

© ACARINA, 1994

**СЕМЕЙСТВО PHYTOPTIDAE MURRAY, 1877
(ACARI, TETRAPODILI), ЕГО СОСТАВ, СТРУКТУРА И
ВОЗМОЖНЫЕ ПУТИ ЭВОЛЮЦИИ**

**FAMILY PHYTOPTIDAE MURRAY, 1877
(ACARI, TETRAPODILI), ITS CONSISTING, STRUCTURE AND
SUGGESTED WAYS OF EVOLUTION**

**С.И. Сухарева
S.I. Sukhareva**

Биологический научно-исследовательский институт Санкт-Петербургского Университета, Санкт-Петербург, Старый Петергоф, Россия 1198904.

Biological Research Institute of St.Petersburg University. St.Petersburg, Old Peterhof, Russia 198904.

Ключевые слова: скрытоживущие клещи, открытоживущие клещи, предковые признаки, корреляционный и факторный анализы, двудольные, однодольные, сопряженная эволюция.

Key words: gall-living mites, free-living mites, ancestral features, morphological analysis, feature correlations, Monocotyledons, Dicotyledons, coevolution.

РЕЗЮМЕ

В настоящее время семейство Phytoptidae насчитывает 42 вида. Представители этого семейства обладают рядом консервативных признаков (4 щетинки на дорсальном щитке, наличие щетинок *s.sd.* и тиббиальной шпоры) и связаны исключительно с покрытосеменными растениями, причем преимущественно с однодольными. Большая часть семейства представлена длинными червеобразными равнокопчатными клещами. Эта часть семейства связана с растениями из подкласса Liliidae. Меньшая часть представлена мелкими короткими веретеновидными формами и связана с растениями из подкласса Arecidae. На двудольных встречаются клещи и того, и другого габитусов.

S.I.Sukhareva

Проведен корреляционный и факторный анализ 22-х морфологических признаков для 40 видов клещей. Выявлена высокая степень корреляции предковых признаков с признаками, обуславливающими червеобразную форму тела.

Возможно, современные представители семейства Phytoptidae - остаток древней фитоптоидной фауны, распространенной некогда на всех покрытосеменных. Это семейство лучше всего сохранилось и продолжало эволюционировать на однодольных. На двудольных же оно представлено лишь небольшим количеством видов.

ABSTRACT

In the present time family Phytoptidae includes 42 species. Its members have several archaic features (four setae on the dorsal shield, the presence of s.sd. and tibial spur) and are exclusively connected with angiospermous plants, mainly with the monocotyledons. Most representatives of this family are wormlike elongate mites with homogeneous abdominal rings. This group is related with host-plants of the subclass Liliidae. The minority are short fusiform mites connected with host-plants of the subclass Arecidae. Mites from the dicotyledonous plants are found among the representatives of both groupings.

The analysis of 22 morphological features of 40 species was done which included the correlation analysis and the features analysis. The correlation analysis shows the high correlation of the ancestral features with characters connected with the wormlike habitus.

Probably, the extantl representatives of this family are the remains of the ancestor phytoptoid fauna that used to live on all angiosperms. At the present time this family is well preserved on the Monocotyledonous plants, where it continued to evolve. On the Dicotyledons it is represented now only by few species.

BRIEF ENGLISH VERSION

The families Pentasetacidae, Phytoptidae and Nalepellidae possess some archaic morphological features, such as, in particular, the complet set of the dorsal setae. Investigation of these families is important for the elucidation of the evolutive tendencies in the suborder Tetrapodili.

Consisting, structure and evolution of Phytoptidae

In the fam. Phytoptidae, 42 species are known of mites occupying various Angiospermous plants (Table 1). The greater part of them (24 species) are inhabitants of the Monocotyledonous plants, mainly the sedges and the palms. Such specialization shows the connection of long standing between the mites and their host-plants.

MATERIAL AND METHODS

The variability of some morphological features of 40 phytoptid species was investigated. In total, 43 operational taxonomic units (OTU's) were studied. 22 features of greatest importance for the specific diagnosis were examined. These included: 1) length of *s.d.*2; 2) length of *s.d.*1; 3) length of the body; 4) length of the rostrum; 5) direction of the rostrum (1- forward, 2- forward and downward, 3- downward); 6) length of forelegs; 7) length of the tibia; 8) length of the tarsus; 9) length of the feather claw; 10) number of empodial rays; 11) number of the abdominal rings; 12) length of *s.sd.*; 13) width of the female genital coverflap; 14) length of the female genital coverflap; 15) length of the genital setae; 16) length of the dorsal shield; 17) the extension of the median line, from 1 (short) to 3 (complete); 18) extent of the admedian line (likewise, from 1 to 3); 19) extent of the submedian line (from 1 to 3); 20) number of the rings of the telosoma; 21) presence or absence of the foretibial spur (1 or 0); 22) presence or absence of the anterior lobe of the shield.

RESULTS OF THE MORPHOLOGICAL VARIABILITY INVESTIGATION

1. Correlations of the morphological features

The features composing the correlative groups (Fig.1) were indicated. The simultaneous presence of *s.d.*1, *s.d.*2, *s.sd.* and the foretibial spur can be considered as the ancestral set of features. These features are closely connected with elongate wormlike body. The increased shield dimensions, the downward declination of the rostrum and the appearance of the anterior lobe are connected features contributing to the strengthening of the anterior part of the body. These features are included in the correlative group 3, and they have negative correlations with the group 1, containing the ancestral features.

Thus we have two groups of features in the family Phytoptidae, which belong to the two different life forms of the mites. One of them represents the mites having wormlike body with many abdominal rings. Their rostrum is directed forwards, and their shield has the sculptural pattern as shown in Fig. 2a. The other one represents the mites having fusiform body with few abdominal rings. They have the large shield and the rostrum curved down (Fig. 2b,c). The former life form is characteristic of the mites living in the closed spaces. The other is typical of the mites living on the open surface of various parts of the host-plant.

The species of the genus *Phytoptus* living on the sedges have the largest set of ancestral characters. These species have elongate wormlike body, long **s.sd.** and the foreleg spur. Two species of the genus *Novophytoptus* also belong to this morphotype. They also have an elongate body, but lost **s.sd.** and the spur. The species living on the palms have, on the contrary, the fusiform body with large tergites. These species (genera *Acathrix*, *Mackiella*, *Propilus* and *Retracrus*) tend to lose the spur and **s.sd.** Besides, the species of the genus *Propilus* lost the **s.d.2**, but their **s.d.1** are still preserved.

The mites from the Dicotyledons are more heterogeneous. In these group we have the wormlike mites (species of the genera *Phytoptus* and *Anchiphytoptus*) and the fusiform mites with few dorsal abdominal rings (genera *Austracus* and *Sierraphytoptus*).

2. Factor analysis

To examine the integrated features variability, the factor analysis was used (as one of the multivariate methods). We observed the factor weights of the features and the distribution of the factor scores of the examined species in the space of first two factors. The first factor had 28.8% of variance, the second 15.9%.

The 1st factor weights show the high positive correlation for such features as the number of the abdominal rings and of those of the telosome, the length of the body, the shield sculptural pattern, the length of **s.sd.**, and the high negative correlation for the length of the shield, the curving of the rostrum, the presence of the shield anterior lobe. We can consider this factor as a "conservative features" factor.

The second factor shows a high positive correlation between the size of the shield and epigyne, and such a feature as the downward curving of the rostrum, typical for the free-living forms. Thus we can consider this factor as a "derived features" factor.

Consisting, structure and evolution of Phytoptidae

Further, the distribution of the factor scores of the phytoptid species on the plot of first two factor was studied. The space of the high positive scores of the 1st factor is occupied by the species from Liliidae, the space of its high negative scores, by the mites from the palms. The interval between them is occupied by the mites from angiosperms. So, the variability between these groups has the same direction as the axis of the first factor. The distribution of the second factor scores shows a different picture. In this case we have a great variability of the mite morphology within each of the reference groups.

DISCUSSION OF THE RESULTS

The above overview of the family Phytoptidae shows that some part of the species have lost the conservative features such as the *s.sd.* and the foreleg spur, sometimes *s.d.2*, *s.d.1* being preserved. This phenomenon is often connected with a reduction of the number of abdominal rings and with their differentiation into tergites and sternites. This is often linked with the rostrum curved downwards and with the appearance of the anterior lobe of the shield above its basis. The Phytoptid mites with such general body form are absent among those living on Liliidae.

These mites live within confined spaces (in the buds, galls, rolled juvenile leaves of Monocotyledons). This group from the Monocots continued its evolution and produced the new wormlike elongate forms without *s.sd.*, the function of *s.sd.* being compensated by the long *s.d.2* (genus *Novophytoptus*).

The inhabitants of the Dicotyledons are a more heterogeneous group than those of the Monocotyledons. In this group we have the representatives of two life forms. Moreover, the wormlike mites from Dicotyledons have some morphological differences from similar mites from the Monocotyledons. These differences are: the presence of the foreleg spur and the diminution of *s.d.2* (features negatively connected with the wormlike body and homogeneous abdominal rings) (Fig. 2). One can suppose that the wormlike habitus might be acquired by them again, when their ancestors changed the life on the open surfaces of the plants for the life within confined spaces.

For example, we can suppose that the species *Phytoptus avellanae* belongs to the "secondarily homogeneous-ringed" mites. These mites have complex life cycle. They have two forms of second nymphs. One of

them, developing within the "big buds", has narrow abdominal rings, like the females (Fig.5a). They grow into females who leave the buds in spring and lay eggs on leaf undersurfaces. The first nymphs from these eggs become "tegonotus-like" second nymphs having the broad tergites. They are found on the leaf surface, and grow into the ordinary female which migrate to new tree buds. This species may originate from some free living ancestor, and its wormlike habitus might be secondary, with reduced foreleg spur.

This example shows that the evolutionary process of the change of the wormlike life form for the fusiform one and vice versa is reversible. Meanwhile, the new wormlike forms differ from the original ones in having a whole series of new formations.

The fluency of these transformations is confirmed by the presence, in the life cycles of most species of two forms of females, the deutogyneous and the protogyneous one. One of these forms (more often protogyneous) tends to acquire some features of the free living life form.

Based on the above information about the ancestral features and their correlation with other features as well as on the phylogenetic relationships between the host-plants, we can suppose that the original habitus of members of this family might be like that of phytoptids from the Liliidae.

STAGES OF THE CONNECTED EVOLUTION OF THE PHYLOPTID MITES AND THE ANGIOSPERMS

Looking through the evolution of the Monocots [Goldberg, 1989], we can trace the divergence of the family Phytoptidae which follows the divergence of the host-plants (Fig.6). On the plants of the order Arecales, we discover a group of the phytoptid species early branching from the general trunk, acquiring fusiform habitus, often with the **s.sd.** and **s.d.2** lost, but with the preservation of such a conservative feature as **s.d.1**.

The species of the family Phytoptidae living on the plants of the orders Liliales, Juncales, Cyperales, and Poales chose the way of conservation the wormlike body; in particular, on the Cyperales and Poales they are represented by the species with the more wormlike habitus, without **s.sd.** (the species of the genus *Novophytoptus*). The presence of these species on the cereals and on the sedges makes it possible to suppose that the orders Cyperales and Poales had common origin.

Consisting, structure and evolution of Phytoptidae

The information about the mites inhabiting the plants included in the group of orders forming the left upper branch in Fig.6 is of interest. As for the phytoptid mites living on the Dicots, they are connected with three subclasses: Hamamelididae, Dilleniidae, and Rosidae. These mites are not known from the representatives of the subclass Magnoliidae, despite the fact that the latter is more ancient. The Phytoptids are also not known from the more advanced subclasses like Lamiidae, Asteridae, Ranunculidae and Caryophyllidae.

CONCLUSION

The family Phytoptidae represents one of the early evolution stages of the four-legged mites, being connected exclusively with the angiospermous plants. Probably, the “quadrisetigerous” ancestors of the contemporary Phytoptidae inhabited all angiosperms, until the new “bisetigerous” and “asetose” forms appeared. On the Monocots this family had more opportunities for further evolving, so that at present far more the species live on these plants than on the Dicots.

ВВЕДЕНИЕ

К настоящему времени в подотряде Tetrapodili насчитывается пять семейств [Бочек, Дэвис, Шевченко, 1989]. Три из них – Pentasetacidae, Phytoptidae и Nalepellidae – обладают большим количеством архаических признаков, из которых главным можно считать более полное число щетинок дорсального щитка. Изучение этих семейств очень важно для выяснения эволюционных тенденций внутри подотряда.

В семействе Phytoptidae, анализу которого посвящена настоящая работа, сейчас известно 42 вида. Как видно из приведенного списка представителей этого семейства (табл.1), большая их часть - 24 вида - обитатели однодольных, причем преимущественно осок и пальм. Такая специализация уже сама по себе говорит о давних связях клещей со своими растениями-хозяевами. Картина распределения признаков у современных видов этого семейства является результатом тех морфологических изменений, которые происходили в процессе сопряженной эволюции клещей и растений. Для выявления возможных этапов такой эволюции нами был проделан анализ

Table 1.

Виды клещей	Растения-хозяева	Литературные источники
<i>Acathrix trymatus</i>	<i>Cocos nucifera</i> L. (Arecidae)	Keifer, 1962
<i>Anchyphytoptus beeri</i>	<i>Beaucarnea stricta</i> Lem. (Liliidae)	Keifer, 1957
<i>A. chamaebatia</i>	<i>Chamaebatia foliosa</i> Benth. (Rosidae)	Keifer, 1975a
<i>A. giganticus</i>	<i>Cyperus rotundus</i> (Liliidae)	Mohanasundaram, 1974
<i>A. lineatus</i>	<i>Cercocarpus ledifolius</i> Nutt. (Rosidae)	Keifer, 1952
<i>Austracus havrilenkonis</i>	<i>Nothophagus dombeyi</i> (Mirbel) (Hamamelididae)	Keifer, 1944
<i>Mackiella borassis</i>	<i>Borassus flabellifer</i> Lim. (Arecidae)	Mohanasundaram, 1974
<i>M. phoenicis</i>	<i>Phoenix dactyloides</i> L. (Arecidae)	Keifer, 1939
<i>Novophytoptus rostratae</i>	<i>Carex ampullacea</i> Good., <i>C. inflata</i> Sut., <i>C. rostrata</i> Stok. (Liliidae)	Roivainen, 1947
<i>N. stipae</i>	<i>Stipa speciosa</i> Trin. et Rupr. (Liliidae)	Keifer, 1962
<i>Phytoptus aquatilis</i>	<i>Carex aquatilis</i> WG (Liliidae)	Roivainen, 1950
<i>P. avellanae</i>	<i>Corylus avellana</i> L. (Hamamelididae)	Nalepa, 1889
<i>P. crinitus</i>	<i>Trichocladus crinitus</i> (Thunb.) Pers. (Hamamelididae)	Smith Meyer, 1991
<i>P. cylindricus</i>	<i>Carex brunnescens</i> (Pers.) Poir.	Roivainen, 1951
<i>P. corniseminis</i>	<i>Cornus nuttalli</i> Aud. (Rosidae)	Keifer, 1939
<i>P. dehesae</i>	<i>Carex goodenowii</i> Gay.	Roivainen, 1953
<i>P. dentatae</i>	<i>Curtisia dentata</i> (Burm. f.) C. A. Sm. (Rosidae)	Smith Meyer, 1991
<i>P. ellipticus</i>	<i>Trichocladus ellipticus</i> Eckl. e. Zeyh. (Hamamelididae)	Smith Meyer, 1991
<i>P. garryana</i>	<i>Garrya elliptica</i> Dougl. (Rosidae)	Keifer, 1954
<i>P. hedericola</i>	<i>Hedera helix</i> L. (Rosidae)	Keifer, 1943

Consisting, structure and evolution of Phytoptidae

Таблица 1.
Распределение клещей сем. Phytoptidae по растениям-хозяевам
Species of the fam. Phytoptidae and their host-plants

Виды клещей	Растения-хозяева	Литературные источники
<i>P. hirtae</i>	<i>Carex hirta</i> L.	Roivainen, 1950
<i>P. leucotonis</i>	<i>Leucothoe davisiae</i> (Dilleniidae)	Keifer, 1963
<i>P. liroi</i>	<i>Carex panicea</i> L.	Roivainen, 1947
<i>P. maritimus</i>	<i>Scirpus maritimus</i> L. (Liliidae)	Roivainen, 1950
<i>P. monthaliensis</i>	<i>Schotia brachypetala</i> Sond. (Rosidae)	Smith Meyer, 1991
<i>P. montanus</i>	<i>Carex subfusca</i> Boott.	Keifer, 1954
<i>P. niloticus</i>	<i>Imperata cylindrica</i> (L.) (Liliidae)	Abou-Awad, 1981
<i>P. oculatus</i>	<i>Carex</i> sp.	Smith, 1977
<i>P. rigidus</i>	<i>Carex rigida</i> Good.	Roivainen, 1950
<i>P. rotundus</i>	<i>Tilia rotunda</i> (Dilleniidae)	Hall, 1967
<i>P. rufensis</i>	<i>Luzula rufa</i> Edgar (Liliidae)	Manson, 1970
<i>P. swalesi</i>	<i>Carex lugens</i> Holm.	Keifer, 1966
<i>P. swazilandicus</i>	<i>Trichocladus grandiflorus</i> Oliv. (Hamamelididae)	Smith Meyer, 1991
<i>P. tetratrichus</i>	<i>Tilia cordata</i> L. (Dilleniidae)	Nalepa, 1891
<i>P. yuccae</i>	<i>Yucca glauca</i> Nutt. (Liliidae)	Keifer, 1954
<i>Propilus gentyi</i>	<i>Aiphanes</i> sp. (Arecidae)	Keifer, 1975a
<i>P. spinosus</i>	<i>Aiphanes</i> sp. (Arecidae)	Keifer, 1975b
<i>Prothrix aboula</i>	неизвестно	Keifer, 1965a
<i>Retracrus elaeis</i>	<i>Elaeis guineensis</i> Jacq. (Arecidae)	Keifer, 1975a
<i>R. johnstoni</i>	<i>Chamaedorea</i> sp. (Arecidae)	Keifer, 1965b
<i>Sierraphytoptus alnivagrans</i>	<i>Alnus tenuifolia</i> (Hamamelididae)	Keifer, 1939
<i>S. setiger</i>	Виды рода <i>Fragaria</i> (Rosidae)	Nalepa, 1894

межвидовой изменчивости признаков и корреляционной зависимости между ними.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для сравнительного исследования признаков послужили описания 40 видов фитоптид (виды *Phytoptus aquatilis* и *P. hirtae* не были включены из-за недостатка данных в описаниях этих видов). Для *P. avellanae* и *Sierraphytoptus setiger* отдельно рассмотрены признаки протогинных и дейтогинных самок [Багдасарян, 1981]. Кроме того, были использованы данные Кифера [Keifer, 1940] по *Phytoptus avellanae* из Калифорнии.

Таким образом, мы располагали 43-мя операбельными таксономическими единицами (ОТЕ). Было рассмотрено 22 наиболее существенных для видовой диагностики признака*: 1) длина второй пары дорсальных щетинок (s.d.2); 2) длина первой пары дорсальных щетинок (s.d.1); 3) длина тела; 4) длина рострума; 5) направление рострума (этот признак зашифрован следующим образом: 1 — рострум направлен вперед, 2 — вперед и вниз, 3 — вниз); 6) длина ног I; 7) длина голени; 8) длина лапки; 9) длина коготка; 10) число лучей перышка; 11) число дорсальных полуколец; 12) длина субдорсальных щетинок (s.sd.); 13) ширина эпигиния; 14) длина эпигиния; 15) длина генитальных щетинок; 16) длина дорсального щитка; 17) протяженность медиальной линии: градации от 1 (короткая) до 3 (полная); 18) протяженность адмедиальных линий (от 1 до 3); 19) субмедиальных линий (от 1 до 3); 20) число колец телосомы**; 21) наличие или отсутствие шпоры на голени; 22) наличие или отсутствие фронтального выроста дорсального щитка.

Исходные данные обработаны с применением одномерной статистики, корреляционного и факторного анализа.

* Таксономическая ценность признаков была рассмотрена нами ранее на примере четырехногих клещей со знаков [Сухарева, 1992].

** Задний отдел опистосомы четырехногих клещей, расположенный за s.v.3, как правило, не подразделяющийся на дорсальные и вентральные полукольца [Jeppson, Keifer, Baker, 1975].

РЕЗУЛЬТАТЫ

1. Корреляционная структура признаков

Корреляционный анализ позволил выявить наиболее тесно связанные друг с другом признаки, составляющие корреляционные плеяды (рис.1).

Ядро наиболее крупной из этих плеяд (1) представлено признаками, характеризующими вытянутость тела (длина и кольчатость). С этими признаками высокую положительную корреляцию имеет длина *s.sd.* и в меньшей степени длина *s.d.1.* с которой в свою очередь связана *s.d.2.* Периферию этой плеяды составляют такие признаки, как длина и вооружение конечностей, размеры эпигиния и длина рострума. С рассмотренной группой признаков положительные связи имеет плеяда 2, включающая признаки, характеризующие рисунок щитка.

Сильные отрицательные связи с плеядой 1 имеет плеяда 3, в которую входят такие признаки, как длина дорсального щитка,

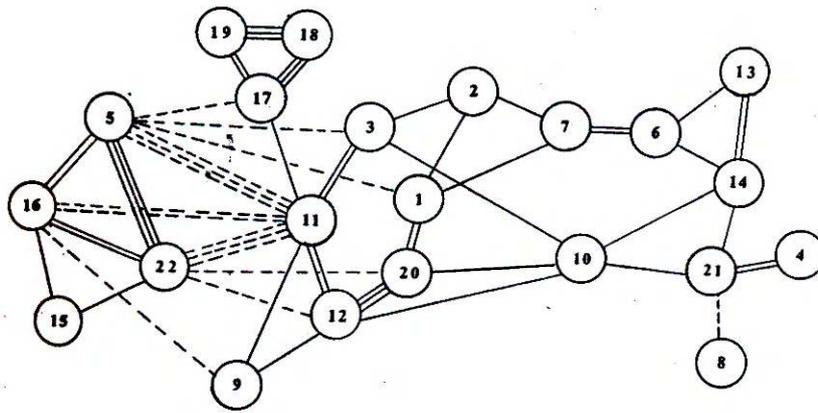


Рис.1 Корреляционные связи 22-х признаков 43-х ОТЕ сем. Phytoptidae. Сплошной линией изображены положительные корреляции, пунктирной — отрицательные. Одинарная линия соответствует $r=0,35 - 0,49$, двойная — $r= 0,50-0,69$, тройная — $r > 0,70$. Нумерация признаков приводится в тексте.

Fig.1 Correlative relations of 22 features of 43 OTU's the Phytoptid family. Solid line indicate positive correlations, the dotted line — negative correlations. Single line demonstrate $r=0,35-0,49$, double line — $r= 0,50-0,69$, triple line — $r > 0,70$. The numeration of the features is given in the text.

наличие фронтального выроста и изгибание рострума книзу. Более слабую отрицательную связь с плеядой 3 имеет плеяда 2.

Для того, чтобы разобраться в том, какое биологическое значение имеют рассматриваемые признаки и их коррелятивные связи, обратимся вновь к характеристике семейства Phytoptidae. Основными признаками семейства являются: две пары дорсальных щетинок, субдорсальные щетинки и шпоры на голеньях. Однако у некоторых фитоптид один или оба последних признака могут отсутствовать. Что же касается дорсальных щетинок, то их число тоже может подвергаться редукции, но в этом случае тенденцию к утрате обнаруживают только **s.d.2** (роды *Acathrix* и *Propilus*).

Так как в пределах подотряда Tetrapodili наблюдается сокращение числа дорсальных щетинок до одной пары **s.d.2** или даже до полного их исчезновения, а также и редукция **s.sd.**, то одновременное присутствие **s.d.1** и **s.d.2** можно считать предковым признаком. В нашем случае эти признаки положительно коррелируют с признаками, характеризующими вытянутость тела клеща; иными словами, наличие и длина **s.d.1**, **s.d.2** и в первую очередь **s.sd.** тесно связаны с червеобразной формой тела. С этими признаками положительно связано и наличие шпоры.

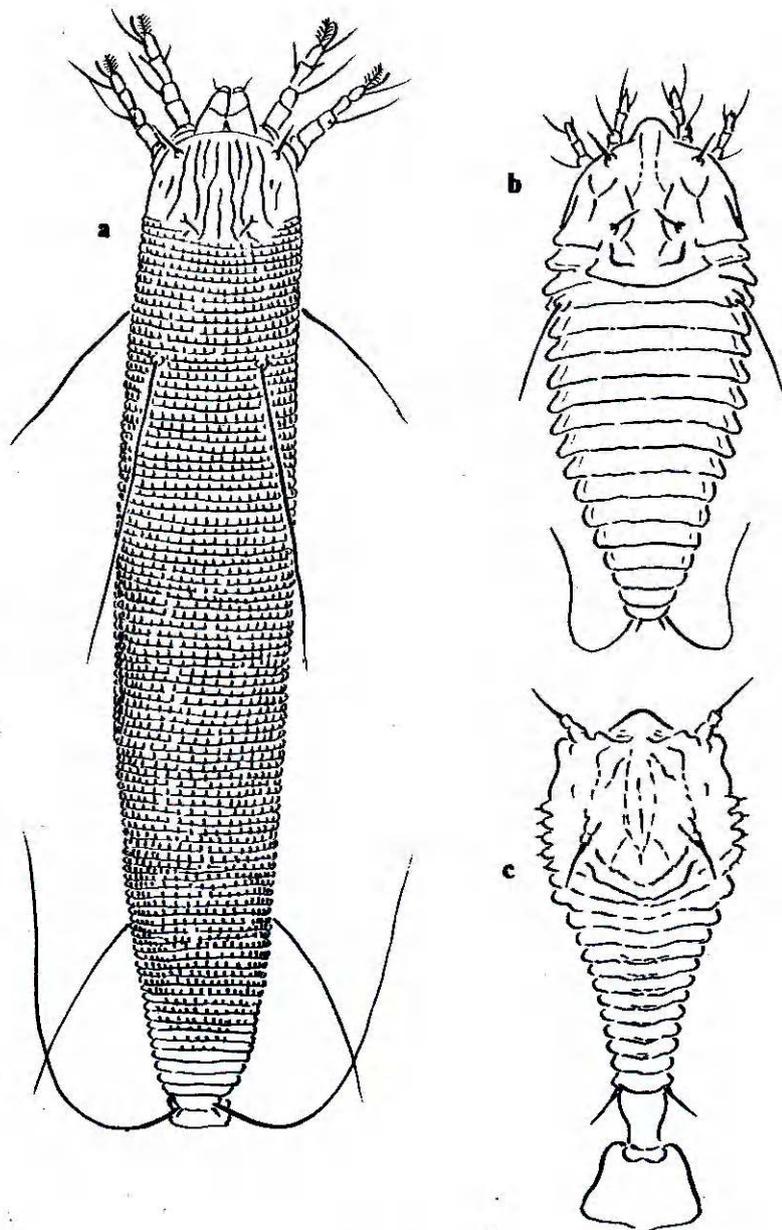
С другой стороны, увеличение размеров щитка, изгибание рострума книзу и появление над его основанием фронтального выроста — признаки, способствующие укреплению передней части тела клеща. Эти признаки включены в плеяду 3 и отрицательно связаны с плеядой 1, содержащей предковые признаки.

Таким образом, в семействе Phytoptidae мы имеем две группы признаков, свойственных двум разным жизненным формам клещей. Одна из них представлена червеобразными многокольчатыми клещами с вытянутым вперед рострумом и небольшим щитком, на котором имеется рисунок (рис. 2а). Другая включает клещей с компактным малокольчатым телом, крупным, часто гладким щитком и рострумом, направленным вниз (рис. 2б,с). Первая характерна для клещей,

Рис. 2. Клещи сем. Phytoptidae [по: Roivainen H., 1950; Keifer H.H., 1939, 1975] а-*Phytoptus rigidus* Roiv. ("скрытоживущая" форма), б- *Sierraphytoptus alnivagrans* K. и в- *Retractus elaeis* K. ("открытоживущие" формы)

Fig. 2 The mites of the fam. Phytoptidae [after: Roivainen, 1950; Keifer, 1939, 1975]. а - *Phytoptus rigidus* ("gall-living" forme), б — *Sierraphytoptus alnivagrans* and в — *Retractus elaeis* ("free-living" formes).

Consisting, structure and evolution of Phytocidae



живущих в закрытых пространствах, вторая — для обитателей открытой поверхности разных частей растения.

Итак, предковые признаки связаны с первой жизненной формой. Соответственно, мы можем предположить, что такой тип габитуса был исходным для данного семейства, другой же приобретен вторично. Правомерно и другое предположение: первоначальный габитус фитоптид нам неизвестен, а обе ныне существующие формы являются результатом развития семейства в двух разных направлениях, причем первый тип сохранил больше предковых черт, чем второй и, следовательно, все же ближе к исходному.

Чтобы выяснить, в какой степени наличие у представителей сем. *Phytoptidae* двух разных типов габитуса является результатом эволюционных изменений, рассмотрим распределение этих типов внутри семейства. По отношению к растениям-хозяевам представителей этого семейства можно разделить на три группы: обитатели растений подкласса *Liliidae*, преимущественно осок, обитатели подкласса Пальм (*Arecidae*) и обитатели разных семейств двудольных из подклассов *Hamamelididae*, *Dilleniidae* и *Rosidae*.

Наиболее полным набором предковых признаков обладают виды рода *Phytoptus* с осоковых. Эти виды отличаются длинным червеобразным телом, длинными *s.sd.* и обязательным присутствием шпор на голених ног I. К этому морфотипу можно отнести и два вида клещей из рода *Novophytoptus*, которые тоже имеют червеобразное тело, но при этом утратили субдорсальные щетинки и шпоры. Для обитателей пальм характерно, напротив, компактное тело с дифференциацией на более крупные дорсальные и более мелкие вентральные полукольца. У этих видов (роды *Acathrix*, *Mackiella*, *Propilus* и *Retracrus*) наблюдается тенденция к утрате шпор и субдорсальных щетинок. У видов рода *Propilus* наблюдается, кроме того, утрата *s.d.2* с сохранением *s.d.1*.

Группа видов клещей на двудольных более разнородна. Среди них есть как червеобразные, равномерно окольцованные формы (виды родов *Phytoptus* и *Anchiphytoptus*), так и компактные, с небольшим числом дорсальных полуколец (виды родов *Austracus* и *Sierraphytoptus*). Открытоживущие клещи на двудольных не проявляют тенденции к утрате *s.d.2* и *s.sd.*, как это мы видим у обитателей пальм. В этой группе тоже наблюдается тенденция к утрате шпор, однако, она прямо не связана с приобретением клещами “компактного”

габитуса. Шпоры отсутствуют в этой группе и, у “компактных” клещей рода *Sierraphytoptus*, и у червеобразных представителей рода *Phytoptus* с липы и орешника.

2. Факторный анализ

Чтобы оценить исследуемые виды по комплексу признаков, нами была рассмотрена факторная структура анализируемых признаков и распределение видов по значениям факторов. На рис.3 представлена факторная структура признаков. На I фактор приходится 28,8%, на II — 15,9%. Отметим, что наиболее высокую положительную корреляцию с I-м фактором показали такие признаки, как число дорсальных полуколец и колец телосомы, длина тела, присутствие рисунка на щитке, длина *s.sd.*, отрицательную — длина щитка, изгибание рострума вниз и наличие лобного выроста. То есть этот фактор в данном случае можно условно назвать фактором консервативности признаков.

Со II-м фактором высокую положительную корреляцию имеют размеры щитка и эпигиния. Эти признаки, мало связанные с длиной тела и отдельных его частей у клещей, выступают на первый план при приобретении компактного нечервеобразного тела. Положительно с этим фактором также связан такой признак как изгибание рострума книзу, свойственный морфотипу открытоживущих клещей. Это позволяет условно рассматривать данный фактор как фактор производности признаков. С III-м фактором, на который приходится 00% от общей дисперсии, высокую корреляцию имеют *s.d.2* и длина голени.

Далее было рассмотрено распределение видов фитоптид по значениям I-го и II-го факторов (рис.4). Габитуально исследуемые виды фитоптид разделились преимущественно по значениям I-го фактора: клещи с длинным червеобразным телом и наиболее полным набором консервативных признаков заняли область крайних положительных значений, клещи с коротким телом и редуцированным набором консервативных признаков — область крайних отрицательных значений. Если же рассмотреть виды клещей с учетом систематического положения их растений-хозяев, то увидим, что крайние положительные значения по первому фактору занимают клещи с Liliidae (осок, злаков и лилейных), крайние отрицательные — клещи с пальм. Промежуточное положение занято видами,

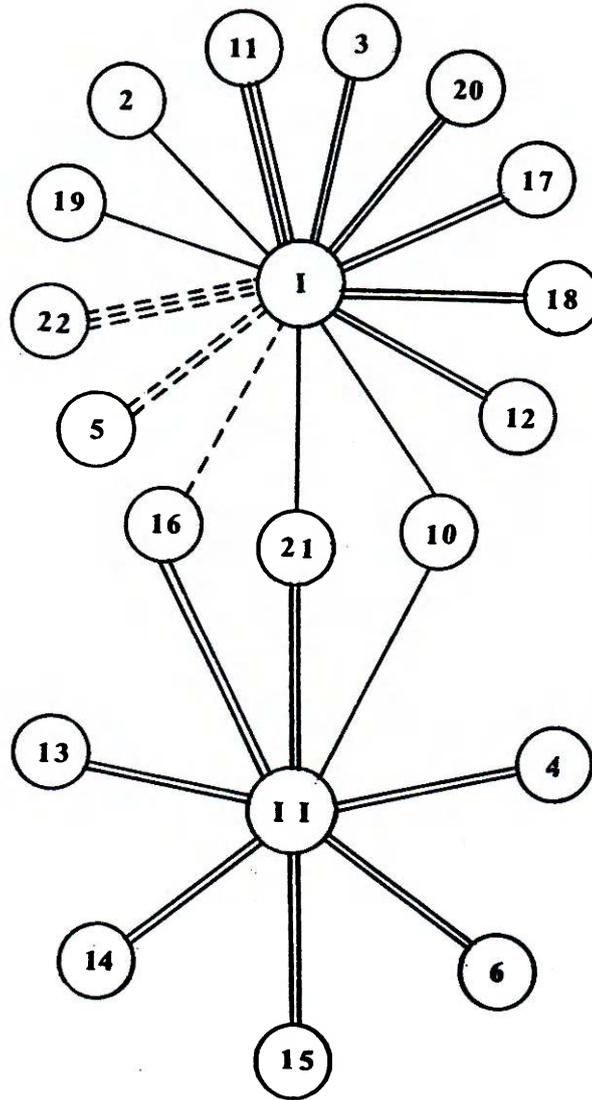


Рис.3. Факторная структура признаков сем. Phytoptidae.
Нумерацию признаков см. в тексте.
Fig.3 Factor weights distribution of 22 features of the phytoptid mites on the plot of first two factors. Numeration of the features is given in the text.

Consisting. structure and evolution of Phytoptidae

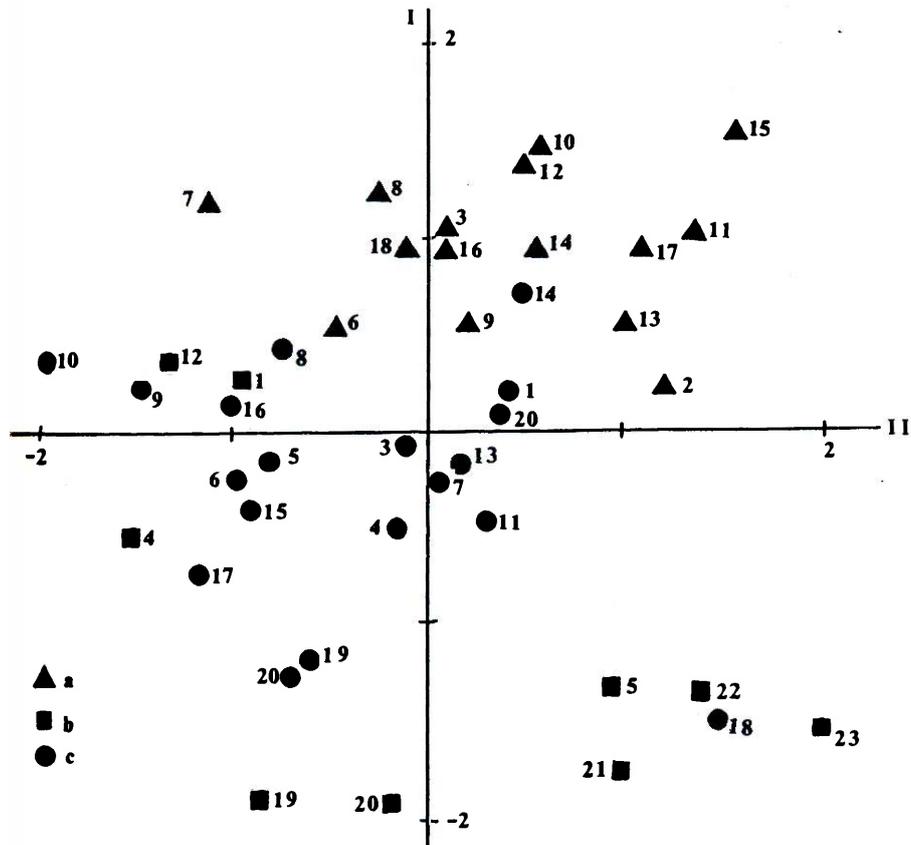


Рис.4. Распределение 43-х ОТЕ сем. Phytoptidae по значениям факторов. Обозначения: а — клещи с лилии, б- клещи с пальм, с- клещи с двудольных.

Fig.4 Factor scores distribution of 43 OTU's of the pytoptid mites on the plot of first two factors. Conventional sign.: a- the mites from Liliidae, b- the mites from the palms, c- the mites from Dicotyledoneous.

обитающими на различных представителях двудольных. То есть с осью первого фактора совпадает направление изменчивости между названными выше группами.

Иная картина распределения видов наблюдается по оси второго фактора. Здесь мы видим варьирование по комплексу признаков внутри каждой из этих групп. Преимущественно по оси второго фактора расходятся виды родов *Phytoptus*, *Anchiphytoptus*, *Mackiella* и *Sierraphytoptus*. Исключение, пожалуй, составляют роды *Novophytoptus* и в меньшей степени *Mackiella*, виды которых в значительной степени расходятся также и по первому фактору. Расходятся по II-му фактору и географические популяции, принадлежащие к виду *Phytoptus avellana*.

Таким образом, мы можем предположить, что направление изменчивости признаков, связанных с I-м фактором, характеризует сопряженную эволюцию клещей сем. *Phytoptidae* и их растений-хозяев. Поскольку именно с этим фактором связан комплекс признаков, включающий предковые, то исходные формы, вероятно, должны были бы в данном случае занять место где-то в области распределения видов рода *Phytoptus*, обитающих на *Liliidae*.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Рассматривая структуру семейства *Phytoptidae*, мы видим, что ряд видов все же утрачивает консервативные признаки, такие как **s.sd.** и шпору на голени, либо сохраняется такой консервативный признак как **s.d.1** при утрате **s.d.2**. Причем в большинстве случаев это связано со значительными морфологическими перестройками тела клещей: сокращением числа дорсальных полуколец и дифференциацией колец опистосомы на тергиты и стерниты, изгибанием рострума книзу и появлением над его основанием лобного выроста. Такие перестройки наблюдаются как у отдельных видов, так и у групп видов клещей — обитателей одной систематической группы растений. Например, утрата **s.sd.** характерна для всех фитоптид, обитателей пальм, за исключением вида *Acathrix trymatus*, хотя габитус, характерный для открытоживущих клещей в той или иной степени приобретен всеми клещами, живущими на пальмах, включая и названный вид.

Consisting, structure and evolution of Phytoptidae

Среди обитателей Liliidae не известны фитоптиды, имеющие подобный габитус. Однако среди них тоже есть два вида, утратившие **s.sd** : *Novophytoptus rostratae* и *N.stipae*. Сохранив характерное для обитателей осок червеобразное тело, эти виды имеют ряд новых морфологических черт по сравнению с видами рода *Phytoptus* с однодольных. У видов рода *Novophytoptus* наблюдается значительное увеличение длины **s.d.2** и дальнейшее удлинение тела в средней его части, вызвавшее отодвигание эпигиния от кокостерального скелета, что явно носит вторичный характер.

Среди обитателей двудольных, как уже говорилось, есть представители обеих жизненных форм. Для этих видов характерно присутствие **s.sd**, независимо от того, имеют эти виды червеобразное или короткое тело. У большей части видов не сохраняется шпора, причем здесь также не наблюдается прямой связи с габитусом клеща.

Если сравнить виды родов *Phytoptus* и *Anchiphytoptus* с двудольных с видами тех же родов с однодольных, то можно отметить, что равномерная окольцовка опистосомы тех и других носит несколько разный характер. Число дорсальных полуколец у клещей с двудольных в среднем меньше, чем у клещей с однодольных. Телосома клещей с осок обычно включает 8-12 (реже 6) колец, в то время как для клещей с двудольных характерно, как правило, 4-6 колец. При этом кольца телосомы у них относительно шире, чем у клещей с однодольных. Кроме того, для видов с двудольных характерны более короткие **s.d.2**. Эти особенности были замечены Смитом [Smith, 1977], который разделил представителей рода *Phytoptus* на две группы — группу *caricis* с осок и группу *avellanae* с двудольных.

Таким образом, равнокольчатые червеобразные фитоптиды на двудольных явно отличаются от представителей той же жизненной формы на однодольных. Поскольку утрата шпор и укорочение **s.d.2** — признаки, отрицательно связанные с равнокольчатостью и червеобразностью клещей, мы можем предположить, что червеобразное равнокольчатое тело обитателей двудольных могло быть утрачено в процессе эволюции, а затем приобретено вторично их открытоживущими предками при переходе вновь к скрытому образу жизни.

В доказательство того, что к таким вторичноравнокольчатым клещам может относиться, например, орешниковый почковый клещ *Phytoptus avellanae*, говорят некоторые особенности постэмбри-

онального развития этого вида. У этих клещей имеются две формы нимф II. Первая, червеобразная и равнокольчатая, похожа на взрослую особь (рис.5а), встречается только внутри заселенных клещами почек и, не покидая почку, линяет на имагинальную стадию. Выходящие весной из почек самки откладывают яйца на нижней поверхности листьев, где из них выходят нимфы I, которые затем линяют на разнокольчатых нимф II (рис.5b). Этих нимф называют “тегонотоподобными” [Jeppson, Keifer, Backer, 1975], их габитус соответствует открытоживущей жизненной форме. “Тегонотоподобные” нимфы II малоподвижны и в скором времени линяют на самок, которые внедряются в новые, незаселенные клещами почки.

Приведенные данные наводят на мысль о том, что вид *P.avellanae* мог произойти от какого-то открытоживущего предка, и вторично приобрел габитус, свойственный скрытоживущим клещам, утратив при этом такой предковый признак как шпору.

Все рассмотренные выше факты дают некоторое основание полагать, что в процессе эволюции фитоптид на двудольных одна жизненная форма неоднократно могла сменяться другой, в связи с переходом к скрытому или к открытому образу жизни. Следовательно, в эволюционном процессе в пределах семейства Phytoptidae (как, возможно, и в других семействах четырехногих клещей) существенную роль играют реверсии. При этом вторичная равнокольчатая жизненная форма не копирует первичную, а отличается от нее рядом морфологических новообразований.

Относительная легкость перехода от одной жизненной формы к другой у четырехногих клещей подтверждается наличием в жизненном цикле большинства видов двух форм самок — дейтогинных (зимующих) и протогинных (летних). Одна из этих форм (чаще — дейтогинная) обычно характеризуется уменьшением числа дорсальных полуколец или даже дифференциацией на дорсальные и вентральные полукольца, т.е. имеет тенденцию к приобретению габитуса, свойственного открытоживущим клещам.

Таким образом, основываясь на данных о предковых признаках фитоптид, на их корреляции с другими признаками и на филогенетические отношения их растений-хозяев, мы можем предположить, что исходная форма этого семейства имела габитус, близкий к таковому фитоптид с представителями подкласса Liliidae. Эти клещи вели скрытый образ жизни, будучи обитателями убежищ, может

Consisting, structure and evolution of Phytoptidae

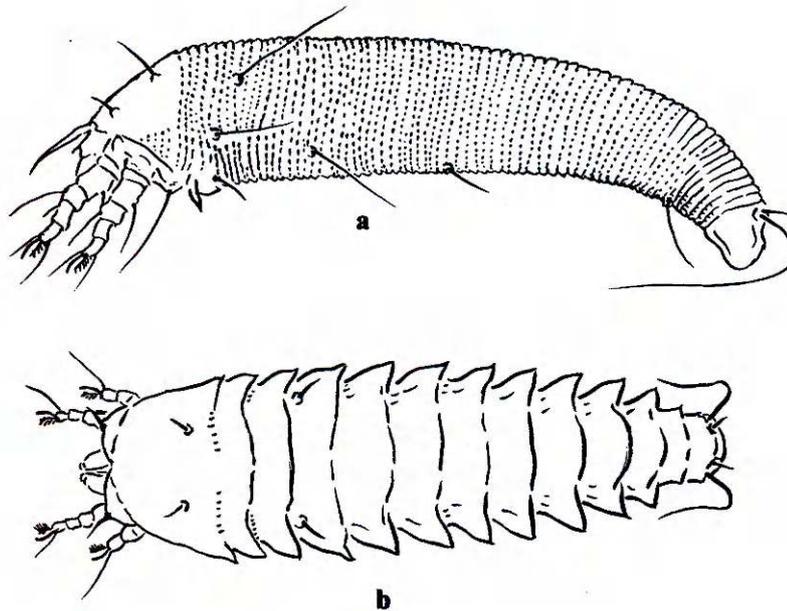


Рис.5. *Phytoptus avellanae* Nal. [по: Jeppson, Keifer, Baker, 1975] a- самка, b- "тегонотоподобная" нимфа II.
Fig.5 *Phytoptus avellanae* Nal. [after: Jeppson, Keifer, Baker, 1975] a — female, b- "Tegonotus-like" second nymphe.

быть, почек, галлов или молодых, свернутых в трубку листьев однодольных. На однодольных эта группа продолжала эволюционировать и дала начало новым формам, сохранившим равнокольчатое червеобразное тело, но не имеющим субдорсальных щетинок, функцию которых компенсировали сильно удлинившиеся s.d.2, а именно, видам рода *Novophytoptus*.

ЭТАПЫ СОВМЕСТНОЙ ЭВОЛЮЦИИ ФИТОПТИД И ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ

Семейство Phytoptidae, как уже говорилось выше, представлено только на покрытосеменных растениях, причем большая его часть связана с однодольными. По поводу филогенетических связей между группами покрытосеменных и происхождения однодольных нет

единого мнения. Согласно обзору Меуса [Meeuse, 1976] они сводятся к трем альтернативным взглядам: а) однодольные могли произойти от двудольных предков, б) они могли появиться от предшественников покрытосеменных независимо от двудольных, в) однодольные могут быть древнее некоторых или даже всех двудольных. В то время как Меус [Meeuse, 1976] склоняется к мнению, что вряд ли имеет смысл считать, что однодольные произошли от двудольных, другие авторы выводят однодольных от магнолиид [Тахтаджян, 1987], сближая примитивных однодольных с примитивными травянистыми магнолиидами (нимфейными).

Если обратиться к сведениям по эволюции самих однодольных, как представляет ее Голдберг [Goldberg, 1989], то можно проследить дивергенцию семейства Phytoidae, идущую вслед за дивергенцией растений-хозяев. На рис.6 дана схема предполагаемых филогенетических отношений порядков однодольных. На представителем рано ответвившегося от общего ствола порядка Agcales мы находим также рано ответвившуюся от общего ствола фитоптид группу специализированных видов, пошедших по пути приобретения компактного тела с относительно крупным щитком и развитым лобным выростом, у многих видов этот процесс сопровождался утратой *s.sd.* и *s.d.2.* и сохранением такого консервативного признака как *s.d.1.*

Дальнейший путь эволюции однодольных привел к образованию порядков Liliales, Juncales, Cyperales и Poales, на которых мы находим червеобразных равнокольчатых клещей преимущественно из рода *Phytoptus*. Эта часть семейства Phytoidae пошла по пути сохранения червеобразного тела, а на двух наиболее поздно ответвившихся от общего ствола порядках Cyperales и Poales — по пути образования еще более червеобразных форм с утраченными *s.sd.* (виды рода *Novophytoptus*). Наличие клещей этого рода на злаках и осоках позволяет предположить, что порядки Cyperales и Poales могут иметь общее происхождение, хотя Тахтаджян [1987] помещает их в два независимых надпорядка Commelinanae и Juncanae. Интересно отметить, что вид *N.stipae* со злаков в отличие от *N.rostratae* с осок утратил шпору на голени, что заставляет предположить о более позднем происхождении этого вида.

Порядки однодольных, отмеченные на рис.6 звездочками, представлены преимущественно водными и околоводными или эпифитными растениями, которые едва ли могут иметь большое значение

Consisting, structure and evolution of Phytoptidae

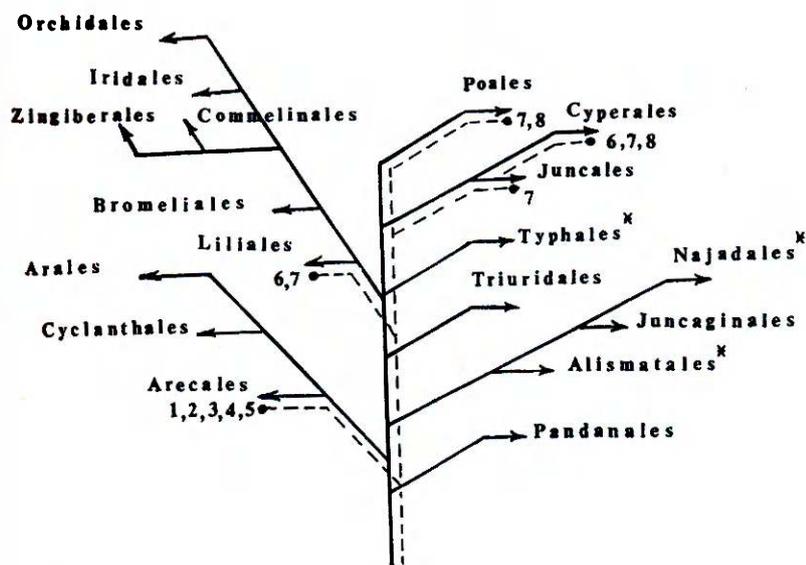


Рис.6. Предполагаемые эволюционные отношения порядков однодольных [по:Goldberg А., 1989]. Пунктиром показаны возможные пути формирования на этих порядках фитоптоидной фауны. Цифрами обозначены роды клещей, обитающие на растениях из соответствующих порядков. 1- *Acatbrix* K., 2- *Mackiella* K., 3- *Propilus* K., 4- *Prothrix* K., 5- *Retracrus* K., 6- *Anchiphytoptus* K., 7- *Phytoptus* Duj., 8- *Novophytoptus* K.

Fig.6 Suggested phylogenetic relationships of the orders of Monocotyledoneous [after: Goldberg, 1989]. Dotted line shows the possible ways of the phytoptoid fauna formation on these orders. Figures indicate the genres of mites, inhabiting the plants of the following orders.

как потенциальные хозяева четырехногих клещей. В Европейской части СНГ и сопредельных стран на обследованных нами растениях порядков Arales, Alismatales, Najadales, Typhales четырехногих клещей обнаружено не было.

Значительный интерес могли бы представлять данные по клещам-обитателям растений, входящих на рис.6 в группу порядков левой верхней ветви эволюционного древа однодольных. Сборы клещей с представителей таких крупных порядков как Bromeliales, Commelinales, Zingiberales, широко распространенных в тропическом поясе и южном полушарии, могли бы пролить свет на эволюцию фитоптид. Однако такие данные, к сожалению, отсутствуют.

Что касается фитоптид на двудольных, то они распределяются следующим образом. Все виды связаны с тремя подклассами: Hamamelididae (4 вида), Dilleniidae (3 вида) и Rosidae (6 видов), которые Тахтаджян [1987] условно выводит из примитивных магнолиид. На представителях подкласса Magnoliidae, несмотря на то, что он считается более древним, чем три упомянутых выше, фитоптиды не найдены. Не обнаружены они и на более продвинутых подклассах: Lamiidae, Asteridae, Ranunculidae и Caryophyllidae.

ВЫВОДЫ

Итак, семейство Phytoptidae четырехногих клещей представляет собой один из начальных этапов эволюции этих клещей, связанный исключительно с покрытосеменными растениями. Вероятно, “четырёхщетиновые” предки современных фитоптид обитали на всех покрытосеменных растениях, пока на них не появились новые “двухщетиновые” и “безщетиновые” формы. На однодольных это семейство получило больше возможностей в плане эволюции и оказалось богаче видами, чем на двудольных. На осоках (сем. Cyperaceae), например, это семейство имеет больший удельный вес по сравнению с видами других семейств четырехногих клещей, поскольку клещевое население (за исключением фитоптид) на этих растениях представлено немногочисленными видами родов *Epitrimerus* и *Eriophyes*.

Что же касается фитоптид – обитателей двудольных, то эта ветвь представлена лишь небольшим количеством видов, которые, вероятно, представляют собой остаток древней фитоптоидной фауны, вытесненной впоследствии более молодыми семействами четырехногих клещей. В настоящее время удельный вес видов фитоптид на двудольных чрезвычайно мал по сравнению с огромным общим числом видов четырехногих клещей на этих растениях.

Общие тенденции эволюции семейства Phytoptidae прослеживаются следующим образом: наибольшее развитие оно получило на однодольных, причем на Liliidae эволюция шла по пути сохранения и усиления черт присущих скрытоживущим клещам, на пальмах, напротив, по пути приобретения и усиления черт, свойственных открытоживущим формам. На двудольных не прослеживается связи между морфологическими преобразованиями клещей и эволюцией самих растений, а переход от одной жизненной формы клещей к

Consisting, structure and evolution of Phytoptidae

другой на растениях этого класса можно наблюдать в пределах одного порядка или даже вида растений-хозяев, скорее всего в зависимости от освоения на них клещами тех или иных местообитаний.

БЛАГОДАРНОСТИ

Я благодарна моим коллегам В.Г.Шевченко и И.Г.Багнюк за ценные советы и замечания по поводу моей рукописи. Также я выражаю благодарность С.Ф.Колодяжному и В.М.Хайтову за помощь в статистической обработке материала.

Работа выполнена при поддержке фонда Дж.Сороса и Российского фонда фундаментальных исследований.

ЛИТЕРАТУРА

- Багдасарян А.Т. 1981. Эриофиоидные клещи плодовых деревьев и кустарников Армении. Ереван. 200 с.
- Бочек Я., Шевченко В.Г., Дэвис Р. 1989. Определитель родов четырехногих клещей фауны мира (Acarida: Eriophyoidea). Варшава. 192 с.
- Сухарева С.И. 1992. Четырехногие клещи со злаков. СПб. 200 с.
- Тахтаджян А.Л. 1987. Система магнолиофитов. Л. 439 с.
- Abou-Awad. 1981. Some Eriophyid mites from Egypt with description of two new species (Acar: Eriophyoidea) // *Acarologia*. Vol.22. F.4. P.367-373.
- Goldberg A. 1989. Classification, evolution and phylogeny of the families of Monocotyledon // *Smithson. contrib. to botany*. N 71. 74 p.
- Jeppson L.R., Keifer H.H., Baker E.W. 1975. Mites injurious to economic plants. Univ. Calif. Press, Berkeley- Los Angeles- London. 615 p.
- Hall C.C. 1967. The Eriophyoidea of Kansas // *Univ. Kans. Sci. Bull.* Vol.47. N 9. P.601-675.
- Keifer H.H. 1939. Eriophyid studies III // *Bull. Dept. Agric. Calif.* Vol.28. N 2. P.144-162.
- Keifer H.H. 1940. Eriophyid studies IX // *Ibid.* Vol. 29. N 2. P.112-117.
- Keifer H.H. 1943. Eriophyid studies XIII // *Ibid.* Vol.32. N 3. P.212-222.
- Keifer H.H. 1944. Eriophyid studies XIV // *Ibid.* Vol.33. N 1.P. 18-38.
- Keifer H.H. 1952. Eriophyid studies XVIII // *Ibid.* Vol.41. N 1. P.31-40.
- Keifer H.H. 1954. Eriophyid studies XXII // *Ibid.* Vol.43. N3.P.121-131.
- Keifer H.H. 1957. Eriophyid studies XXV // *Ibid.* Vol 46.N 3.P.242-248.
- Keifer H.H. 1962. Eriophyid studies B-8 // *Bur.Entom.Calif.Dept.Agric.* 20 p.
- Keifer H.H. 1963. Eriophyid studies B-9 // *Ibid.* 20 p.
- Keifer H.H. 1965a. Eriophyid studies B-13 // *Ibid.* 20 p.
- Keifer H.H. 1965b. Eriophyid studies B-16 // *Ibid.* 20 p.
- Keifer H.H. 1966. Eriophyid studies B-17 // *Ibid.* 20 p.
- Keifer H.H. 1975a. Eriophyid studies C-10 // *Agr. Res. Serv. USDA.* 24 p.
- Keifer H.H. 1975b. Eriophyid studies C-11 // *Ibid.* 24 p.
- Manson D.C.M. 1970. Two new species of Eriophyid mites (Acarina, Eriophyidae) from New Zealand and the Pacific Area // *Acarologia*. Vol.13. P. 351-360.

S.I.Sukhareva

- Meeuse A.D.J. 1976. Aspects of the evolution of the monocotyledons // Acta Bot. Neerl. Vol.24. N 6. P.421-436.
- Mohanasundaran M. 1981. Two new species of Nalepellidae (Acarina, Eriophyoidea) from South India // Bull.Entomol. N 22. P.11-14.
- Nalepa A. 1889. Beitrage zur Systematik der Phytoptiden // Sitzb.Akad.Wiss. Wien. Vol.98 S.112-165.
- Nalepa A. 1891. Neue Gallmilben // Nova Acta Leop.Carol.Acad. Vol.55. S.361-395.
- Nalepa A. 1894. Beitrage zur Kenntnis der Phyllocoptiden // Ibid. Vol.61. S. 289-324.
- Roivainen H. 1947. Eriophyid news from Finland // Acta Entomol.Fennica. Vol.3. P.1-49.
- Roivainen H. 1950. Eriophyid news from Sweden // Acta Entomol.Fennica. Vol.7. P.1-51.
- Roivainen H. 1951. Contribution to the knowledge of the Eriophyid of Finland // Acta Entomol.Fennica. Vol.8. P. 1-70.
- Roivainen H. 1953. Some gall mites (Eriophyidae) from Spain // Arch. Inst. Aclimatat. Almeria. N 1. P.9-41.
- Smith J. 1977. A new species of Eriophyoid mite with eyelike structures and remarks on the genus *Phytoptus* (Acari, Prostigmata, Phytoptidae) // Canad. Entomol. N 109. P.1097-1102.
- Smith-Meyer M.K.P. 1991. African Eriophyoidea: one species of the family Phytoptidae (Acari) in South Africa // Phytophylactica. N 23. P.9-15.