.-fam. et Diomedacarinae, n. sub.-fam. *Acarologia*, **22**: 403–414.
- Gaud J. and Atyeo W.T. 1982b.** The subfamilies of the Analgidae and Psoroptoididae (Acari: Analgoidea). *Journal of Medical Entomology*, **19**: 299–305.
- Gaud J. and Atyeo W.T. 1982c.** La famille Freyanidae, Dubinin (Sarcoptiformes plumicoles, Freyanoidea). II. Sous-famille Michaeliinae. *Acarologia*, **23**: 177–187.
- Gaud J. and Atyeo W.T. 1982d.** Spécificité parasitaire chez les acariens Sarcoptiformes plumicoles. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle, N. S., Séries A, Zoologie*, **123**: 247–254.
- Gaud J. and Atyeo W.T. 1984.** La famille Cheylabididae, Gaud (Sarcoptiformes plumicoles, Pterolichoidea). *Acarologia*, **25**: 281–285.
- Gaud J. and Atyeo W.T. 1985a.** Les acariens du genre *Pteronyssoides* (Avenzoariidae, Analgoidea) parasites des hirondelles eurafricaines. *Acarologia*, **26**: 295–306.
- Gaud J. and Atyeo W.T. 1985b.** La famille Freyanidae, Dubinin (Sarcoptiformes plumicoles, Freyanoidea). III. Sous-famille Freyaninae. *Acarologia*, **26**: 385–392.
- Gaud J. and Atyeo W.T. 1986.** Les *Trouessartia* (Analgoidea, Trouessartiidae) parasites des hirondelles de l'Ancien Monde. I. Le groupe *appendiculata*. *Acarologia*, **27**: 263–274.
- Gaud J. and Atyeo W.T. 1987.** Les *Trouessartia* (Analgoidea, Trouessartiidae) parasites des hirondelles de l'Ancien Monde. II. Le groupe *minutipes*. *Acarologia*, **28**: 367–379.
- Gaud J. and Atyeo W.T. 1990.** La famille Vexillariidae, Gaud and Mouchet (Sarcoptiformes plumicoles). I. Sous-famille Calaobiinae. *Acarologia*, **31**: 199–210.
- Gaud J. and Atyeo W.T. 1996.** Feather mites of the World (Acarina, Astigmata): the supraspecific taxa. *Annales du Musée Royal de l'Afrique Centrale, Sciences Zoologiques*, **277**, 1–193 (Pt. 1, text), 1–436 (Pt. 2, illustrations).
- Gaud J. and Barre N. 1988.** Les genres *Pterophagoides* et *Byersalges* (Falculiferidae, Pterolichoidea) parasites plumicoles de Columbidae. *Acarologia*, **29**: 63–71.
- Gaud J. and Barre N. 1992a.** Falculiferidae (Astigmata, Pterolichoidea) parasites des Columbiformes des Antilles. I. Genres *Atyeonia*, *Byersalges*, *Hyperaspidacarus*, *Nanolichus*, *Pterophagoides* et *Pterophagus*. *Acarologia*, **33**: 273–283.
- Gaud J. and Barre N. 1992b.** Falculiferidae (Astigmata, Pterolichoidea) parasites des oiseaux Columbiformes des Antilles. Genre *Falculifer*. *Acarologia*, **33**: 367–375.
- Gaud J. and Mouchet J. 1963.** Révision des genres *Grallobia* Hull et *Grallolichus* Gaud (Pterolichidae). *Acarologia*, **5**: 628–643.
- Gaud J. and Peterson P.C. 1987.** Espèces Africaines du genre *Thysanocercus*, Gaud, 1957 (Alloptidae, Thysanocercinae). *Acarologia*, **28**: 265–275.

- Gaud J., Atyeo W.T. and Barre N. 1985. Les Acariens du genre *Megninia* (Analgidae) parasites de *Gallus gallus*. *Acarologia*, **26**: 171–182.
- Gaud J., Atyeo W.T. and Berla H.F. 1973. Acariens Sarcopitiformes plumicoles parasites des tinamous. *Acarologia*, **14**: 393–453.
- Gaud J., Atyeo W.T. and Klompen J.S.H. 1989. Oconoriidae, a new family of feather mites (Acarina, Pterolichoidea). *Journal of Entomological Science*, **24**: 417–421.
- Gaud J., Rosen S. and Hadani A. 1988. Les Acariens plumicoles du genre *Megninia* parasites des poulets domestiques. *Sciences vétérinaires médecine comparée*, **90**: 83–98.
- Gauthier J. 1986. Saurischian monophyly and the origin of birds. In: K. Padian (Ed.). *The origin of birds and the evolution of flight. Memoirs of the California Academy of Sciences* 8, San Francisco: 1–55.
- Grünberg W. and Kutzer E. 1962. Eine neue Federmilbe, *Calamoxenus eukinetus* nov. gen., nov. spec. (Analgesidae) sowie andere epizoische Acaridien bei *Tauraco porphyreolophus* und *Tauraco corythaix*. *Zeitschrift für Parasitenkunde*, **22**: 217–236.
- Hernandes F.A. and Mironov S.V. 2015. The feather mites of the hoatzin *Opisthocomus hoazin* (Müller) (Aves: Opisthocomiformes), with description of two new genera and six new species (Acari: Analgoidea, Pterolichoidea). *Zootaxa*, **4034**: 401–444.
- Hernandes F.A. and Valim M.P. 2014. On the identity of two species of Proctophyllodidae (Acari: Astigmata: Analgoidea) described by Herbert F. Berla in Brazil, with a description of *Lamellooctes* gen. nov. and a new species. *Zootaxa*, **3794**: 179–200.
- Hernandes F.A., Pedroso L.G. and Mironov S.V. 2014. From cuckoos to chickens: a caught-in-the-act case of host shift in feather mites (Arachnida: Acari: Psoroptoididae). *Parasitology Research*, **113**: 4355–61.
- Hernandes F.A., Mironov S.V., Bauchan G.R. and Ochoa R.A. 2016. A new asymmetrical feather mite of the genus *Michaelia* Trouessart, 1884 (Astigmata: Freyanidae) from the Neotropical Cormorant, *Phalacrocorax brasilianus* (Aves: Pelecaniformes). *Acarologia*, **56**: 45–61.
- Hill D. S., Wilson N. and Corbet G.B. 1967. Mites Associated With British Species of *Ornithomya* (Diptera: Hippoboscidae). *Journal of Medical Entomology*, **4**: 102–22.
- Jarvis E.D., Mirarab S., Aberer A.J., Li B., Houde P., Li C., Ho S.Y., Faircloth B.C., Nabholz B., Howard J.T., Suh A., Weber C.C., da Fonseca R.R., Li J., Zhang F., Li H., Zhou L., Narula N., Liu L., Ganapathy G., Boussan B., Bayzid M.S., Zavidovych V., Subramanian S., Gabaldón T., Capella-Gutiérrez S., Huerta-Cepas J., Rekepalli B., Munch K., Schierup M., Lindow B., Warren W.C., Ray D., Green R.E., Bruford M.W., Zhan X., Dixon A., Li S., Li N., Huang Y., Derryberry E.P., Bertelsen M.F., Sheldon F.H., Brumfield R.T., Mello C.V, Lovell P.V., Wirthlin M., Schneider M.P, Prosdocimi F., Samaniego J.A., Vargas Velazquez, A.M., Alfaro-Núñez A., Campos P.F., Petersen B., Sicheritz-Ponten, T., Pas A., Bailey T., Scofield P., Bunce M., Lambert D.M., Zhou Q., Perelman P., Driskell A.C., Shapiro B., Xiong Z., Zeng Y, Liu S., Li Z., Liu B., Wu K., Xiao J., Yinqi X., Zheng Q., Zhang Y., Yang H., Wang J., Smeds L., Rheindt F.E., Braun M., Fjeldsa J., Orlando L., Barker F.K., Jönsson K.A., Johnson W., Koepfli K.P., O'Brien S., Haussler D., Ryder O.A., Rahbek C., Willerslev E., Graves G.R., Glenn T.C., McCormack J., Burt D., Ellegren H., Alström ., Edwards S.V., Stamatakis A., Mindell D.P., Cracraft J., Braun E.L., Warnow T., Jun W., Gilbert M.T. and Zhang G. 2014. Whole-genome analyses resolve earlier branches in the tree of life of modern birds. *Science*, **346**: 1320–1331.
- Klimov P.B., Bochkov A.V. and OConnor B.M. 2016. Phylogenetic position of the house dust mite subfamily Guatemalichinae (Acariformes: Pyroglyphidae) based on integrated molecular and morphological analyses and different measures of support. *Cladistics*, **32**: 261–275.
- Knowles L.L. and Klimov P.B. 2011. Estimating phylogenetic relationships despite discordant gene trees across loci: the species tree of a diverse species group of feather mites (Acari: Proctophyllodidae). *Parasitology*, **138**: 1750–1759.
- Krantz G.W. and Walter D.E. (Eds.). 2009. A manual of Acarology. 3th Edition. Texas tech University Press, Texas, USA, 807 pp.
- Kriegs J.O., Matzke A., Churakov G., Kuritzin A., Mayr G., Brosius J. and Schmitz J. 2007. Waves of genomic hitchhikers shed light on the evolution of gamebirds (Aves: Galliformes). *BMC Evolutionary Biology*, **7**: 190.
- Lombert H.A.P.M., Gaud J. and Lukoschus F.S. 1984. Six new species of quill wall mites (Astigmata: Lamino-sioptidae: Faincoptinae) from African birds. *Acarologia*, **25**: 55–66.
- Lombert H.A.P.M., Lukoschus, F.S. and Fain A. 1984. *Apocnemidocoptes tragicola* gen. n. spec. n. (Acari: Astigmata: Knemidocoptidae) from the swift *Apus apus* (Aves: Apodiformes: Apodidae). *Acarologia*, **25**: 377–383.
- Livezey B.C. and Zusi R.L. 2007. Higher-order phylogeny of modern birds (Theropoda, Aves: Neornithes) based on comparative anatomy. II. Analysis and discussion. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **149**: 1–95.
- Mayr G. 2004. Morphological evidence for sister group relationship between flamingos (Aves: Phoenicopteridae) and grebes (Podicipedidae). *Zoological Journal of the Linnaean Society*, **140**: 157–169.

- Mayr G. 2011.** Metaves, Mirandornithes, Strisores and other novelties – a critical review of the higher-level phylogeny of neornithine birds. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, **49**: 58–76.
- Mironov S.V. 1999.** Feather mites: general morphological adaptations, phylogeny and coevolutionary relationships with birds. *Ekologija*, **2**: 57–66.
- Mironov S.V. 2000.** A review of the feather mite genus *Scutomegninia* Dubinin, 1951 (Acarina:Analgoidea:Avenzoariidae). *Acarina*, **8**: 9–58.
- Mironov S.V. 2002.** New species of the feather mite genus *Metapteronyssus* Gaud, 1981 (Astigmata Analgoidea Pteronyssidae) from African passerines (Aves Passeriformes). *Bulletin du Institut royal de Sciences naturelles de Belgique*, **72**: 181–199.
- Mironov S.V. 2003a.** On some problems in the systematics of feather mites. *Acarina*, **11**: 3–29.
- Mironov S.V. 2003b.** A review of feather mites of the genus *Neopteronyssus* (Astigmata Pteronyssidae) associated with woodpeckers (Piciformes Picidae) of the Old World. *Belgian Journal of Entomology*, **5**: 37–77.
- Mironov S.V. 2004.** Taxonomic notes on four genera of the feather mite subfamily Pandalurinae (Astigmata: Psoroptoididae). *Acarina*, **12**: 3–16.
- Mironov S.V. 2005a.** Phylogeny of the feather mite family Xolalgidae (Astigmata: Analgoidea) and coevolutionary trends with non-passerine birds. *Phytophaga*, **14**: 433–449.
- Mironov S.V. 2005b.** Feather mites of the genus *Pterotrogus* Gaud 1981 (Analgoidea: Pteronyssidae) from New World woodpeckers (Piciformes: Picidae). *Belgian Journal of Entomology*, **7**: 129–180.
- Mironov S.V. 2007a.** Phylogeny of the feather mite family Alloptidae and coevolutionary trends with aquatic birds. In: J.B. Morales–Malacara, V. Behan–Pelletier, E. Ueckermann, T.M. Pérez, E. Estrada–Venegas and M. Badii (Eds.). *Acarology XI: Proceedings of the International Congress (Merida, Yucatan, Mexico, 8–13 September 2002)*. Instituto de Biología and Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México; Sociedad Latinoamericana de Acarología. México: 617–634.
- Mironov S.V. 2007b.** Systematics notes on two genera of the feather mite family Psoroptoididae (Astigmata: Analgoidea). *Acarina*, **15**: 135–141.
- Mironov S.V. 2009a.** Phylogeny of feather mites of the subfamily Pterodectinae (Astigmata: Proctophylloidiidae) and their host associations with passerines (Aves: Passeriformes). *Proceedings of the Zoological Institute RAS*, **313**: 97–118.
- Mironov S.V. 2009b.** On identity of the type species of the feather mite genus *Anhemialges* Gaud 1958 (Astigmata: Analgidae), with the description of a new genus of the analgid subfamily Megniniinae. *Acarina*, **17**: 57–64.
- Mironov S.V. 2011.** Feather mites of the genus *Pandalura* (Astigmata: Psoroptoididae) from owls and capromul-  
giforms. *Proceedings of the Zoological Institute RAS*, **315**: 19–37.
- Mironov S.V. and Dabert J. 1997.** A systematic review of the feather mite genus *Bychovskiata* Dubinin (Analgoidea: Avenzoariidae) with description of 11 new species. *Mitteilungen aus dem Hamburgischen Museum und Institut*, **94**: 91–123.
- Mironov S.V. and Dabert J. 1999.** Phylogeny and co-speciation in feather mites of the subfamily Avenzoarinae (Analgoidea: Avenzoariidae). *Experimental and Applied Acarology*, **23**: 525–529.
- Mironov S.V. and Dabert J. 2010.** A revision of the feather mite genus *Protolichus* Trouessart (Astigmata, Pterolichidae). *Zootaxa*, **2526**: 1–36.
- Mironov S.V. and Fain A. 2003.** New feather mites of the family Ascouracaridae (Astigmata: Pterolichoidea) from some parrots and nightjars. *Acarologia*, **43**: 99–111.
- Mironov S.V. and Galloway T.D. 2003.** Two new feather mites (Acari: Astigmata) from the Turkey Vulture (Ciconiiformes: Cathartidae) in Canada. *The Canadian Entomologist*, **135**: 655–667.
- Mironov S.V. and Galloway T.D. 2014.** A redescription of the feather mite *Dubininia accipitrina* (Trouessart, 1885) (Acari: Xolalgidae), parasitizing falcons (Falconiformes: Falconidae). *Proceedings of the Zoological Institute RAS*, **318**: 168–176.
- Mironov S.V. and Pérez T.M. 2000.** A new feather mite genus of the family Alloptidae (Astigmata: Analgoidea) from pelicans (Pelecaniformes: Pelecanidae). *Acarina*, **8**: 85–90.
- Mironov S.V. and Pérez T.M. 2003.** A review of feather mites of the *Rhytidelasma* generic group (Pterolichoidea Pterolichidae), specific parasites of parrots (Aves: Psittaciformes). *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique, Entomologie*, **73**: 135–176.
- Mironov S.V. and Proctor H.C. 2005.** A new feather mite genus of the family Psoroptoididae (Acari: Analgoidea) from cassowaries. *Journal of Natural History*, **39**: 3297–3304.
- Mironov S.V. and Proctor H.C. 2008.** The probable association of feather mites of the genus *Ingrassia* Oudemans, 1905 (Analgoidea: Xolalgidae) with the blue penguin *Eudyptula minor* (Aves: Sphenisciformes) in Australia. *Journal of Parasitology*, **94**: 1243–1248.
- Mironov S.V., Bochkov A.V. and Fain A. 2005a.** Phylogeny and evolution of parasitism in feather mites of the families Epidermoptidae and Dermationidae (Acari: Analgoidea). *Zoologischer Anzeiger*, **243**: 155–179.
- Mironov S.V., Dabert J. and Ehrnsberger R. 2003.** A review of feather mites of the *Psittophagus* generic group (Astigmata, Pterolichidae) with descriptions of new taxa from parrot (Aves, Psittaciformes) of the Old World. *Acta Parasitologica*, **48**: 280–293.
- Mironov S.V., Dabert J. and Ehrnsberger R. 2005b.** Six new feather mite species (Acari: Astigmata) from an

- extinct parrot *Conuropsis carolinensis* (Psittaciformes: Psittacidae). *Journal of Natural History*, **39**: 2257–2278.
- Mironov S.V., Hernandez F.A. and Pedroso L.G. 2015.** New feather mites of the genera *Aniacarus* and *Aniibius* (Acariformes: Pterolichidae) from two cuckoo species (Cuculiformes: Cuculidae) in Brazil. *Zootaxa*, **3937**: 103–126.
- Mironov S.V., Literak I., Sychra O. and Capek M. 2014.** Two new species of the feather mite family Gabuciniidae (Acariformes: Pterolichoidea) from wrens (Passeriformes: Troglodytidae). *Acta Parasitologica*, **59**: 568–579.
- Mironov S.V., Proctor H.C., Barreto M. and Zimmerman J. 2007.** New feather mites of the family Gabuciniidae (Astigmata: Pterolichoidea) from New World raptors (Aves: Falconiformes). *The Canadian Entomologist*, **139**: 1–21.
- Mironov S.V. and Sayakova Z.Z. 2001.** A new feather mite of the genus *Corydolichus* Gaud, 1966 (Pterolichoidea: Ochrolichidae) from larks of the genus *Calandrella* (Passeriformes: Alaudidae). *Acarina*, **9**: 241–246.
- Mironov S.V. and Wauthy G. 2005.** A review of the feather mite genus *Pteronyssoides* Hull, 1931 (Astigmata: Pteronyssidae) from African and European passerines (Aves: Passeriformes) with analysis of mite phylogeny and host associations. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique, Entomologie*, **75**: 155–214.
- Mironov S.V. and Wauthy G. 2006.** Systematic review and phylogeny of the feather mite genus *Metapteronyssus* Gaud, 1981 (Analgoidea: Pteronyssidae) associated with African passerines. *Tijdschrift voor Entomologie*, **149**: 21–53.
- Mironov S.V. and Wauthy G. 2010.** Phylogeny and host-parasite associations of feather mites of the *Pteroherpis* generic group (Astigmata: Pteronyssidae). In: M. Sabelis and J. Bruin (Eds.). Trends in Acarology (Proceedings of the 12th International Congress of Acarology, Amsterdam, 27 August – 2 September 2006). Springer: 23–30.
- Mullen G. and Durden L. 2002.** Medical and Veterinary Entomology. Elsevier Academic press. 597 pp.
- Mumcuogly Y. and Muller R. 1974.** Parasitische Milben und Würmer als Todesursache eines Uhus *Bubo bubo*. *Ornithologische Beobachter*, **71**: 289–292.
- Norton R.A., Kethley J.B., Johnston D.E. and OConnor B.M. 1993.** Phylogenetic perspectives on genetic systems and reproductive modes of mites. In: D. Wrensch and M.A. Ebbert (Eds.) Evolution and diversity of sex ration in insects and mites. Chapman and Hall, New York: 8–99.
- OConnor B.M. 1982a.** Acari: Astigmata. In: S.P. Parker (Ed.). Synopsis and classification of living organisms. Volume 2. McGraw-Hill, New York: 146–169.
- OConnor B.M. 1982b.** Evolutionary ecology of astigmatid mites. *Annual Review of Entomology*, **27**: 385–409.
- OConnor B.M. 1994.** Life-history modifications in Astigmatid mites. In: M. A. Houck (Ed.) Mites: Ecological and Evolutionary Analyses of Life–history Patterns'. Chapman and Hall: New York: 136–159.
- OConnor B.M. 2009.** Cohort Astigmatina. In: G.W. Krantz and D.E. Walter. (Eds.) A Manual of Acarology. 3rd Edition. Texas Tech University Press: Lubbock, TX, USA: 565–657.
- OConnor, B.M. Klompen, J.S.H. and Lombert H.A.P.M., 1987.** A new subfamily of quill–inhabiting mites (Acari: Knemidocoptidae) from Asian swifts (Aves: Apodidae) with observations on phylogenetic relationships in the Knemidocoptidae. *International Journal of Acarology*, **14**: 261–270.
- Olsson S.L. and Fedducia A. 1980.** Relationships and Evolution of Flamingos (Aves: Phoenicopteridae). *Smithsonian contributions to zoology*, **316**: 1–73.
- Orwig K.R. 1968.** The genera and species of the feather mite subfamily Trouessartinae except *Trouessartia* (Acarina: Proctophylloidae). *Bulletin of the University of Nebraska State Museum*, **8**: 1–187.
- Park C.K. and Atyeo W.T. 1971a.** A generic revision of the Pterodectinae, a new subfamily of feather mites (Sarcoptiformes: Analgoidea). *Bulletin of the University of Nebraska State Museum*, **9**: 39–88.
- Park C.K. and Atyeo W.T. 1971b.** A new subfamily and genus of feather mites from hummingbirds (Acarina: Proctophylloidae). *Florida Entomologist*, **54**: 221–229.
- Park C.K. and Atyeo W.T. 1972.** The species of a new subfamily of feather mites, the Allodectinae (Acarina: Proctophylloidae). *Redia*, **52**: 653–678.
- Paton T.A., Baker A.J., Groth J.G. and Barrowclough G.F. 2003.** RAG-1 sequences resolve phylogenetic relationships within Charadriiform birds. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **29**: 268–278.
- Pérez T.M. 1992.** Feather mites (Acarina, Xolalgidae) in the uropygial gland tuft of *Aratinga holochlora* (Sclater) (Aves, Psittacidae). *Tijdschrift voor Entomologie*, **135**: 87–90.
- Pérez T.M. 1995.** The seven species of *Fainalgae* Gaud and Berla (Analgoidea, Xolalgidae) from *Aratinga holochlora* (Sclater) (Aves, Psittacidae). *Zoologica Scripta*, **24**: 203–223.
- Pérez T.M. and Atyeo W.T. 1984.** Site selection of feather and quill mites of Mexican parrots. In: D.A. Griffiths and C.E. Boman (Eds.). Acarology VI. Ellis Horwood Ltd., Chichester, England: 563–570.
- Pérez T.M. and Atyeo W.T. 1992.** A review of the Xoloptoidinae (Acari, Pterolichidae) and the description of a new genus. *Entomologische Mitteilungen aus dem zoologischen Museum, Hamburg*, **10**: 209–220.
- Pérez T.M. and Ramirez J.J. 1996.** Especie nueva de acaroplumicola del genero *Chiasmalgae* (Acari: Psoroptoididae), con la descripcion de su serie de desarrollo ontogenetico. *Anales del Instituto de Biología, Univer-*

- sidad Nacional Autonoma de Mexico, Serie Zoologie*, **67**: 287–295.
- Peterson P.C.** 1971. A revision of the feather mite genus *Brephosceles* (Proctophylloidea: Alloptinae). *Bulletin of the University of Nebraska State Museum*, **9**: 89–172.
- Peterson P.C.** 1972. The feather mite family Alloptidae. III – The Echinacarinae, new subfamily (Acarina, Analgoidea). *Steenstrupia*, **2**: 197–205.
- Peterson P.C. and Atyeo W.T.** 1968. New genera related to the genus *Brephosceles* Hull, 1934 (Acarina: Proctophylloidea). *Bulletin of the University of Nebraska State Museum*, **8**: 217–236.
- Peterson P.C. and Atyeo W.T.** 1972. The feather mite family Alloptidae Gaud. II – The Oxyalgininae, new subfamily (Analgoidea). *Acarologia*, **13**: 651–668.
- Peterson P.C. and Atyeo W.T.** 1977. An odd species of feather mite from flamingoes (Acarina: Alloptidae). *Acarologia*, **18**: 723–728.
- Peterson P.C., Atyeo W.T. and Moss W.W.** 1980. The feather mite family Eustathiidae (Acarina: Sarcoptiformes). *Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Monographs*, **21**: 1–143.
- Pittaway A.R.** 1991. Arthropods of medical and veterinary importance: A checklist of preferred names and allied terms. CAB International, Wallingford, United Kingdom. 178 p.
- Proctor H.C.** 1999. *Gallilichus jonesi* sp. n. (Acari: Ascourcaridae): A new species of feather mite from the quills of the Australian brush-turkey (Aves: Megapodiidae). *Australian Journal of Entomology*, **38**: 77–84.
- Proctor H.C.** 2003. Feather mites (Acari: Astigmata): ecology, behavior and evolution. *Annual Review of Entomology*, **48**: 185–209.
- Philips J.R. and Fain A.** 1991. Acarine symbionts of louseflies. *Acarologia*, **32** (4): 377–384.
- Prum R.O., Berv J.S., Dornburg A., Field D.J., Townsend J.P., Moriarty Lemmon E. and Lemmon A.R.** 2015. A comprehensive phylogeny of birds (Aves) using targeted next-generation DNA sequencing. *Nature*, **526**: 569–573.
- Reilly P.N. and Balmford P.** 1975. A breeding study of the little penguin *Eudyptula minor* in Australia. In: B. Stonehouse (Ed.). *The biology of penguins*. University Park Press, Baltimore, Maryland: 161–187.
- Robin C. and Megnin P.** 1877. Mémoire sur les Sarcoptides plumicoles. *Journal de l'anatomie et de la physiologie normales et pathologiques de l'homme et des animaux, Paris*, **13**: 209–248, 391–429, 498–520, 629–656.
- Santana F.J.** 1976. A review of the genus *Trouessartia* (Analgoidea: Alloptidae). *Journal of Medical Entomology, Supplement 1*: 1–128.
- da Silva Martins N.R., de Resende J.S., Romero Marques M.V., Barrios P.R., Almeida Fernandes A., Colli Montresor L. and Maciel Cunha L.** 2010. *Laminosioptes cysticola* in free-range chickens in Minas Gerais, Brazil. *Ciência Rural, Santa Maria*, **40**: 1460–1463.
- Skoracki M., Kavetska K., Ozminski M. and Zawierucha K.** 2014. *Calamicoptes anatidus* sp. nov., a new quill wall mite (Acari: Laminosioptidae) from the Greater Scaup *Aythya marila* (L.) (Aves: Anseriformes). *Acta Parasitologica*, **59**: 426–32.
- Schatz H., Behan-Pelletier V.M., O'Connor B.M. and Norton R.A.** 2012. Suborder Oribatida van der Hammen, 1968. In: Z.-Q. Zhang (Ed.). *Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness*. *Zootaxa*, **3148**: 141–148.
- Trouessart E.L.** 1885. Les Sarcoptides plumicoles. *Journal de Micrographie*, **9**: 63–70, 109–117.
- Trouessart E.L.** 1920. Monographie des genres *Hemialges* et *Hyperalges* (Sarcoptides plumicoles). *Bulletin de la Société Zoologique de France*, **44**: 302–321.
- Trouessart E.L. and Megnin P.** 1884. Sur le polymorphisme sexuel et larvaire des Sarcoptides plumicoles. *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des sciences, Paris*, **97**: 1319–1321.
- van Tuinen M. and Hedges S.B.** 2001. Calibration of avian molecular clocks. *Molecular Biology and Evolution*, **18**: 201–213.
- Wang M., Zheng X., O'Connor J.K., Lloyd G.T., Wang X., Wang Y., Zhang X. and Zhou Z.** 2015. The oldest record of ornithuromorpha from the early cretaceous of China. *Nature Communications*, **6**: 6987.
- Wharton G.W.** 1976. House dust mites. *Journal of Medical Entomology*, **12**: 577–621.
- Whiteman N.K., Sánchez P., Merkel J, Klompen H. and Parker P.G.** 2006. Cryptic host specificity of an avian skin mite (Epidermoptidae) vectored by louseflies (Hippoboscidae) associated with two endemic Galapagos bird species. *Journal of Parasitology*, **92**: 1218–1228.