

ЗООЛОГИЯ

УДК 595.429.2

С. И. Сухарева, Ф. Е. Четвериков

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ПРИ ПЕРЕХОДЕ ОТ ПРОТОГИННОЙ К ДЕЙТОГИННОЙ ФОРМЕ САМОК У ЧЕТЫРЕХНОГИХ КЛЕЩЕЙ (ACARI: ERIOPHYOIDEA)*

Введение

Х. Кифером [1] у некоторых видов четырехногих клещей были обнаружены две формы самок, одну из которых он предложил назвать протогинной (Protogyne, далее — *P*), а другую дейтогинной (Deutogyne, далее — *D*). В районах умеренного климата *D* появляются в популяции в середине или конце лета и уходят на зимовку, т. е. эта форма приспособлена к переживанию неблагоприятных условий.

Накопившиеся к настоящему времени данные о видах с двумя формами самок зачастую противоречат друг другу. У одних видов клещей диапаузирующие зимние самки морфологически не отличаются от летних, хотя иногда они бывают интенсивно окрашены. У других видов, несмотря на то что имеются две морфологически четко различающиеся формы самок, диапауза в их жизненном цикле отсутствует (например, у тропического вида *Cisaberoptus kenyae* К.). Предположительно к атипичным *D* были отнесены расселительные самки вида *Aceria tulipae* К., отличающиеся своими мелкими размерами [2].

В данной работе предпринята попытка выяснить, имеется ли какая-то общая закономерность в морфологических преобразованиях при переходе от *P*- к *D*-форме самок в разных систематических группах Eriophyoidea.

Материал и методика исследования

Нами был обработан материал, заимствованный из литературных источников [1–6] по *P*- и *D*-самкам 42 видов четырехногих клещей. Выборку ограничили скрытоживущими и открытоживущими видами только двух семейств — Eriophyidae (подсемейства Eriophyinae и Phyllocortinae) и Diptilomioridae. Для придания выборке большей экологической однородности в нее были включены только виды со сходными сезонными адаптациями, т. е. были рассмотрены зимующие *D* с листопадных деревьев и кустарников умеренных областей Голарктики. В выборку вошли три систематические

Сухарева Согдиана Ивановна — канд. биол. наук, доцент, Санкт-Петербургский государственный университет; e-mail: s_sukhareva@mail.ru

Четвериков Филипп Евгеньевич — канд. биол. наук, Зоологический институт РАН; ассистент кафедры, Санкт-Петербургский государственный университет; e-mail: philipp.chetverikov@yandex.ru

* Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ (грант № 12-04-31016 мол-а).

© С. И. Сухарева, Ф. Е. Четвериков, 2013

группировки: 15 видов из подсемейства Eriophyinae, 19 видов из подсемейства Phyllocortinae и 8 видов из семейства Diptilomiopidae (табл. 1).

Таблица 1. Список анализируемых видов четырехногих клещей (каждому виду присвоено два порядковых номера: первый соответствует протогинной (P), второй — дейтогинной (D) самке)

Выборка		Вид клеща	№ P	№ D
Выборка № 1 (сем. Eriophyidae + сем. Diptilomiopidae)	Выборка № 2 (Eriophyinae, Eriophyidae)	<i>Eriophyes armeniacus</i> Bagd., 1970	1	16
		<i>E. laevis</i> (Nal.), 1889	2	17
		<i>E. padi</i> (Nal.), 1890	3	18
		<i>E. piri</i> (Nal.), 1890	4	19
		<i>E. pyrimarginemtorquens</i> Nal., 1917	5	20
		<i>E. salicifoliae</i> Bagd., 1967	6	21
		<i>E. similis</i> Nal., 1890	7	22
		<i>E. vitigenusgemma</i> Malch., 1970	8	23
		<i>Aceria erineae</i> (Nal.), 1891	9	24
		<i>A. granati</i> (Can. et Mass.), 1894	10	25
		<i>A. hypophaena</i> (Nal.), 1898	11	26
		<i>A. mori</i> (K.), 1939	12	27
		<i>A. phloeocoptes</i> (Nal.), 1890	13	28
		<i>A. tristriata</i> (Nal.), 1890	14	29
		<i>A. brevipunctata</i> (Nal.), 1889	15	30
	Выборка № 3 (Phyllocortinae, Eriophyidae)	<i>Aculus cornutus</i> (Banks), 1965	1	20
		<i>A. fockeui</i> (Nal.), 1891	2	21
		<i>A. schlechtendali</i> (Nal.), 1890	3	22
		<i>Antocoptes cornicola</i> Fark., 1961	4	23
		<i>A. vitis</i> Bagd., 1981	5	24
		<i>Epitrimerus pyri</i> (Nal.), 1891	6	25
		<i>Calepitrimerus vitis</i> (Nal.), 1905	7	26
		<i>Calepitrimerus baileyi</i> K., 1938	8	27
		<i>Heterotergum shevtchenkoi</i> Bagd., 1972	9	28
		<i>Neotegonotus recki</i> (Bagd.), 1972	10	29
		<i>Phyllocoptes abauenus</i> K., 1940	11	30
		<i>P. rubi</i> Roiv., 1950	12	31
		<i>P. cerriphilus</i> Fark., 1963	13	32
		<i>Vasates argenteae</i> Fark., 1963	14	33
		<i>V. arzakanensis</i> Bagd., 1970	15	34
		<i>V. comatus</i> (Nal.), 1892	16	35
		<i>V. quadripedes</i> Shimer, 1869	17	36
		<i>V. unguiculatus</i> (Nal.), 1897	18	37
		<i>Tetra balasi</i> Fark., 1960	19	38
	Выборка № 4 (сем. Diptilomiopidae)	<i>Diptacus gigantophynchus</i> (Nal.), 1892	1	9
		<i>Rhyncaphytoptus ficifoliae</i> K., 1939	2	10
		<i>R. ulmivagrans</i> K., 1939	3	11
		<i>R. cerrifoliae</i> Fark., 1963	4	12
		<i>R. ornatus</i> Fark., 1963	5	13
		<i>R. longisetosus</i> Fark., 1963	6	14
		<i>Rhinophytoptus concinnus</i> Liro, 1943	7	15
		<i>R. dudichi</i> Fark., 1963	8	16

В итоге были получены следующие 4 выборки: 1) все 42 вида надсемейства Eriophyoidea, 2) 15 видов подсемейства Eriophyinae, 3) 19 видов подсемейства Phyllocoptinae, 4) 8 видов семейства Diptilomioridae. Каждая из этих выборок была исследована с применением статистических методов (корреляционного и компонентного анализ). Для этого были использованы 7 размерных признаков, которые перечислены ниже, у большинства исследуемых видов выборки они заметно изменялись при переходе от *P*- к *D*-форме.

1. Длина тела (BL).
2. Длина щитка (Sh).
3. Длина гнатосомы (Gn).
4. Длина дорсальных щетинок (SD).
5. Число дорсальных полуколец (DA).
6. Число вентральных полуколец (VA).
7. Длина ног I (L^1).

В статистическую обработку мы не включили такие качественные признаки (тоже связанные с переходом от *P* к *D*), как наличие или отсутствие микробугорков опистосомы (этот признак рассмотрен отдельно) и рисунок дорсального щитка.

Так как по каждому виду были использованы данные по *P*- и *D*-самкам, то операбельных таксономических единиц (OTE — OTU's) получилось в 2 раза больше, чем видов клещей. Таким образом, выборки были представлены надсемейством Eriophyoidea в целом (84 OTE), подсемействами Eriophyinae (30 OTE) и Phyllocoptinae (38 OTE) и семейством Diptilomioridae (16 OTE).

Чтобы выяснить, насколько согласованно при переходе от *P* к *D* изменяются морфологические признаки, были вычислены корреляции между разностями одноименных размерных признаков у *P* и *D*. Для выявления различий между *P* и *D* по комплексу признаков был использован метод главных компонент, в качестве OTE рассматривались *P*- и *D*-формы каждого вида.

Результаты анализа морфологических преобразований при переходе от протогинной к дейтогинной форме самок. 1. Изменение числа колец опистосомы и утрата микробугорков. Д. С. М. Мэнсон и Г. Н. Олдфилд [2] считают, что морфологические признаки, приобретенные *D*, носят приспособительный к условиям зимовки характер. Ими было высказано предположение об адаптивном характере таких морфологических изменений у *D*, как утрата микробугорков и уменьшение числа колец опистосомы, так как гладкие покровы и более компактное тело помогают меньше испарять воду.

Перед тем, как приступить к статистической обработке материала, мы проследили на видах всей выборки в целом за проявлением у *D*-форм вышеуказанных морфологических признаков (табл. 2).

Сравнение *P*- и *D*-форм по этим признакам показало, что у скрытоживущих клещей подсемейства Eriophyinae при переходе от *P* к *D* прослеживается тенденция к сокращению числа и дорсальных, и вентральных полуколец, хотя у некоторых видов она может и отсутствовать. У открытоживущих клещей подсемейства Phyllocoptinae и семейства Diptilomioridae наблюдается тенденция как к сокращению, так и к увеличению дорсальных полуколец, либо их число может оставаться стабильным, причем у филлокоптин скорее прослеживается тенденция к их увеличению, чем к сокращению. Если у скрытоживущих клещей подсемейства Eriophyinae изменение числа дорсальных полуколец совпадает с таковым вентральных, то у открытоживущих

Таблица 2. Изменение трех предположительно адаптивных признаков при переходе от протогинной к дейтогинной форме самок в разных систематических группах Eriophyoidea

Признаки	Число видов с данными признаками		
	Подсем. Eriophyinae <i>n</i> = 15	Подсем. Phyllocoptinae <i>n</i> = 19	Сем. Diptilomiopidae <i>n</i> = 8
Число дорсальных полуколец: уменьшение / без изменений / увеличение	9 / 1 / 5 ◄=====►	6 / 9 / 4 ◄=====►	2 / 3 / 3 ◄=====►
Число вентральных полуколец: уменьшение / без изменений / увеличение	9 / 1 / 5 ◄=====►	7 / 3 / 9 ◄=====►	2 / 2 / 4 ◄=====►
Микробугорки исчезли /без изменений / появились	6 / 0 / 9 ◄=====►	6 / 1 / 12 ◄=====►	5 / 0 / 3 ◄=====►

клещей эта согласованность нарушается — при уменьшении числа дорсальных полуколец может увеличиваться число вентральных. Тенденция к сглаживанию скульптуры дорсальных полуколец наблюдается во всех группах, однако охватывает далеко не всю исследуемую выборку. Таким образом, расценивать рассмотренные признаки только как адаптивные некорректно, так как в разных систематических группах (а иногда и в одной и той же) данные признаки при переходе от *P* к *D* проявляются по-разному.

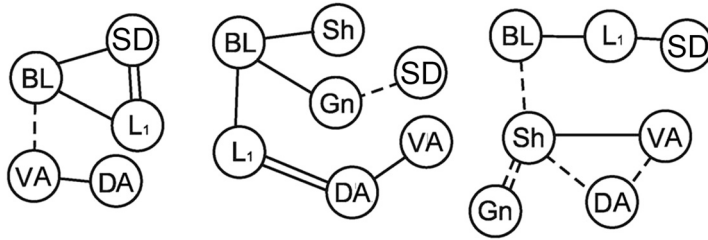
2. *Согласованность изменений признаков при переходе от протогинной к дейтогинной форме (корреляционный анализ)*. Организм четырехногих клещей (как и всякий другой) следует рассматривать как систему, в которой морфологические изменения могут быть взаимосвязаны, что уже было показано с применением корреляционного анализа в ряде наших предыдущих работ [7–9].

Нами были рассмотрены корреляции между изменениями признаков при переходе от *P* к *D* во всех упомянутых выше группах. В надсемействе Eriophyoidea в целом не выявлено сколько-нибудь значительных корреляций между признаками ($r \leq 0,2$), поэтому корреляционная структура признаков не рассматривается. Отсутствие сильных связей между признаками говорит о разнородности рассматриваемой группы.

В каждой отдельно взятой систематической группе (подсемействах Eriophyinae и Phyllocoptinae и семействе Diptilomiopidae) уровень корреляций между признаками выше, чем во всей выборке в целом, хотя большинство связей не превышает 0,45. Однако признаки в них группируются по-разному, и никаких общих закономерностей у четырехногих клещей при переходе от *P* к *D* не выявляется (рис. 1). Возможно, и каждая из рассмотренных систематических групп тоже не является однородной.

3. *Распределение P и D по значениям факторов (компонентный анализ)*. Все четыре выборки, включающие *P* и *D*, вместе и порознь, были обчислены по тем же семи признакам по методу главных компонент (рис. 2–5).

По первым двум факторам, имеющим наибольший процент общей дисперсии (33,9 и 26,6% соответственно), признаки распределились следующим образом: с 1-м фактором высокие корреляции имеют признаки просомы (размер гнатосомы, щитка и ног 1), со 2-м — признаки, включающие длину тела и количество вентральных полуколец (число дорсальных полуколец в равной степени коррелирует с обоими факторами).



Подсем. Eriophyinae Подсем. Phyllocoptinae Сем. Diptilomiopidae
 $0,37 \leq R \leq 0,65$ $R \geq 0,66$ $-0,65 \leq R \leq -0,39$ $R \leq -0,66$

Рис. 1. Коррелятивные изменения некоторых морфологических признаков при переходе от P- к D-форме самок в разных группах надсемейства Eriophyoidea

Условные обозначения признаков приведены в тексте; условные обозначения величины коэффициентов корреляций указаны на рисунке.

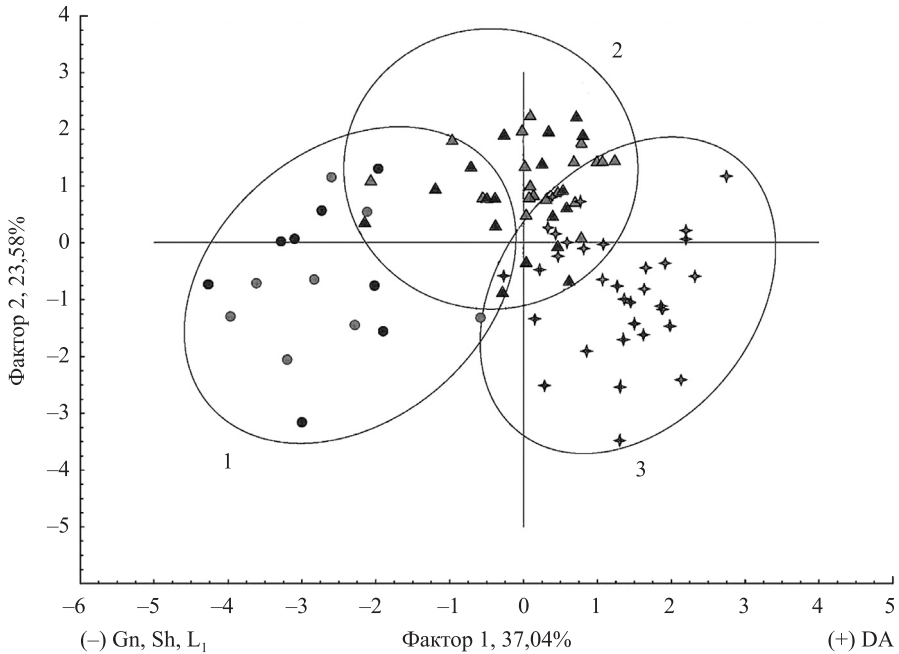


Рис. 2. Распределение 84 ОТЕ надсемейства Eriophyoidea по значениям 1-го и 2-го факторов

Выделены 3 группы: 1 — сем. Diptilomiopidae, 2 — подсем. Phyllocoptinae, 3 — подсем. Eriophyinae. Признаки (обозначение в тексте), имеющие высокие корреляции с факторами, указаны около соответствующих осей.

По значениям факторов ОТЕ надсемейства Eriophyoidea (см. рис. 2) представляют собой единое облако точек, в котором большая часть исследуемых видов распределась по первому фактору в соответствии со своей систематической принадлежностью: центральное положение занимают филлокоптины, крайние — диптиломиопиды и эриофины, по второму фактору никакой тенденции в распределении ОТЕ выявить не

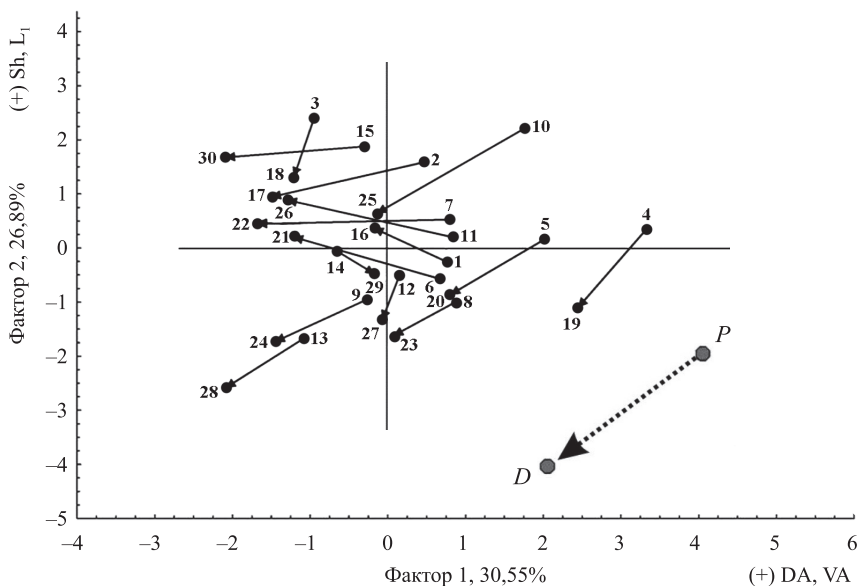


Рис. 3. Распределение *P*- и *D*-самок подсемейства Eriophyinae по значениям 1-го и 2-го факторов

Нумерация ОТЕ соответствует нумерации видов в табл. 1. Линиями соединены *P*- и *D*-самки одного вида, стрелки указывают на переход от *P*- к *D*-самке. Пунктирная линия со стрелкой указывает на общую тенденцию при переходе от *P* к *D*. Признаки, имеющие высокую степень корреляции с факторами, указаны около соответствующих осей.

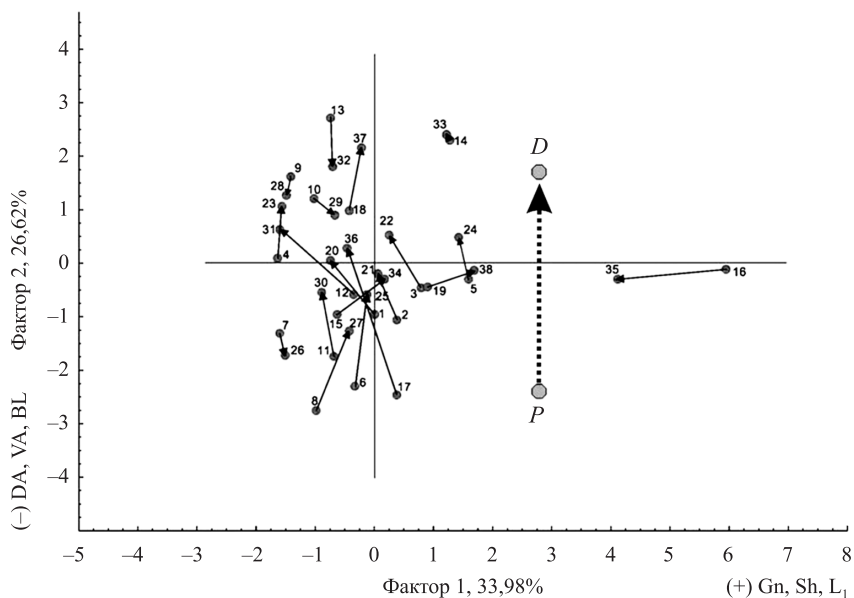


Рис. 4. Распределение *P*- и *D*-самок подсемейства Phylloscopinae по значениям 1-го и 2-го факторов

Условные обозначения как на рис. 3.

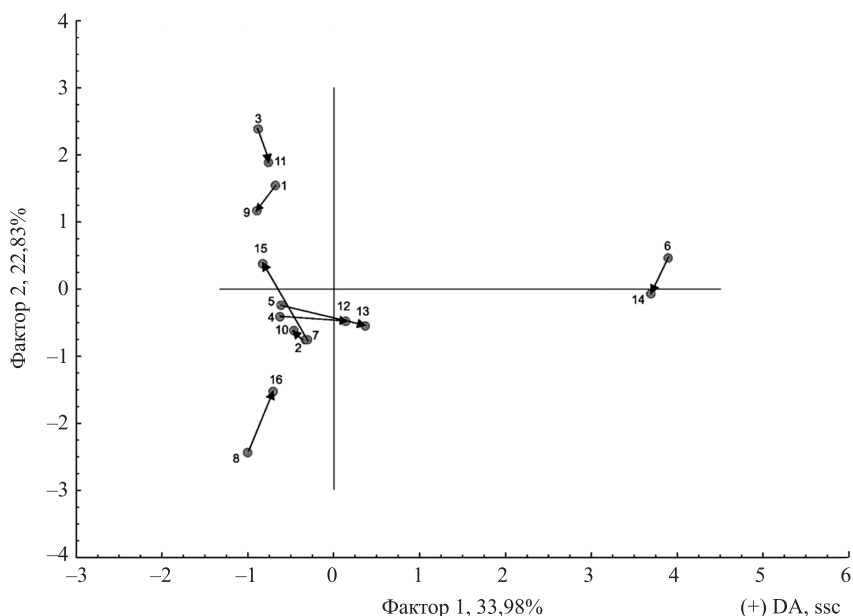


Рис. 5. Распределение *P*- и *D*-самок семейства Diptilomiopidae по значениям 1-го и 2-го факторов

Нумерация ОТЕ соответствует нумерации видов в табл. 1. Линиями соединены *P*- и *D*-самки одного вида, стрелки указывают на переход от *P* к *D*. Признаки, имеющие высокую степень корреляции с факторами, указаны около соответствующих осей.

удалось. Распределение по значениям факторов в трех других выборках (эриофиины, филлокоптины и диптиломиопиды) оказалось различным.

Подсемейство Eriophyinae (см. рис. 3). Распределение ОТЕ в этом подсемействе показало, что различия по данному комплексу признаков между *P*- и *D*-формами одного вида сопоставимы с межвидовыми различиями, а часто и значительно их перекрывают. Если соединить на рисунке линиями *P*- и *D*-формы одного вида, то можно отметить, что преобразования от *P* к *D* идут примерно в одинаковых направлениях и связаны с уменьшением числа колец опистосомы.

Подсемейство Phyllocoptinae (см. рис. 4). Морфологические преобразования большинства видов в основном связаны с увеличением числа колец опистосомы и размеров тела. Это направление совпадает с изменчивостью по 2-му фактору. Однако у некоторых видов такие преобразования имеют противоположное направление (виды 7, 9, 10, 13), либо практически отсутствуют (виды 14, 16).

Семейство Diptilomiopidae (см. рис. 5). Общих тенденций при переходе от *P*- к *D*-форме не прослеживается. Значительная часть изменений связана со 2-м фактором (длиной гнатосомы, и ног 1, числом вентральных полуколец). В этой выборке преобразования от *P* к *D* идут в разных, часто противоположных направлениях.

Таким образом, если в подсемействе Eriophyinae проявляются общие закономерности в морфологических преобразованиях, то в двух других группах (Phyllocoptinae и Diptilomiopidae) общей тенденции не наблюдается.

Примеры габитуальных изменений у дейтогинных самок в разных систематических группах. Для всего надсемейства Eriophyoidea характерно наличие большого

количества слабо различающихся видов, поэтому определение видовой принадлежности клещей всегда основывается на выборке. *P* и *D* одного вида иногда различаются между собой в той же степени, что и разные виды, и это неоднократно служило основанием для ошибочных описаний *P*- и *D*-форм как самостоятельных видов. В большинстве случаев различия между этими формами так же невелики, как и различия между самостоятельными видами. Большую роль в определении видов играет их габитуальное сходство или различие, а также такие качественные признаки, как рисунок дорсального щитка и эпигиния, характер пунктировки колец опистосомы. Резкие габитуальные различия между *P* и *D* встречаются не так уж часто, в качестве примеров можно привести такие виды, как *Tegonotus aesculifoliae* (К.), *Rhynophytoptus dudichi* Fark., *Rhyncaphytoptus ulmivagrans* К. Как правило, подобные различия характерны для открытоживущих клещей, в подсемействе Eriophyinae этого не наблюдается.

В подсемействе Eriophyinae при переходе от *P*- к *D*-форме мы видим общую тенденцию, которая заключается в уменьшении размеров тела (его укорочении), уменьшении числа дорсальных и вентральных полуколец опистосомы, исчезновении дорсальных микробугорков (если они были у *P*), сглаживании рисунка дорсального щитка. Никаких более сложных преобразований не наблюдается. Классическим примером такого рода изменений могут быть *P*- и *D*-самки у видов двух преобладающих родов этого подсемейства — *Aceria* и *Eriophyes* (рис. 6).

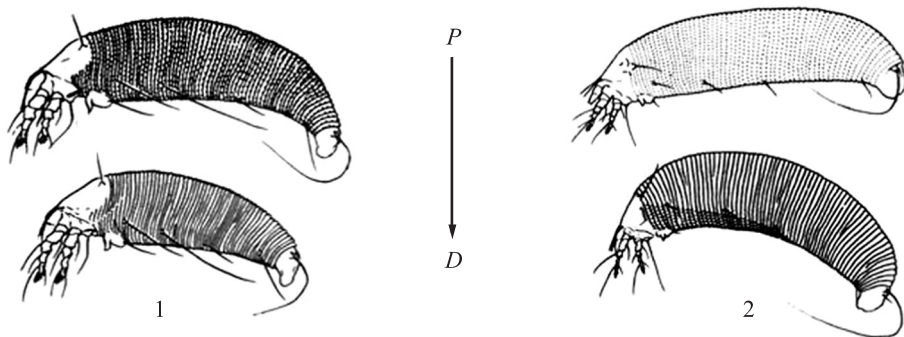


Рис. 6. *P*- и *D*-самки подсемейства Eriophyinae (скрытоживущие формы)
1 — *Eriophyes salicifoliae* Bagd.; 2 — *Aceria tristriata* (Nal.). (По: [3]).

В подсемействе Phyllocoptinae диапазон различий между *P* и *D* может быть минимальным (или вовсе отсутствовать), а может быть значительно шире, чем у эриофин. У ряда видов филлокоптин морфологические различия между *P* и *D* невелики, при этом у *D* наблюдается укорочение тела, но число спинных полуколец почти не уменьшается, либо даже немного увеличивается (*Aculus fockeui*, *A. cornutus*) при неизменном габитусе (рис. 7). Иногда увеличение числа спинных полуколец приводит к равнокольчатости опистосомы.

У некоторых же видов этого подсемейства *D*-форма так разительно отличается от формы *P*, что *P*- и *D*-самок можно ошибочно отнести не только к разным видам, но и к разным родам. Подобные преобразования характерны для многих открытоживущих филлокоптин, у которых *P* представляет собой форму более специализированную, с большей степенью дифференциации полуколец, а *D* — более простую, близкую

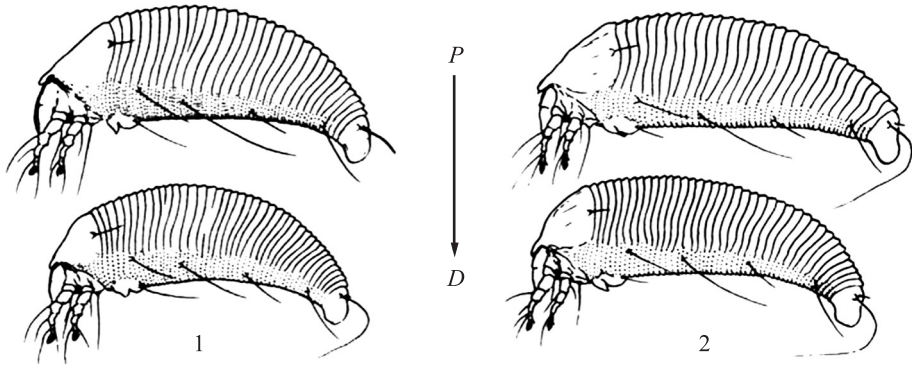


Рис. 7. P- и D-самки подсемейства Phyllocoptinae:
1 — *Aculus fockeui* (Nal.); 2 — *A. cornutus* (Banks). (По: [3]).

к нимфе (у большинства видов филлокоптин равнокольчатые нимфы). Как пример, можно привести вид *Oxypleurites neocarيناتus* К., 1939, D-самка которого была описана ранее как *Phyllocoptes aesculifoliae* К., 1938 (рис. 8), или вид *Calepitrimerus bailey* К., 1938, D-самка которого была описана как *Phyllocoptes aphrastus* К., 1940.

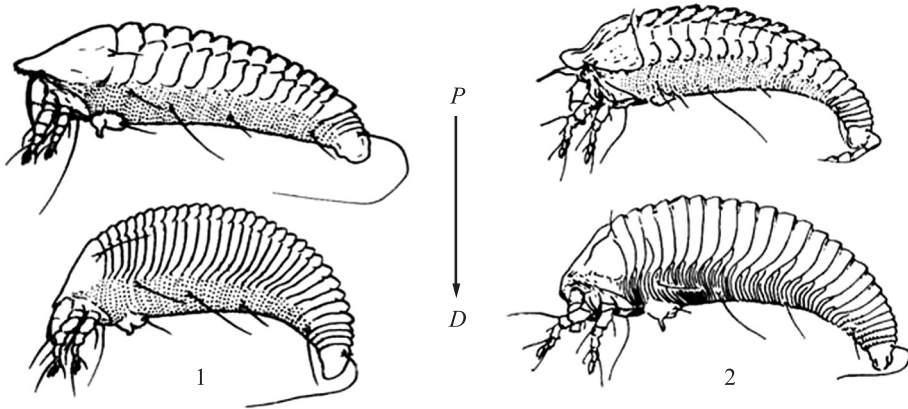


Рис. 8. P- и D-самки (менее сложная форма) подсемейства Phyllocoptinae:
1 — *Tegonotus aesculifoliae* (К.); 2 — *Antocoptes cornicola* (Bagd.). (По: [1, 3]).

Однако среди филлокоптин встречаются примеры, когда преобразования при переходе от P к D идут в противоположном направлении (рис. 9) — у D уменьшается число дорсальных полуколец и усиливается дифференциация между дорсальными и вентральными полукольцами, и D приобретает более «открытоживущий» габитус. Таким образом, в подсемействе Phyllocoptinae не наблюдается таких однонаправленных изменений, как у эриофиин, однако преобладающей тенденцией является приобретение D-самкой черт, присущих скрытоживущим клещам из подсемейства Eriophyuinae.

Все приведенные выше примеры касаются преобразований, характерных для открытоживущих филлокоптин, однако далеко не все представители этого подсемейства

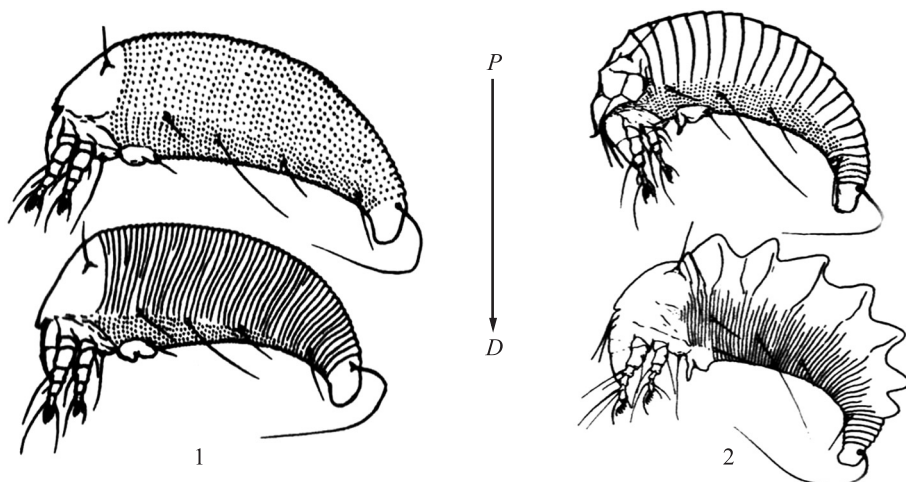


Рис. 9. P- и D-самки клещей подсемейства Phyllocoptinae:
1 — *Phyllocoptes abaenus* K.; 2 — *Vasates unguiculatus* (Nal.). (По: [3]).

живут открыто — некоторые из них, сохранившие свой «открытоживущий» габитус, могут образовывать на растении войлочники или закручивание края листа (как, например, многие виды рода *Aculus*). К сожалению, у филлокоптин-галлообразователей морфология летних и зимних самок не изучена в достаточной степени, и выяснить, какие морфологические преобразования происходят в течение их жизненного цикла, пока не представляется возможным.

Картину, сходную с описанными выше, можно видеть и на примере представителей подсемейства Cecidophyinae (сем. Eriophyidae) (рис. 10). Например, у открытоживущего вида *Coptophylla lamimani* при переходе к форме D число дорсальных полуколец увеличивается, в то время как число вентральных не меняется, и в результате соотношение между дорсальными и вентральными полукольцами изменяется от 1:5 или 1–6 у P до 1:2 или 1–3 у D-самок, что характерно и для большинства филлокоптин. У скрытоживущего вида *Colomerus vitis* напротив, у D-самки число дорсальных полу-

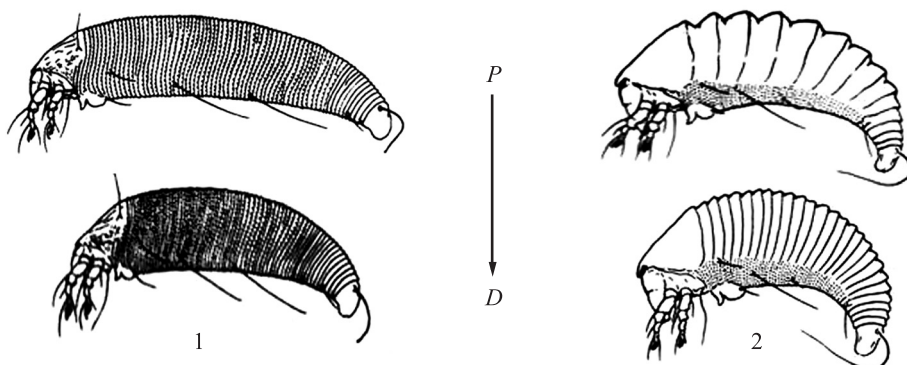


Рис. 10. P- и D-самки подсемейства Cecidophyinae:
1 — *Colomerus vitis* (Pgst) (скрытоживущая форма); 2 — *Coptophylla lamimani* (K.) (открытоживущая форма). (По: [3]).

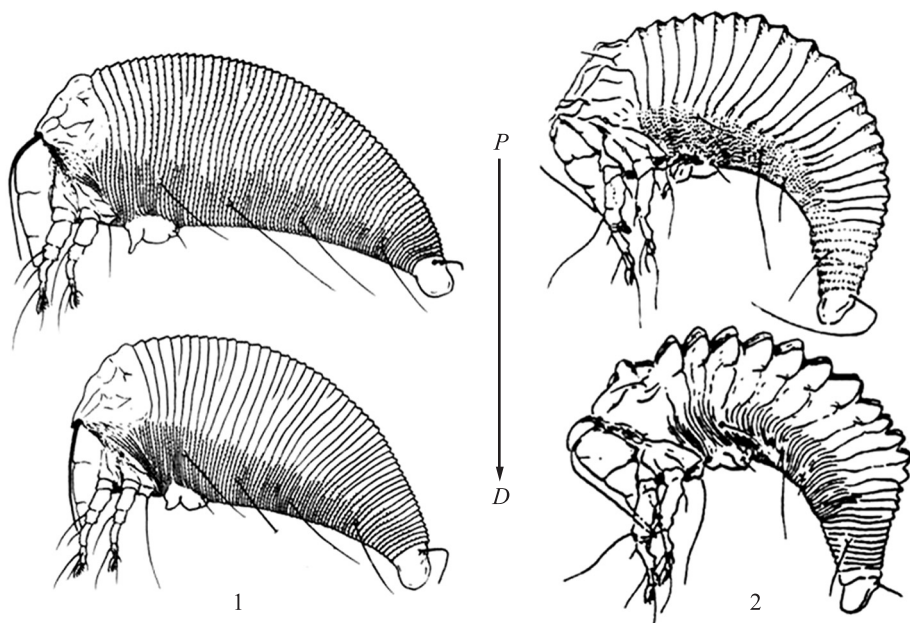


Рис. 11. P- и D-самки семейства Diptilomiopidae:

1 — *Rhinophytoptus gigantorhynchus* (Nal.); 2 — *Rhincaphytoptus ulmivagrans* K. (По: [1, 3]).

колец уменьшается и имеет сходство с D-самками представителей подсемейства Eriophyinae.

В семействе Diptilomiopidae жизненные циклы видов почти не изучены, данных по морфологии P- и D-самок очень мало. Однако по имеющимся данным можно судить, что для P- и D-самок этой группы характерны резкие различия, сводящиеся в основном к большей дифференциации тергитов и стернитов у D-самок, благодаря уменьшению у них числа дорсальных полуколец и увеличению числа вентральных (рис. 11).

Обсуждение результатов исследования

При переходе от P к D у многих видов морфологические преобразования сходны с теми, которые происходили в процессе эволюции при переходе четырехногих клещей от скрытого к открытому образу жизни. Ранее нами было высказано предположение, что переход клещей к открытому образу жизни мог бы быть обратимым процессом, т. е. потомки открытоживущих клещей могли вновь стать скрытоживущими, и наоборот [7]. Таким образом, в ходе эволюции неоднократно наблюдалась смена разных жизненных форм [9]. Поэтому можно предположить, что преобразования, приводящие к появлению D-форм, являются наследием эволюционных процессов, происходивших в прошлом при переходе клещей от одного образа жизни к другому, а D-самка — формой, сохранившей внешнее сходство с предковым видом. Наличие у филлокоптин равнокольчатой нимфы также может служить косвенным доказательством этого предположения.

В разных группах четырехногих клещей морфологические преобразования могут проходить разными путями. У скрытоживущих клещей из семейства Eriophyidae у D обычно происходит уменьшение числа дорсальных полуколец и утрата различных

скульптурных образований (микробугорки, ребрышки на щитке), имевшихся у *P*. У открытоживущих форм из семейства Eriophyidae (филлокоптин, открытоживущих цецидофиин) часто происходит увеличение дорсальных полуколец вплоть до утраты разделения на тергиты и стерниты, а также исчезновение у *D* различных образований, усложняющих внешнюю организацию (боковые выступы тергитов, дорсальные гребни и т. д.), т. е. происходит упрощение внешней организации, а иногда — приближение ее к таковой у нимфы. У открытоживущих форм из семейства Diptilomiopidae, как правило, происходит более резкая дифференциация дорсальных и вентральных полуколец, сопровождающаяся небольшим уменьшением числа тергитов и увеличением числа стернитов, поэтому *D* у них часто представлена более специализированной формой.

Возможно, процесс морфологических преобразований при переходе от протогинной формы к дейтогинной является наследием эволюционных процессов, проходивших в прошлом, в основе которых лежал переход клещей от скрытого образа жизни к открытому и наоборот. Эти изменения вполне могли быть связаны с глобальными климатическими и геоморфологическими изменениями в истории Земли. Вероятно, в некоторых случаях, мы можем иметь дело с целыми цепочками преобразований жизненных форм клещей, состоящих из разных по своему направлению этапов, например:

1) скрытоживущие → скрытоживущие, 2) скрытоживущие → открытоживущие, 3) открытоживущие → скрытоживущие, 4) открытоживущие → открытоживущие.

В первом из вариантов видообразование могло происходить без выхода клещей из галлов (виды рода *Eriophyes*), во втором варианте должна была иметь место смена местообитаний клещей и переход их к жизни на поверхности листьев (виды подсемейства Phyllosoptinae), в третьем — возвращение открытоживущих клещей в галлы или почки (некоторые виды родов *Aculus* и *Aceria*), в четвертом видообразование могло происходить без перехода открытоживущих форм к скрытому образу жизни (большинство видов подсемейства Phyllosoptinae и виды семейства Diptilomiopidae, которые, будучи уже филлокоптоидными обитателями поверхности листьев, перешли к иному по сравнению с филлокоптинами способу питания благодаря сильному удлинению гнатосомы).

Таким образом, в процессе эволюции для скрытоживущих эриофиид были возможны варианты 1-й и 2-й, для открытоживущих — 3-й и 4-й, а для диптиломиопид наиболее вероятным мог бы быть только 4-й. Возможно, дальнейшие исследования филогенетических отношений в этих группах смогут приблизить нас к решению этой задачи.

Заключение

Итак, термин «дейтогинная самка» в настоящий момент является расплывчатым и неопределенным. В литературе чаще всего этот термин относят к диапаузирующим зимующим самкам, которые отличаются от летних самок формой или окраской.

Некорректно рассматривать морфологические преобразования при переходе от протогинных к дейтогинным формам только как адаптивные, т. к. у многих открытоживущих клещей эти преобразования могут идти в противоположных направлениях. Возможно, процесс морфологических изменений при переходе от протогинной формы к дейтогинной может быть наследием имевших место в прошлом эволюционных преобразований.

Литература

1. Keifer H. H. Eriophyid studies XII // Bulletin Calif. Dept. Agric. 1942. Vol. 31 (3). P. 117–129.
2. Manson D. C. M., Oldfield G. N. Life forms, Deuterogyny, Diapause and Seasonal Development // Eriophyoid mites. Their biology, natural enemies and control / ed. by E. E. Lindquist, M. W. Sabelis, J. Bruin. Amsterdam (The Netherlands): Elsevier science publ., 1996. Vol. 6. P. 173–183.
3. Багдасарян А. Т. Эриофиоидные клещи плодовых деревьев и кустарников Армении. Ереван: Изд. АН Арм. ССР, 1981. 200 с.
4. Farkas H. K. Uber die Eriophyiden (Acarina) ungarus 1 // Acta Zool. Acad. Sci. Hung. 1960. Vol. 6. P. 318–319.
5. Farkas H. K. On the Eriophyids of Hungary // Acta Zool. Acad. Sci. Hung. 1963. Vol. 9. P. 244–246.
6. Keifer H. H. Eriophyid mites of California // Bull. Calif. Dept. Insect survey. 1952. Vol. 2 (1). 123 p.
7. Сухарева С. И. Семейство Phytoptidae Murray, 1877 (Acari, Tetrapodili), его состав, структура и возможные пути эволюции // Acarina. 1994. Vol. 2 (1–2). С. 47–72.
8. Багнюк И. Г., Сухарева С. И., Шевченко В. Г. Анализ рода *Trisetacus* Keifer как ключевого в семействе Nalepellidae Riv. (Acari, Tetrapodili) // Acarina. 1995. Vol. 3 (1–2). С. 31–65.
9. Багнюк И. Г., Сухарева С. И., Шевченко В. Г. Основные направления эволюции четырехногих клещей (Acari: Tetrapodili) на примере семейств Pentasetacidae Shev., Nalepellidae Roiv. и Phytoptidae Murray // Acarina. 1998. Vol. 6 (1–2). С. 59–76.

Статья поступила в редакцию 13 сентября 2012 г.