

УДК 576.895

О ПРОИСХОЖДЕНИИ АРГАСОВЫХ КЛЕЩЕЙ (PARASITIFORMES, IXODOIDEA, ARGASIDAE)

© 2024 г. С. А. Леонович *

Зоологический институт РАН,
Университетская наб., 1, Санкт-Петербург, 199034 Россия
* e-mail: leonssa@mail.ru

Поступила в редакцию 27.02.2024 г.

После доработки 11.03.2024 г.

Принята к публикации 15.03.2024 г.

Происхождение общей эволюционной ветви аргасовых и иксодовых клещей датируется поздним пермским периодом ($\sim 260 \pm 21$ mya), примерно совпадая с пермским вымиранием, а расхождение общего ствола иксодоидей на ветви предковых форм Argasidae и Ixodidae произошло в триасе.

Предки общего ствола иксодоидных клещей (Ixodidae, Argasidae, Nuttalliellidae) не были кровососами и были близки к современным представителям Holothyridae. Кровососание, а затем и временный эктопаразитизм появились после расхождения основных стволов (Ixodidae, Argasidae и Nuttalliellidae), причем развились независимо в каждой группе.

На начальных этапах эволюции аргасовых клещей питание кровью было кратковременным, длительное питание развилось вторично у личинок и способствовало расселению клещей. Сохранение кратковременного питания можно объяснить приспособлением к обитанию в гнездах птиц или в убежищах, посещаемых птицами, а позднее – и в норах млекопитающих. Перемещение гнатосомы на вентральную часть идиосомы препятствовало счесыванию клеща при кратковременном питании, кратковременное питание привело к сохранению и развитию коксальных желез как основного органа для удаления излишней жидкости при кровососании.

Адаптация к биотопам-укрытиям (гнездам, норам, трещинам в скалах, под отслоившейся корой деревьев и т.п.) способствовала становлению полифагии и появлению способностей к длительному голоданию.

Ключевые слова: Argasidae, происхождение, кровососание, адаптации

DOI: 10.31857/S0031184724030013; **EDN:** CVTSOW

Аргасовые клещи (сем. Argasidae) представляют собой одно из трех семейств надсемейства иксодоидных клещей (Ixodoidea), которое объединяет около 200 видов. Помимо аргасовых клещей, надсемейство включает в себя семейства иксодовых клещей (Ixodidae) и семейство клещей-нутталиелид (Nuttaliellidae) (монотипическое семейство, представленное в мировой фауне единственным видом – *Nuttaliella namaqua* Bedford, 1931).

Аргасовые клещи являются переносчиками возбудителей многих трансмиссивных инфекционных заболеваний человека и животных, таких как клещевой возвратный

тиф, лихорадка Западного Нила, бабезиозы, риккетсиозы и многих других (подробнее о патогенах, переносимых аргасовыми клещами, см. Manzano-Román et al., 2012).

Аргасовые клещи – облигатные кровососы, отличающиеся от родственных им иксодовых клещей рядом существенных признаков.

Яркий признак, который бросается в глаза, это отсутствие спинного щитка, что делает тело аргасид способным к растягиванию при питании за счет расправления складок идиосомы [английское название – soft ticks, т.е. мягкие клещи, в то время как иксодовых именуют как hard ticks]. Однако самый существенный признак заключается в том, что на нимфальной и взрослой фазах развития аргасовые клещи не являются временными эктопаразитами с длительным питанием (классификация Балашова, 2009), а являются по сути кровососами, обитающими вне хозяина на протяжении каждой фазы, подобно постельным клопам. Однако аргасовых клещей относят именно к эктопаразитам с длительным питанием (классификация Балашова), так как личинки многих видов аргасид в течение продолжительного периода (от нескольких часов до нескольких дней) питаются на хозяине.

Гнатосома нимф и взрослых аргасовых клещей смещена на вентральную сторону идиосомы, в то время как у иксодовых клещей гнатосома занимает наиболее проксимальное положение на всех фазах развития (рис. 1).

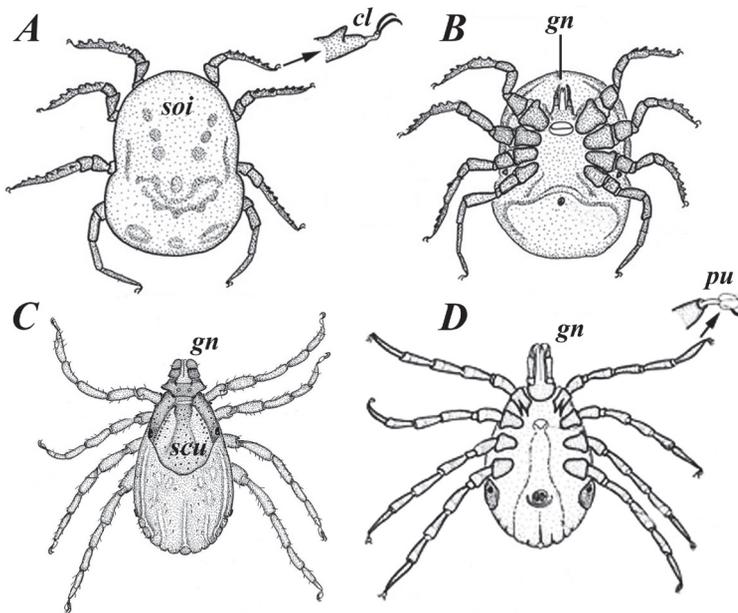


Рисунок 1. Основные признаки внешнего строения иксодоидных клещей: *A–B* – аргасовых, на примере представителя рода *Ornithodoros* (*A* – дорзальная сторона, *B* – вентральная сторона); *C–D* – иксодовых, на примере самки рода *Hyalomma* (*C* – дорзальная сторона, *B* – вентральная сторона). Из работы Barker, Walker, 2014.

gn – гнатосома; *scu* – скutum; *cl* – коготок; *soi* – несклеротизованная «мягкая» кутикула; *pu* – подушечка (pulvillus).

Figure 1. The main morphological characters of ticks: (*A–B*) soft ticks, with an example of the genus *Ornithodoros* (*A* – dorsal view, *B* – ventral view) and (*C–D*) hard ticks, with an example of a female of the genus *Hyalomma* (*C* – dorsal view, *B* – ventral view). From Barker, Walker, 2014. Designations: (*gn*) gnathosoma; (*scu*) scutum; (*cl*) claw; (*soi*) soft idiosoma; (*pu*) pulvillus.

При этом у личинок аргазид, как у иксодовых клещей, гнатосома находится в самой проксимальной части идиосомы (рис. 2), что, вероятнее всего, является одним из необходимых условий длительного питания, в том числе отсутствует возможность удалить клеща путем простого счѐсывания. Длительное питание личинок аргазид заслуживает отдельного внимания и будет нами проанализировано при обсуждении эволюционного становления этой группы.

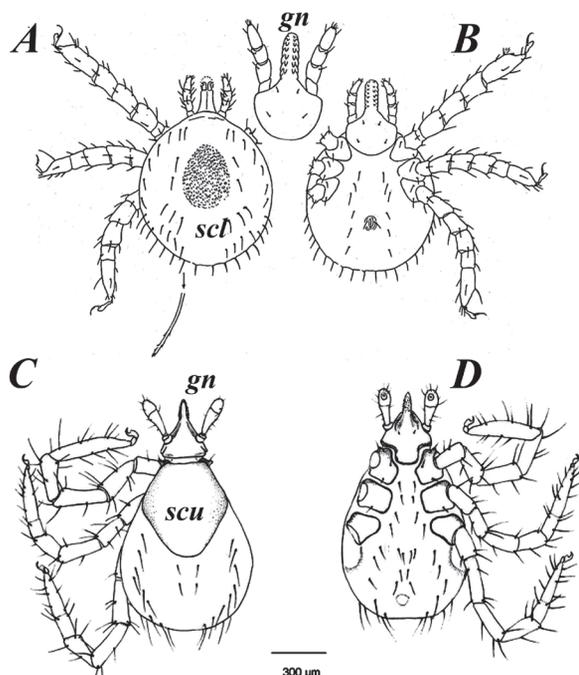


Рисунок 2. Внешнее строение личинок аргасовых (A–B) и иксодовых (C–D) клещей. Слева – дорзальная сторона, справа – вентральная сторона. A – личинка *Argas brevipes* (из Sonenshine et al., 1962). B – личинка *Ixodes collaris* (из работы Hornok et al., 2019). Обозначения как на Рис. 1.

Figure 2. External view of soft (A–B) and hard (C–D) tick larvae. Left – dorsal view; right – ventral view. A – larva of *Argas brevipes* (from Sonenshine et al., 1962). B – larva of *Ixodes collaris* (from Hornok et al., 2019). Designations as in Fig. 1.

Питание аргасовых клещей многократное в течение одной фазы развития, относительно непродолжительное (минуты и десятки минут, за некоторыми исключениями, о которых будет сказано ниже), кровь принимается небольшими порциями, у самок наблюдается гонотрофическая гармония (Филиппова, 1966). У иксодовых клещей питание длительное (дни и недели), однократное в пределах каждой фазы жизненного цикла, масса и объем поглощенной крови во много раз превышают массу и объем голодного клеща, после питания наблюдается линька или (у самок) яйцекладка, после чего самки (и оплодотворившие их самцы) гибнут. В отличие от иксодовых клещей, аргасовые клещи обладают рекордной продолжительностью жизни и способны долгое время обходиться без питания кровью. Так, согласно данным Shepherd

(2021), нимфы и взрослые клещи *Argas brumpti* Neumann, 1907 прожили в лаборатории 27 лет, причем в один из периодов продолжительность голодания составила 8 лет. По наблюдениям автора (С.А. Леонович, неопубликованные данные), взрослые и нимфы аргасового клеща *Argas persicus* (Oken, 1818), извлеченные из выключенного термостата и казавшиеся совершенно сухими и безжизненными, при увлажнении ожили (примерно четверть из сорока клещей), были накормлены на домашней курице и в дальнейшем успешно жили. Согласно этикетке, находившейся в пробирке с «сухими» клещами, от момента последнего кормления клещей прошло одиннадцать (!) лет.

Продолжительность жизни иксодовых клещей в сравнении с аргасидами невелика (имеется в виду продолжительность жизни каждой фазы развития, а не продолжительность всего жизненного цикла). Так, жизненный цикл развития таежного клеща *Ixodes persulcatus* Schulze, 1930 в условиях Ленинградской области (северо-запад России) проходит за 3 года, за год развивается только одна фаза (Григорьева, 2015). Абсолютный возраст таежного клеща составляет 3 года. Календарный возраст личинок и нимф при благоприятных абиотических и биотических факторах может достигать 11–12 месяцев, календарный возраст взрослых клещей не превышает 11 месяцев (Григорьева, 2015). Сходные данные были получены для европейского лесного клеща *Ixodes ricinus* (Linnaeus, 1758). Наблюдения, проведенные в Московской области (Наумов, 2006), показали, что примерно две трети особей весеннего сбора дожили до следующей весны, а затем постепенно гибли в ходе второго в их жизни сезона активности. Единичные особи дожили до начала третьей в их жизни зимы, но зиму не пережили. По продолжительности жизни самцы не уступали самкам.

Эти сведения касаются клещей подсемейства Ixodinae (клада Prostriata с единственным родом *Ixodes*), у которых спермато- и овогенез завершается на фазе нимфы (точнее, на стадии послелинчного доразвития взрослых клещей). У взрослых клещей клады Metastriata (все остальные роды иксодовых клещей) спермато- и овогенез завершается в процессе весьма длительного питания, продолжающегося недели, после чего самки откладывают яйца и гибнут, а напитанные самцы, оплодотворив самку, также гибнут. Таким образом, продолжительность их жизни не превышает одного сезона. Без питания некоторые виды способны прожить не более 2–3 лет.

У аргасовых клещей излишек жидкости при питании кровью выделяется через коксальные железы (у иксодовых клещей – через секрет слюнных желез).

Копуляция аргазид происходит вне хозяина, число откладываемых самкой яиц невелико. В отличие от иксодид, жизненный цикл которых включает яйцо, личинку, нимфу и взрослого клеща, количество нимфальных фаз развития у аргазид колеблется от 2 до 7 и может быть непостоянным даже в пределах одного вида (Филиппова, 1966).

Практически все аргасиды – нидобионты (Леонович, 2019) или настоящие нидиколы, проводящие жизнь либо в гнездах и норах позвоночных-хозяев, либо в укрытиях в местах возможного появления хозяев (например, паразиты птиц из рода *Argas* Latreille, 1795 образуют скопления под корой деревьев или в щелях курятников). Представители рода *Ornithodoros* C.L. Koch, 1837 обитают в щелях сельскохозяйственных построек и человеческих жилищ, а также в норах млекопитающих или в местах, используемых млекопитающими как временные укрытия (пещеры, гроты). Большую роль в выживании клещей в укрытиях играют феромоны скопления (aggregation pheromones) (Dusbábek, Leonovich, 1988).

На первый взгляд – разница в морфологии и физиологии иксодовых и аргасовых клещей настолько велика, что трудно представить себе общего предка этих двух групп. Однако сравнительно-морфологические данные, свидетельствующие о монофилии, были дополнены молекулярно-генетическими исследованиями (Байесов анализ генов COI, Cytb, ND1, ND2 и ND4), которые также подтвердили монофилию Ixodoidea (Mans et al., 2011)

Происхождению иксодовых клещей посвящена предыдущая публикация автора (Леонович, 2023). Происхождение аргасовых клещей остается невыясненным, в основном из-за практически полного отсутствия палеонтологических данных. Вместе с тем в литературе за последнее время появились данные, позволяющие хотя бы в первом приближении проанализировать этот вопрос, чему и посвящена настоящая работа.

Современные представления о системе аргасовых клещей

Существует несколько систем аргасовых клещей, каждая из которых имеет своих сторонников и противников. Все эти системы построены на основе сравнительно-морфологических данных. Зачастую, группа авторов придает одним и тем же признакам апоморфный либо плезиоморфный характер.

По представлениям Н.А. Филипповой (1966), система аргасовых клещей выглядит следующим образом:

Семейство Argasidae Canestrini, 1890

Подсемейство Argasinae Canestrini, 1890

Род *Argas* Latreille, 1796 (подроды *Argas* s. str. Latreille, 1796, *Persicargas* Kaiser, Hoogstraal, Kohls, 1964, *Carios* Latreille, 1802)

Подсемейство Ornithodorinae Pospelova-Shtrom, 1946

Род *Alveonasus* P. Schulze, 1941

Род *Ornithodoros* Koch, 1844 (подроды *Alectorobius* Pocock, 1907, *Theriodoros* Pospelova-Shtrom, 1950, *Pavlovskyella* Pospelova-Shtrom, 1950)

К сожалению, система аргасовых клещей, предложенная Н.А. Филипповой (1966), была опубликована в серии «Фауна СССР» и ограничена видами, встречавшимися на территории СССР, при этом некоторые таксономические группировки в нее не вошли.

Согласно представлениям Гарри Хугстраала (Hoogstraal, 1985) и ряда его последователей (Horak et al., 2002; Barker, Murrell, 2004, 2008), система аргасовых клещей выглядит следующим образом:

Семейство Argasidae Canestrini, 1890

Подсемейство Argasinae Canestrini, 1890

Род *Argas* Latreille, 1796 (подроды *Argas* (s. str.) Latreille, 1796, *Persicargas* Kaiser, Hoogstraal, Kohls, 1964, *Secretargas* Hoogstraal, 1957, *Ogadenus* Pospelova-Shtrom, 1950, *Proknekalia* Keirans, Hoogstraal, Clifford, 1977)

Род *Alveonasus* P. Schulze, 1941

Подсемейство Ornithodorinae Pospelova-Shtrom, 1946

Род *Carios* Latreille, 1802 (подроды *Carios* Latreille, 1802, *Alectorobius* Pocock, 1907, *Antricola* Cooley, Kohls, 1942, *Chiropterargas* Hoogstraal, 1955, *Nothoaspis* Keirans, Klifford, 1975, *Parantricola* Cherny, 1966, *Reticulinasus* Schulze, 1941, *Subparmatus* Clifford, Kohls & Sonenshine, 1964)

Род *Ornithodoros* Koch, 1844 (подроды *Microargas* Hoogstraal et Kohls, 1966, *Ornithodoros* Koch, 1844, *Pavlovskyella* Pospelova-Shtrom, 1950, *Theriodoros* Pospelova-Shtrom 1950)

Род *Otobius* Banks, 1912

Мы видим, что в отличие от более ранней системы Н.А. Филипповой (1966), согласно которой в семействе Argasinae имеется единственный род *Argas*, а в семействе Ornithodorinae – 2 рода (*Ornithodoros* и *Alveonanus*), род *Alveonanus* перенесен из подсемейства Ornithodorinae в семейство Argasinae, подрод *Carios* выделен в качестве самостоятельного рода и перенесен из рода *Argas* (Argasinae) в семейство Ornithodorinae.

В одном из последних обзоров (Guglielmone et al., 2010) подроды *Carios* и *Chiropterargas* были перемещены в состав подсемейства Argasinae (род *Argas*), как это было у Н.А. Филипповой, а подроды *Alectorobius*, *Reticulinanus* и *Subparmatius* перенесены в состав рода *Ornithodoros* (согласно системе Филипповой, *Alectorobius* также рассматривался как подрод *Ornithodoros*). *Antricola* (включая *Parantricola*), *Nothoaspis* и *Otobius* трактуются как валидные роды. Подроды *Alveonanus* и *Proknekalia* были перемещены из семейства Argasinae в состав рода *Ornithodoros* (Guglielmone et al., 2010).

Таким образом, видно, что система семейства аргасовых клещей разработана крайне недостаточно, даже на уровне подсемейств и родов, кочующих из одного подсемейства в другое и обратно. Использование молекулярно-генетических данных не снимает вышеуказанных проблем, и сами полученные данные противоречивы. Изучение митохондриальных генов (Burger et al., 2014) позволило авторам сделать вывод о поддержке клады, которая связана с паразитированием на рукокрылых, а также включает часть видов из родов *Antricola* и *Nothoaspis* и двух подродов *Ornithodoros* (*Alectorobius* и *Subparmatius*). Напомним, что согласно системе Horak et al. (2002) и Barker, Murrell (2004, 2008), эти группы относятся к роду *Carios* (см. выше). На основании исследования ядерной рНК (18S-28S rРНК) и митохондриального генома был сделан вывод о принадлежности *Carios* к подсемейству Ornithodorinae (Mans et al., 2021).

В целом, согласно исследованиям большинства систематиков, аргасины находятся ближе к базовому стволу аргазид, а орнитодорины – более молодая группа.

Распространение аргасовых клещей

Согласно последнему обзору (Beati, Klompen, 2019), базальные группы подсемейства Argasinae распространены в основном в Старом Свете (только *Argas cooleyi* Kohls et Hoostaal, 1960 (*Alveonanus*) обитает в Северной Америке), а представители *Argas* (*Argas*), паразитирующие на птицах, обнаружены во всех биогеографических регионах. Среди представителей Ornithodorinae представители рода *Otobius* распространены в Неарктике (*Otobius megnini* (Duges, 1844) как паразит скота распространился всесветно). Род *Alectorobius* в основном неотропический (за исключением группы космополитических видов, ассоциированных с морскими птицами, и группы видов – паразитов рукокрылых, распространенных в Старом Свете (Klompen, Oliver, 1993)). Род *Carios* распространен в Старом Свете. Представители рода *Ornithodoros* распространены во всех зоогеографических регионах.

При этом анализ распространения аргасовых клещей сильно затруднен тем, что разные авторы придерживаются различных взглядов на систематику аргазид, по-разному трактуя содержание одних и тех же таксономических группировок (см. выше).

Палеонтологические данные

Находки аргасовых клещей в янтаре ограничены всего двумя видами (*Ornithodoros antiquus* Poinar, 1995 и *Carios jerseyi* Klompen, Grimaldi, 2001).

Самец и самка клеща *Ornithodoros antiquus* Poinar, 1995 были найдены в доминиканском янтаре (La Toca mine, Cordillera Septentrional mountain range, Dominican Republic) (Poinar, 1995). Эти клещи морфологически напоминали представителей подродов *Pavlovskyella* и *Alectorobius* и отличались от рецентных представителей указанных подродов комбинацией признаков. Клещи обитали в дупле (как указывает автор, возможно вместе с неким млекопитающим–хозяином) ископаемого смолистого дерева (*Hymenaea protera*: Fabaceae) примерно 30–40 *mya* в олигоцене (Poinar, 1995).

Личинка аргасового клеща *Carios jerseyi* Klompen, Grimaldi, 2001 была описана по одному экземпляру янтара из Нью-Джерси (Klompen, Grimaldi, 2001) и датируется туронским ярусом верхнего мела (90–94 *mya*).

Согласно комплексному молекулярно-генетическому исследованию (Mans et al., 2019), возникновение общей эволюционной ветви аргасовых и иксодовых клещей (Ixodoidea) датируется поздним пермским периодом ($\sim 260 \pm 21$ *mya*), примерно совпадая с периодом пермского вымирания, что может объяснить скудость палеонтологических данных, касающихся предковых форм Ixodoidea и Nuttalliellidae (Mans et al., 2011). Согласно цитированной работе (Mans et al., 2019), расхождение общего ствола иксодоидей на ветви предковых форм Argasidae и Ixodidae произошло в триасе (аргазиды отделились от предкового ствола примерно 223 ± 20 *mya*, а иксодиды 234 ± 18 *mya*).

Родственные группы

Как было отмечено, надсемейство Ixodoidea включает семейства Ixodidae, Argasidae и Nuttalliellidae. Молекулярно-генетические исследования рибосомальных и митохондриальных генов показали, что клещи-нутталлиелиды являются базальной группой, наиболее близкой к общему предку иксодоидей (Mans et al., 2011), при этом сочетают морфологические признаки как иксодовых, так и аргасовых клещей. В частности, к таким признакам внешнего строения относятся несклеротизованная складчатая идиосома, как у аргасовых клещей, проксимальное положение гнатосомы, как у иксодовых клещей, и ряд других признаков (подробнее, см. Latif et al., 2012). Признаки, характерные для иксодид и аргазид, в необычном сочетании отмечены и в строении внутренних органов *Nuttalliella* (El Shoura et al., 1984). Например, число и расположение кишечных лопастей, поперечное расположения яичника, парная матка, разделение влагалища на цервикальную и вестибулярную части, отсутствие вагинальной камеры и семяприемника – черты, характерные для аргасовых клещей. В то же время, нерасчлененный ректальный пузырь, наличие соединительной трубки между маткой и цервикальным влагалищем и отсутствие коксальных желез – признаки, типичные для иксодид.

Кластический анализ 29 морфологических признаков характеристик дыхалец позволил прийти к заключению, что по этому признаку *Nuttalliella* и Argasidae находятся ближе друг к другу, чем *Nuttalliella* и Ixodidae (Pugh, 1997).

Очень интересны недавние палеонтологические находки в бирманском янтаре, в частности, находка ископаемого клеща *Deinocroton draculi* Peñalver, Arillo, Anderson and Pérez-de la Fuente (Peñalver et al., 2017). Этот ископаемый клещ был выделен авторами в отдельное семейство Deinicrotonidae и датирован ранним сеноманским периодом (99.6 ± 0.9 — 93.6 ± 0.8 *mya*). Идиосома у самок этого вида ямчатая, подобно идиосоме аргазид, но имеется выраженный псевдоскутум (у самок и самцов похож на спинной щиток иксодид). Судя по фотографии из цитированной работы (Peñalver et al.,

2017), псевдоскутум отличается от настоящего щитка отсутствием четкой границы между ним и аллоскутумом и представлен образованием, несущим многочисленными бугорками. Иными словами, псевдоскутум – это утолщение аллоскутума с неясной степенью склеротизации. Гнатосома занимает проксимальное положение, но со спины не видна, т.е. напоминает «промежуточное» состояние, более близкое к расположению гнатосомы иксодовых клещей, при этом гнатосома слегка смещена на вентральную сторону идиосомы. Находка в янтаре напитавшейся самки свидетельствует, что питание дейнокротонид проходило по типу аргасовых клещей – то есть многократное и относительно кратковременное.

Еще одна интересная палеонтологическая находка из бирманского янтара – ископаемый клещ *Khimaira fossus* (Chitimia-Dobler et al., 2022). По мнению авторов, морфологически этот видклещ также представляет собой «промежуточное звено» между иксодидами и аргазидами, поэтому выделен авторами в отдельное семейство *Khimairidae*. К сожалению, молекулярно-генетические исследования клещей, обнаруженных в древних янтарях, не проведены и вряд ли будут проведены в обозримом будущем, поэтому вопрос о филогенетических отношениях между аргасовыми клещами и представителями *Khimairidae* и *Deinocrotonidae* остаются невыясненными.

Морфологические и физиологические признаки предковой группы

Надсемейство *Ixodoidea*, по данным большинства исследований, является монофилетической группой. Согласно современным представлениям, предковой группой иксодоидных клещей были клещи-голотирь (скорее, их измененные потомки (Леонович, 2023)). Рассмотрим подробнее морфологические признаки, которые могли быть характерными для предковой группы и которые впоследствии были унаследованы аргасовыми клещами и получили у них развитие..

Склеротизация идиосомы и эволюция типа питания

У всех личинок аргасовых клещей идиосома полностью склеротизована, имеет спинной щиток (скутум), покрывающий всю дорсальную поверхность идиосомы (Филиппова, 1966). У нимф и взрослых клещей склеротизация отсутствует, за исключением нимф ранних возрастов некоторых видов клещей. У иксодовых клещей (и у нимф, и у взрослых особей) спинной щиток присутствует, при этом у самок скутум покрывает только проксимальную часть идиосомы (рис. 1). Можно предположить, что у предковой формы имелся спинной щиток, представленный отдельными небольшими щитками. У личинок аргазид и всех иксодовых клещей отдельные щитки слились в общий щит, а у нимф и взрослых аргасовых клещей склеротизованный сплошной скутум исчез. Заметим, что многие акарологи считают отсутствие спинного щитка у взрослых аргасовых клещей апоморфным признаком (Estrada-Reña et al., 2010).

Примеры онтогенетических преобразований спинного щитка мы можем наблюдать у голотирь. Так, у личинок *Diplothyrs lecorrei* Klompen, 2010 сплошной спинной щиток не развит, состоит из отдельных маленьких щитков (Klompen, 2010). У взрослых голотирь спинной щиток сплошной (Lehtinen, 1991; Леонович, 2023).

С кутикулой иксодовых клещей при питании происходят сильные изменения. На первом этапе наблюдается процесс неосомии (рост кутикулы в периоды между линьками). При этом кутикула сильно утолщается, а потом утолщенная кутикула пластифицируется (размягчается), как ранее считалось, под влиянием изменения ионного

баланса (рН внутрикутикулярной среды), и растягивается при поглощении большого количества крови. Однако на примере *Amblyomma hebraeum* Neumann et Santos Dias, 1957 показано, что пластификация обеспечивается гидратацией прокутикулы. Гидратация происходит в результате транспортировки клетками гиподермы ионов H^+ в субкутикулярное пространство. При этом, согласно результатам исследования аргасового клеща *Ornithodoros moubata* Murray, 1877, у этого кратковременно питающегося клеща пластификация кутикулы не происходит и обычная кутикула идиосомы растягивается за счет распрямления складок (Kaufman et al., 2010).

Интересно, что неосомия наблюдается у личинок аргасовых клещей рода *Argas*, характеризующихся длительным питанием по типу иксодовых клещей (Audy et al., 1972).

Неосомия – несомненно апоморфный признак, развившийся в процессе длительной эволюции. Межлиночный рост кутикулы – чрезвычайно редкое явление среди членистоногих, встречающееся у высокоспециализированных форм, например у некоторых блох семейств Pulicoidea, Vermipsylloidea и Malacopsylloidea (Rothschild, 1992). То есть склеротизация кутикулы идиосомы у иксодовых клещей и личинок аргасовых клещей, скорее всего, не была первичной, а развилась в ходе эволюции параллельно с появлением процесса межлиночного роста (неосомии). При этом, видимо, процессы склеротизации и неосомии первоначально развились у личинок как приспособление к поглощению большего количества жидкой пищи.

Очевидно, что исходным типом питания было относительно непродолжительное поглощение жидкой пищи, что характерно для Holothyridae. Общие предки иксодид и аргазид, видимо, высасывали подпокровную жидкость, возможно, мертвых животных (Леонович, 2023), при этом не питались кровью. Исследования состава белков слюнных желез показали сходство основных протеинов слюнных желез у аргазид и иксодид, но при этом белки, препятствующие свёртыванию крови, сильно различаются в обеих группах клещей (Mans et al., 2008, 2016). Это может свидетельствовать о независимом становлении кровососания в обеих группах. Согласно данным сравнительно-биохимических исследований, механизмы модуляции гемостатических и иммунных реакций потенциального хозяина возникли у аргасовых и иксодовых клещей независимо одна от другой (Mans et al., 2008). Иными словами, переход к кровососанию в этих группах произошел только после их разделения.

Выделительная система

У всех современных видов иксодовых и аргасовых клещей имеются типичные для хелицерат органы выделения – мальпигиевы сосуды. При этом поглощение большого количества жидкой крови требует удаления излишней жидкости, не имеющей питательного значения, и производится это удаление вовсе не посредством мальпигиевых сосудов. Основная роль мальпигиевых сосудов – удаление продуктов азотного обмена. У иксодовых клещей избыток жидкости удаляется посредством слюнных желез, а у аргазид – посредством коксальных желез. Удаление излишков жидкости через коксальные железы начинается сразу же с началом питания (Hoogstraal, 1985), в то время как удаление жидкости через секрет слюнных желез требует довольно значительного времени и начинается только после поглощения определенного количества крови, что наблюдается у иксодовых клещей.

Основная роль коксальных желез в удалении излишков жидкости считается примитивным (плезиоморфным) признаком (Woodring, 1973).

Смена типа питания

Аргасовые клещи на всех пост-личиночных фазах развития питаются кратковременно, подобно большинству кровососущим членистоногим. Подобный тип питания, как было отмечено выше, следует считать исходным. Быстрое насыщение кровью позволяет уменьшить риск удаления или уничтожения кровососа его жертвой.

Отметим, что укус иксодовых клещей (характеризующихся длительным питанием) совершенно безболезненный, и, например, человек, часто обнаруживает присосавшегося клеща не в момент укуса (как это бывает с укусом кратковременно питающегося комара), а только несколько часов спустя при тщательном осмотре. Выработка обезболивающего секрета слюной иксодовых клещей, несомненно, является апоморфией, развившейся как одна из адаптаций к длительному нахождению на хозяине.

У значительной части видов рода *Ornithodoros* личиночное питание продолжается 20–60 мин, в иногда длится нескольких часов. В то же время у представителей *Alectorobius* и *Reticulinasus* (род *Ornithodoros*) и всех видов рода *Argas* питание личинок занимает от 3 до 11 дней (Филиппова, 1966). У *Alveonassus lahorensis* Neumann, 1908, *Argas brumpti* Neumann, 1907 и видов рода *Otobius* многодневное питание вместе со способностью к линьке на теле хозяина свойственно не только личиночной, но и нимфальной фазам. Так, у *A. lahorensis* от прикрепления голодных личинок и до отпадения напивавшихся нимф III проходит 22–35 дней, и все это время клещи остаются прикрепленными к хозяину (Поспелова-Штром, 1953). Напротив, питание взрослых клещей занимает не более 1–2 час.

У некоторых видов аргасовых клещей только личинки питаются кровью (длительное питание), а взрослые особи кровью не питаются. Так, у клеща *Antricola delacruzii* (Estrada-Penã, Barros-Batesti & Venzal, 2004) личинки питаются кровью летучих мышей, а нимфы и взрослые клещи кровью не питаются. Их гипостом малого размера и лишен зубцов. Исследовавшие этот вид авторы (Ribeiro et al., 2012) считают, что взрослые особи и нимфы *A. delacruzii* питаются неизвестной субстанцией, содержащейся в гуано, где эти фазы развития и обитают (95% клещей были обнаружены в гуано, а не в трещинах на стенах пещер). При сравнении транскриптома клеток слюнных желез данного вида с сиалотранскриптомом кровососущих аргазид и иксодид было обнаружено, что у кровососов в транскриптом слюнных желез имеются ферритин, муцины с хитин-связывающим доменом и TIL-доменом (Trypsin-like Inhibitor Domain). У *A. delacruzii* указанные последовательности отсутствуют, зато присутствуют липокалина, металлопротеазы и ингибиторы протеаз Кунитц-типа (Ribeiro et al., 2012). По мнению авторов, данные о питании гуано помогут понять, как происходило развитие кровососания из питания лизированными тканями мертвых животных.

Видимо, кратковременное или длительное питание кровью возникло при переходе от питания на исключительно мертвых животных (Леонович, 2023) к питанию на животных живых, но малоподвижных или сохраняющих малую подвижность короткое время, а в остальное время подвижных. Здесь, на наш взгляд, и произошло разделение иксодоидных клещей на две основные группы – иксодовых клещей с их длительным питанием и аргасовых клещей, питающихся кратковременно. Заметим, что аргасовые клещи в основном являются паразитами птиц, и переходы их к питанию на млекопитающих (включая летучих мышей) всегда вторичны (Филиппова, 1966).

Эволюционное становление длительного питания личинок аргазид можно рассматривать также как приспособление к расселению клещей. Кратковременно питаю-

щиеся нимфы и взрослые клещи принуждены оставаться в укрытии (гнезде, норе, трещине и т.п.) в течение длительного времени. В работе Vial (2009) приводится такой пример. На Мадагаскаре клещи *Ornithodoros porcinus domesticus* Walton, 1962 (переносчики африканской чумы свиней) постоянно обнаруживались на одной и той же свиноферме в течение 8 лет (2000–2008), но отсутствовали на соседних ближних свинофермах в течение всего этого периода. Напомним, что у клещей рода *Ornithodoros* личинки питаются кратковременно, и, видимо, в данных условиях расселение путем случайного заноса было по каким-то причинам невозможно.

Большинство аргасовых клещей – полифаги, зачастую на каждой фазе развития (включая несколько нимфальных фазы) они питаются на разных хозяевах (исключение представляют отдельные редкие виды, например *O. megnini*, личинки и нимфы которого паразитируют в ушном проходе копытных, а взрослые клещи обитают во внешней среде, об их питании ничего не известно). Клещи приспособляются не к конкретному хозяину, а к среде обитания (норе или гнезду), и нападают на животное, посещающее эту нору (Vial, 2009).

Согласно результатам лабораторных исследований, аргасовые клещи способны питаться на разных прокормителях, специализация заключается в том, что, например, виды, в природе паразитирующие на птицах, при лабораторном питании на птицах поглощают большее количество крови и откладывают больше яиц, чем при питании на мелких млекопитающих, но успешно питаются на этих млекопитающих и откладывают яйца. То же касается и паразитов мелких млекопитающих, более успешно питающихся на основных хозяевах (Galun et al., 1978).

Паразиты рукокрылых, считающиеся строго видоспецифичными олигофагами, даже в качестве основного хозяина могут иметь несколько видов рукокрылых, кроме того, могут питаться на млекопитающих, не относящихся к рукокрылым. Так, среди хозяев–прокормителей *Chiropterargas confusus* (Hoogstraal, 1955) обнаружено 4 вида рукокрылых – основных хозяев (на которых питались более 5% клещей). Всего в природе было найдено 12 прокормителей и один хозяин, не относящийся к рукокрылым. У паразита летучих мышей *Argas vespertilionis* (Latreille, 1796) выявлено 6 основных хозяев, а всего – 42 прокормителя, и 3 вида хозяев, не относившихся к рукокрылым (Sándor et al., 2021).

Таким образом, можно заключить, что, за редчайшими исключениями, в ходе эволюции аргасовые клещи приспособлялись не к конкретным хозяевам, а к определенным биотомам (habitats), и в дальнейшем специализировались к питанию кровью постоянных обитателей этих биотопов.

Анализ накопленных к настоящему моменту данных по сравнительной морфологии, физиологии, палеонтологии и молекулярной генетике аргасовых клещей и родственных групп позволяет сделать несколько более или менее вероятных предположений о происхождении и начальных этапах эволюции аргасовых клещей.

Происхождение общей эволюционной ветви, впоследствии разделившейся на иксодовых и аргасовых клещей, датируется поздним пермским периодом ($\sim 260 \pm 21$ mya), примерно совпадая с пермским вымиранием (Mans et al., 2019), а расхождение общего ствола иксодоидей на ветви предковых форм Argasidae и Ixodidae произошло в триасе (аргазиды отделились от предкового ствола примерно 223 ± 20 mya, а иксодиды 234 ± 18 mya) (Mans et al., 2019).

Предки общего ствола иксодоидных клещей (Ixodidae, Argasidae, Nuttalliellidae) не были кровососами и были близки к современным представителям Holothyridae

(Леонович, 2023). Кровососание, а затем и временный эктопаразитизм появились после расхождения основных стволов (Ixodidae, Argasidae и Nuttalliellidae), независимо в каждой группе, причем клещи-нутталлиелиды генетически ближе к аргасовым клещам, чем к иксодовым.

На начальных этапах эволюции аргасовых клещей питание кровью было кратковременным, видимо, на всех фазах развития. Длительное питание развилось вторично у личинок и способствовало расселению клещей. Сохранение кратковременного питания можно объяснить приспособлением к обитанию в гнездах птиц или в убежищах, посещаемых птицами, а позднее – и в норах млекопитающих. Перемещение гнатосомы на вентральную часть идиосомы препятствовало счесыванию клеща при кратковременном питании, кратковременное питание привело к сохранению и развитию коксальных желез как основного органа для удаления излишней жидкости при кровососании.

Адаптация к биотопам-укрытиям (гнездам, норам, трещинах в скалах, под отслоившейся корой деревьев и т.п.) способствовала становлению полифагии и способностей к длительному голоданию.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках Государственной темы «Разработка современных основ систематики и филогенетики паразитических и кровососущих членистоногих» (Гос. регистрационный номер: АААА-А19-119020790133-6).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных, соответствующих критериям Директивы 2010/63/EU.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор данной работы заявляет, что у него нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балашов Ю.С. 2009. Паразитизм клещей и насекомых на наземных позвоночных СПб, Наука, 357 с. [Balashov Yu.S. 2009. Parazitizm kleshchei i nasekomykh na nazemnykh pozvonochnykh. St Petersburg: Nauka, 357 p. (In Russian)].
- Григорьева Л.А. 2015. Особенности развития таёжного клеща (*Ixodes persulcatus* Sch.: Ixodinae: Ixodidae) в условиях природных биотопов Ленинградской области. Труды Зоологического института РАН 319 (2): 269–281. [Grigoryeva L.A. 2015. Osobennosti razvitiya taezhnogo kleshcha (*Ixodes persulcatus* Sch.: Ixodinae: Ixodidae) v usloviyakh prirodnykh biotopov Leiningradskoi oblasti. Trudy Zoologicheskogo instituta RAN 319 (2): 269–281. (In Russian)]. <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2015.319.2.269>
- Леонович С.А. 2019. О типах паразитизма иксодовых клещей (Ixodidae). Паразитология 53 (5): 416–420. [Leonovich S.A. 2019. Types of parasitism of hard ticks (Ixodidae). Parazitologiya 53 (5): 416–420. (In Russian)]. <https://doi.org/10.1134/S0031184719050053>.
- Леонович С.А. 2023. О происхождении иксодовых клещей (Parasitiformes, Ixodidae). Паразитология 57 (2): 91–107. [Leonovich S.A. 2023. On the origin of ixodid ticks (Parasitiformes, Ixodidae). Parazitologiya 57 (2): 91–107. (In Russian)]. DOI: 10.31857/S0031184723020011; EDN: AZSEGG
- Наумов Р.Л. 2006. Продолжительность жизни клеща *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) в центральной России. Паразитология 40 (4): 384–395. [Naumov R.L. 2006. The longevity of the tick *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) in central Russia. Parazitologiya 40 (4): 384–395. (In Russian)].
- Поспелова-Штром М.В. 1953. Клещи-орнитодорины и их эпидемиологическое значение. М., 1953 [Pospelova-Shtrom M.V. 1953. Kleshchi-ornotodorony i ikh epidemiologicheskoe znachernie, Nauka, Moscow, 1953 (In Russian)].

- Филиппова Н.А. 1966. Аргасовые клещи (Argasidae). Фауна СССР. Паукообразные. Т. IV, вып. 3. Ленинград, Наука, 251 с. [Filippova N.A. 1966. Argasovye kleshchi (Argasidae). Fauna SSSR. Paukoobraznye. V. 4, № 3, Leningrad, Nauka, 251 pp. (In Russian)].
- Audy R.F., Radovsky F.J., Vercammen-Grandjean P.H. 1972. Neosomy: radical intrastadial metamorphosis associated with arthropod symbioses. *Journal of Medical Entomology* 9 (6): 487–494. <https://doi.org/10.1093/jmedent/9.6.487>
- Barker S.C., Murrel A., 2004. Systematics and evolution of ticks with a list of valid genus and species names. *Parasitology* 129 Suppl.: 15–36. doi: 10.1017/s0031182004005207
- Barker S.C., Murrel A. 2008. Systematics and evolution of ticks with a list of valid genus and species names. In: Bowman A., Nutall P. (Eds). *Ticks: biology, disease and control*. Cambridge University Press. 325 pp. DOI: <https://doi.org/10.1017/CBO9780511551802.002>
- Barker S., Walker A.R. 2014. Ticks of Australia. The species that infest domestic animals and humans. *Zootaxa* 3816 (1): 1–144. DOI: 10.11646/zootaxa.3816.1.1
- Beati L., Klompen H. 2019. Phylogeography of Ticks (Acari: Ixodida). *Annual Review of Entomology* 64: 379–97. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-020117-043027>
- Burger T.D., Shao R., Labruna M.B., Barker S.C. 2014. Molecular phylogeny of soft ticks (Ixodida: Argasidae) inferred from mitochondrial genome and nuclear rRNA sequences. *Ticks and Tick-Borne Diseases* 5 (2): 195–207. DOI: 10.1016/j.ttbdis.2013.10.009
- Chitimia-Dobler L., Mans B.J., Handschuh S., Dunlop J.A. 2022. A remarkable assemblage of ticks from mid-Cretaceous Burmese amber. *Parasitology* 149: 820–830. <https://doi.org/10.1017/S0031182022000269>
- Dusbabek F., Leonovich S.A. 1988. Circadian basis of assembly pheromone response in *Argas (Parsicargas) persicus*. *Experimental and Applied Acarology* 4: 319–334.
- El Shoura S.M., Hoogstraal H., Roshdy M.A. 1984. *Nuttalliella namaqua* (Ixodoidea: Nuttalliellidae): female internal morphology. *Journal of Parasitology* 70: 114–120.
- Estrada-Peña A., Mangold A.J., Nava S., José M., Venzal J.M., Labruna M., Guglielmone A.A. 2010. A review of the systematics of the tick family Argasidae (Ixodida). *Acarologia* 50 (3): 317–333. DOI: 10.1051/acarologia/20101975
- Galun R., Sternberg S., Mango C. 1978. Effects of host spectra on feeding behaviour and reproduction of soft ticks (Acari: Argasidae). *Bulletin of Entomological Research* 68 (1): 153 – 157. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0007485300007239>
- Guglielmone A.A., Robbins R.G., Apanaskevich D.A., Petney T.N., Estrada-Peña A., Horak I.G., Shao R., Barker S.C., 2010. The Argasidae, Ixodidae and Nuttalliellidae (Acari: Ixodida) of the world: a list of valid species names. *Zootaxa* 2528: 1–28.
- Hoogstraal H. 1985. Argasid and nuttallelid ticks as parasites and vectors. *Advances in parasitology* 24: 135–238.
- Horak I.G., Camicao J.-L., Keirans J.E. 2002. The Argasidae, Ixodidae and Nuttalliellidae (Acari: Ixodida): A world list of valid tick names. *Experimental and Applied Acarology* 28 (1–4): 27–54. DOI: 10.1023/a:1025381712339
- Hornok S., Murányi D., Kontschán J., Vuong Tan Tu. 2019. Description of the male and the larva of *Ixodes collaris* Hornok, 2016 with drawings of all stages. *Parasites & Vectors* 12: 144. <https://doi.org/10.1186/s13071-019-3365-3>
- Kaufman W.R., Flynn P.C., Reynolds S.E. 2010. Cuticular plasticization in the tick, *Amblyomma hebraeum* (Acari: Ixodidae): possible roles of monoamines and cuticular pH. *Journal of Experimental Biology* 213 (16): 2820–2831. <https://doi.org/10.1242/jeb.044412>
- Klompen H., 2010. Holothyrids and ticks: new insights from larval morphology and DNA sequencing, with the description of a new species of *Diplothyryus* (Parasitiformes: Neothyridae). *Acarologia* 50(2): 269–285. DOI: 10.1051/acarologia/20101970
- Klompen J.S.H., Oliver Jr J.H. 1993. Systematic relationships in the soft ticks (Acari: Ixodida: Argasidae). *Systematic Entomology* 18 (4): 313–331. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.1993.tb00669.x>
- Klompen H., Grimaldi D., 2001. First Mesozoic record of a parasitiform mite: a larval argasid tick in Cretaceous amber (Acari: Ixodida: Argasidae). *Annals of Entomological Society of America* 94 (1): 10–15. [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2001\)094\[0010:FMROAP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2001)094[0010:FMROAP]2.0.CO;2)
- Latif A.A., Putterill J.F., de Klerk D.G., Pienaar R., Mans B.J. 2012. *Nuttalliella namaqua* (Ixodoidea: Nuttalliellidae): first description of the male, immature stages and re-description of the female. *PLoS ONE* 7(7): e41651. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0041651>

- Lehtinen P. 1991. Revision of the old world Holothyridae (Arachnida : Anactinotrichida : Holothyrina). *Invertebrate Taxonomy* 9 (4): 767–826. <https://doi.org/10.1071/IT9950767>
- Mans B.J., Andersen J.F., Francischetti I.M.B., Valenzuela J.G., Schwan T.G., Pham V.M., Garfield M.K., Hammer C.H., Ribeiro J.M.C. 2008. Comparative sialomics between hard and soft ticks: Implications for the evolution of blood-feeding behavior. *Insect Biochemistry and Molecular Biology* 38 (1): 42–58. <https://doi.org/10.1016/j.ibmb.2007.09.003t>
- Mans B.J., de Klerk D., Pienaar R., Latif A.A. 2011. Nuttalliella namaqua: a living fossil and closest relative to the ancestral tick lineage: implications for the evolution of blood-feeding in ticks. *PLoS ONE* 6(8): e23675. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0023675>
- Mans B.J., de Castro M.H., Pienaar R., de Klerk D., Gaven P., Genu S., et al. 2016. Ancestral reconstruction of tick lineages. *Ticks Tick Borne Dis.* 7: 509–535. doi: 10.1016/j.ttbdis.2016.02.002
- Mans B.J., Featherston J.c.C, Kvas M., Pillay R.-A., de Klerk D.G., Pienaar R., de Castro M.H., Schwan T.G., Lopez J.E., Teel P., Pérez de León A.A., Sonenshine D.E., Egekwu N.I., Bakkes D.K., Heyne H., Kanduma E.G., Nyangiwe N., Bouattour A., Latif A.A. 2019. Argasid and ixodid systematics: Implications for soft tick evolution and systematics, with a new argasid species list. *Ticks and Tick-borne Diseases* 10 (1): 219–240. <https://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2018.09.010>
- Mans B.J., Kelava S., Pienaar R., Featherston J., de Castro M.H., Quetglas J., Reeves W.K., Durden L.A., Miller M.M., Laverty T.M., Shao R., Takano A., Kawabata H., Moustafa M.A.M., Nakao R., Matsuno K., Greay T.L., Evasco K.L., Barker D., Barker S.C. 2021. Nuclear (18S-28S rRNA) and mitochondrial genome markers of *Carios (Carios) vespertilionis* (Argasidae) support *Carios* Latreille, 1796 as a lineage embedded in the Ornithodorinae: re-classification of the *Carios* sensu Klompen and Oliver (1993) clade into its respective subgenera. *Ticks and Tick-Borne Diseases* 12 (4): 101688. doi: 10.1016/j.ttbdis.2021.101688
- Manzano-Román R., Díaz-Martín V., de la Fuente J., Pérez-Sánchez R. 2012. Soft ticks as pathogen vectors: distribution, surveillance and control. In: *Parasitology* (Ed. by M.M. Shah). Open Access. DOI: 10.5772/32521
- Peñalver E., Arillo A., Delclòs X., Peris D., Grimaldi D.A., Anderson S.R., Nascimbene P.C., Pérez-de la Fuente R. 2017. Ticks parasitized feathered dinosaurs as revealed by Cretaceous amber assemblages. *Nature Communications* 8: 1924. DOI: 10.1038/s41467-017-01550-z
- Poinar G. 1995. First fossil soft tick, *Ornithodoros antiquus* n. sp. (Acari: Argasidae) in Dominican amber with evidence of their mammalian host. *Cellular and Molecular Life Sciences* 51 (4): 384–387. DOI: 10.1007/BF01928900
- Pugh P.J.A. 1997. Spiracle structure in ticks (Ixodida: Anactinotrichida: Arachnida): Resume, taxonomic and functional significance. *Biological Reviews of Cambridge Philosophical Society* 72: 549–564. doi:10.1017/s0006323197005094
- Ribeiro J.M.R., Labruna M.B., Mans B.J., Maruyama S.R., Francischetti I.M.B., Barizon G.C., de Miranda Santos I.K.F. 2012. The sialotranscriptome of *Antricola delacruzi* female ticks is compatible with non-hematophagous behavior and an alternative source of food. *Insect Biochemistry and Molecular Biology* 42 (3): 332–342. <https://doi.org/10.1016/j.ibmb.2012.01.003>
- Rothschild M. 1992. Neosomy in fleas, and the sessile life-style. *Journal of Zoology* 226 (4): 613–629. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1992.tb07504.x>
- Sándor A.D., Mihalca A.D., Domşa C., Péter Á., Hornok S. 2021. Argasid ticks of palearctic bats: distribution, host selection, and zoonotic importance. *Frontiers in Veterinary Science* 8: 684737. doi: 10.3389/fvets.2021.684737
- Sonenshine D.E., Clifford G.M., Kohls G.M. 1962. The identification of larvae of the genus *Argas* (Acarina: Argasidae). *Acarologia* 4 (2): 193–214.
- Shepherd J.G. 2021. Record longevity and reproduction of an African tick, *Argas brumpti* (Ixodida: Argasidae). *Journal of Medical Entomology* 59 (2): 777–778. DOI: 10.1093/jme/tjab205
- Vial I. 2009. Biological and ecological characteristics of soft ticks (Ixodida: Argasidae) and their impact for predicting tick and associated disease distribution. *Parasite* 16: 191–202. <http://dx.doi.org/10.1051/parasite/2009163191>
- Woodring J.P. 1973. Comparative morphology, function and homologies of the coxal glands of Oribatid mites (Arachnida, Acari). *Journal of Morphology* 139: 407–429. doi:10.1002/jmor.1051390404

ON THE ORIGIN OF SOFT TICKS
(PARASITIFORMES, IXODOIDEA, ARGASIDAE)

S. A. Leonovich

Keywords: Argasidae, origin, bloodsucking, adaptations

SUMMARY

The origin of the common evolutionary branch of soft and hard ticks is dated to the later Permian, approximately coinciding with the Permian extinction, and divergence of the common branch of Ixodoidea into ancestral forms of Argasidae and Ixodidae occurred in the Triassic.

Ancestors of the common branch of Ixodoidea (Ixodidae, Argasidae, Nuttalliellidae) were not bloodsucking arthropods and were closely related to modern representatives of Holothyridae. Bloodsucking and, later, temporary ectoparasitism had developed only after divergence of the main branches (Ixodidae, Argasidae and Nuttalliellidae), independently in each group.

At early stages of the soft tick evolution, bloodsucking was a short-time process, long-time feeding had developed later in larvae and promoted dispersal of ticks. Maintenance of the short-time feeding can be explained by adaptation to dwelling in bird nests or in shelters visited by birds, and later, also in mammal burrows. Displacements of gnathosome to the ventral side of idiosome hampered combing of a parasite from the host during short-time bloodsucking. Short-time feeding resulted in maintenance and development of coxal glands as the main organ for removal of superfluous liquid during bloodsucking.

Adaptation to shelter habitats (nests, burrows, rock crevices, under dead tree cork, etc.) promoted development of polyphagia and adaptations for long-term starvation.