

# 蜱类系统学研究进展

杨晓军, 陈 泽, 刘敬泽\*

(河北师范大学生命科学学院, 石家庄 050016)

**摘要:** 本文介绍了近年来蜱的编目和分类及系统发育和演化等方面的研究进展。对软蜱科 (Argasidae) 说明了属的变动; 硬蜱科 (Ixodidae) 介绍了璃眼蜱亚科 (Hyalomminae) 和凹沟蜱亚科 (Bothriocrotoninae) 以及相应变动的属 (新建的凹沟蜱属 *Bothriocroton* 和须角蜱属 *Cornupalpatum*, 合并的牛蜱属 *Boophilus*、暗眼蜱属 *Anocentor* 和盲花蜱属 *Aponomma*)。根据新的分类变更对已知种类进行了分析。至 2006 年, 世界已知蜱类有 3 科 18 属 897 种, 中国有 2 科 10 属 119 种。阐明了有关蜱类系统发育研究的主要观点, 并讨论了其不足和有待深入研究的问题。目前, 把形态学和分子生物学数据结合在一起的全证据方法, 并结合蜱类和不同宿主之间的关系、动物地理学、古生物学以及比较寄生虫学的资料, 成为解决蜱类系统发育问题的有效途径。

**关键词:** 蜱; 分类学; 系统学; 编目; 分类订正; 系统发育

中图分类号: Q969 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2007)09-0941-09

## Advances in systematics of ticks

YANG Xiao-Jun, CHEN Ze, LIU Jing-Ze\* (College of Life Sciences, Hebei Normal University, Shijiazhuang 050016, China)

**Abstract:** In recent years, there has been much progress in our understanding of the cataloguing and classification, and the phylogeny and evolution of ticks. Alternations at the generic level in soft ticks (Argasidae) were introduced. One subfamily, the Hyalomminae, had been combined with Rhipicephalinae, and the Bothriocrotoninae n. subfamily had been created recently in hard ticks (Ixodidae). The *Bothriocroton* n. genus was created to house an early-diverging lineage of endemic Australian ticks that used to be in the genus *Aponomma* (ticks of reptiles), and the *Cornupalpatum* n. genus was created for a fossil species, *Cornupalpatum burmanicum* Poinar & Brown, 2003. The genus *Boophilus* became a subgenus of the genus *Rhipicephalus*, and the genus *Anocentor* was sunk into the genus *Dermacentor*. The genus *Aponomma* in part became a synonym of *Bothriocroton* and in part a synonym of *Amblyomma*. Thus, the name of *Anocentor* and *Aponomma* is no longer a valid genus name, respectively. The numbers of tick species are recalculated according to the nomenclature revised. In total, there are 3 families 18 genera and 897 species of ticks in the world, while the Chinese tick fauna consists of 119 species in 2 families 10 genera. We also introduced the main hypotheses about the phylogeny of ticks and discussed some questions in it. The effective understanding of the tick phylogeny relies on the total-evidence approach combining the morphological characters and molecular data, and the references that concern the relationships between ticks and different hosts, zoogeography, palaeontology and comparative parasitology.

**Key words:** Tick; taxonomy; systematics; cataloguing; taxonomic revision; phylogeny

蜱类是陆生脊椎动物专性、非永久性的体外寄生虫, 它们通过直接叮咬或携带病原体对宿主造成伤害 (Klompen *et al.*, 1996)。关于蜱的分类地位, 学者们意见并不完全一致 (Klompen *et al.*, 1996;

Filippova, 1997)。根据 Barker (1952, 1958) 的分类体系, 蜱类隶属节肢动物门 (Arthropoda), 蛛形纲 (Arachida), 蜱螨亚纲 (Acari), 寄螨目 (Parasitiformes), 蜱亚目 (Ixodides), 蜱总科

基金项目: 河北省科技厅重大项目 (06649043D)

作者简介: 杨晓军, 男, 1965 年生, 副教授, 博士, 主要从事动物分子遗传与系统学研究, E-mail: yangxj86@163.com

\* 通讯作者 Author for correspondence, E-mail: jzliu21@heinfo.net

收稿日期 Received: 2007-01-25; 接受日期 Accepted: 2007-07-31

(Ixodoidea), 蜱总科又下设 3 个科, 即硬蜱科 (Ixodidae)、软蜱科 (Argasidae) 和纳蜱科 (Nuttalliellidae)。根据 Evans (1992) 的分类体系, 蜱类隶属节肢动物门, 蛛形纲, 蜱螨亚纲, 寄螨总目 (Parasitiformes), 蜱目 (Ixodida) 蜱目下直接分为硬蜱科、软蜱科和纳蜱科。二者的分歧主要集中在总目、目、亚目和总科的认定上。

蜱的传统分类主要以形态学为依据 (邓国藩, 1978; Hoogstraal and Aeschlimann, 1982; 邓国藩等, 1989; 邓国藩和姜在阶, 1991)。蜱类在第 3 对或第 4 对基节有一对气门, 气门孔由气门板环绕; 口下板延长而凸出, 后弯的齿用以固着在宿主上; 跗节 I 背面有一个明显的感觉器官, 即哈氏器 (Haller's organ) (Sonenshine, 1991)。硬蜱科身体背面有突起坚硬的月形盾板, 在雌蜱和未成熟蜱覆盖背面前部, 在雄蜱覆盖整个背部; 背面可见假头; 气门板突出, 在基节 IV 后面的腹面; 除了在盾板附近, 覆盖物上具有细小的褶或皱纹; 须肢第 IV 节缩小、内陷在第 III 节腔内 (Sonenshine, 1991)。软蜱科身体背面覆盖物革质, 无盾板; 假头在腹面或近端点, 背面不可见; 气门板不明显, 位于基节 III 和 IV 之间的后外侧; 须肢基节长度几乎相等, 第 IV 节不内陷或近端点 (Sonenshine, 1991)。纳蜱科的特征介于前两者之间, 目前只有对雌蜱的描述。纳蜱的雌蜱身体前部背面有一个革质的具有乳头的假盾区; 覆盖物卷绕, 高度褶皱; 须肢只有 3 节, 顶端关节没有明显缩小或内陷 (Sonenshine, 1991)。

早期蜱分类学主要基于形态学特征, 而蜱的分子分类学是 20 世纪 90 年代初才开始应用并发展起来 (Klompen *et al.*, 1996, 2000, 2002; Zahler *et al.*, 1997; Dobson and Barker, 1999; Hutcheson *et al.*, 2000; Murrell *et al.*, 2001b; Barker and Murrell, 2002)。

Monis (1999) 提出, 明晰的分类系统对寄生虫学领域的研究极为重要, 它不但为寄生虫提供种的鉴定方法, 为研究寄生虫生物学提供框架, 而且也是进行有效诊断及管理寄生虫和寄生疾病的需要 (Monis *et al.*, 2002)。本文主要依据 Evans (1992) 的分类体系从蜱的编目和分类以及系统发育等方面对蜱类系统学研究进展进行概述。

## 1 编目和分类研究进展

### 1.1 高级阶元的变动

林奈最早建立了蜱螨属, 当时仅有埃及璃眼蜱

*Hyalomma aegyptium* 和蓖子硬蜱 *Ixodes ricinus*。随后 Latreille 对“tiques”分类, 并于 1795 年把蜱类划分成 11 个属, 其中的两个就是锐缘蜱属 *Argas* 和硬蜱属 *Ixodes* (Nuttall and Warburton, 1911; Barker and Murrell, 2004)。随着分类学的发展, 蜱的种类逐渐增多, 分类地位逐渐上升, 由属上升到总科、亚目甚至目。

20 世纪初期多数学者根据 Nuttall 等 (1908) 的观点, 将蜱列入蜱螨目 (Acarina) 中的蜱总科。Barker (1952) 把蜱类提升为蜱螨目中的蜱亚目。后来, Barker (1958) 补充了之前未包括的科, 并作了较高分类阶元的变更。这些结果得到多数学者的采纳。Krantz (1978) 认为蛛形纲应划分为 11 个亚纲, 蜱螨类应提升为蜱螨亚纲, 蜱类则作为寄螨目下的蜱亚目。虽然 Krantz (1978) 在亚纲与目的分类阶元与其他学者有所不同, 但蜱类仍作为一个亚目而独立存在。亚目以下的分类系统, 学者们基本同意设立一个蜱总科, 下分硬蜱科、软蜱科和纳蜱科 (邓国藩, 1978)。因此, 根据 Barker 的分类体系, 蜱类应隶属节肢动物门, 蛛形纲, 蜱螨亚纲, 寄螨目, 蜱亚目, 蜱总科。这一分类体系后来被广泛采用 (邓国藩, 1978; 邓国藩和姜在阶, 1991; Sonenshine, 1991; Balashov, 2004; Gonzalez-Acuna and Guglielmo, 2005), 但蜱总科这一阶元目前已较少直接使用 (Camicas *et al.*, 1998; Horak *et al.*, 2002; de la Fuente, 2003)。

Lindquist (1984) 认为蜱螨是一个单系的自然类群, 在蜱螨亚纲内节腹螨类和寄螨类是姐妹群, 它们又与真螨类构成姐妹群 (图 1:A)。虽然 Woolley (1988) 把寄螨类和真螨类划分为一个同生群, 第一次把蜱类提升到了目 (Ixodida), 但没有得到广泛认同。后来, Wheeler 和 Hayashi (1998) 用形态特征及分子生物学特征 (18S rDNA、28S rDNA) 相结合的全证据方法证实了蜱螨是单系类群, 这为确立蜱螨亚纲的 3 个类群 (3 个总目) 提供了依据。Lehtinen (1991) 认为哈氏器、能收缩的颚体、及相似的颚体基部肌肉组织等特征是蜱类和巨螨类 (Holothyrida) 共有的衍生特征, 并以此为基础提出了巨螨类是蜱类姐妹群的假说 (图 1:B)。后来 SSU rDNA 分析 (Dobson and Barker, 1999) 及形态学和 SSU rDNA、LSU rDNA、16S rDNA 数据结合的全证据分析 (Klompen *et al.*, 2000) 都支持这一假说。因此, 寄螨类是一个单系的自然类群, 把寄螨类划为巨螨目 (Holothyrida) 中气门目 (Mesostigmata) 和蜱目 3 个类群是客观的。

Evans (1992) 在总结前人工作的基础上认为蜱

螨亚纲由 3 个总目和 7 个目组成：真螨总目 (Acaritiformes) (前气门目 (Prostigmata) 无气门目 (Astigmata) 甲螨目 (Oribatida))、寄螨总目 (巨螨目、中气门目、蜱目) 和节腹螨总目 (Opilioacariformes) (节腹螨目 (Opilioacarida))。根据 Evans (1992) 的观

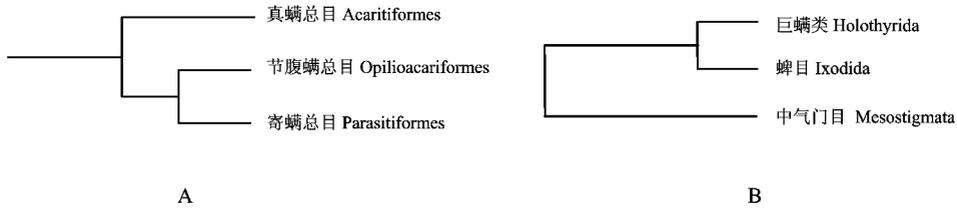


图 1 蜱螨的系统发育

Fig. 1 Acari phylogeny

A: 引自 Lindquist (1984) Adapted from Lindquist (1984); B: 引自 Lehtinen (1991) Adapted from Lehtinen (1991).

## 1.2 科以下阶元的重要分类变动和订正

原有的分类体系在科以下水平有了明显变动和修订。这是因为强调分类类群必须是单系,而且认为这样的分类能准确反映有机体的演化历史(系统发育) (Barker and Murrell, 2004)。

**1.2.1 属的修订:**在软蜱科中,较认可的属包括锐缘蜱属 *Argas*、残喙蜱属 *Otobius*、钝缘蜱属 *Ornithodoros*、匙喙蜱属 *Antricola*、伪盾蜱属 *Nothoaspis* (邓国藩等, 1989; Sonenshine, 1991),但软蜱科分类一直存在相当大的争议 (Klompen *et al.*, 1996),尤其是亚属的划分非常混乱。Klompen 和 Oliver (1993)对软蜱科的系统关系进行研究后,不仅把原来的匙喙蜱属、伪盾蜱属、与蝙蝠有关的锐缘蜱属 (败蜱亚属 *Carios*) 及部分钝缘蜱属合并成为一个新的败蜱属 *Carios*,且把原来的 *Alveonasus* 属降为锐缘蜱属的一个亚属。因此,软蜱科现有 4 个属:败蜱属 *Carios* (包含 *Antricola*、*Parantricola*、*Subparmatus*、*Nothoaspis*、*Reticulinasus* 和 *Carios* 亚属)、钝缘蜱属 *Ornithodoros* (仅含 *Ornithodoros* 亚属)、残喙蜱属 *Otobius* 和锐缘蜱属 *Argas* (含 *Alveonasus*、*Argas*、*Ogadenus*、*Proknekalia* 和 *Secretargas* 亚属)。随着属的变更,属内种的数量和名称也随之发生了相应的变动 (Klompen *et al.*, 1996)。这是目前变动最大的一个类群。修订后的属已被广泛接受 (Klompen *et al.*, 1996; Horak *et al.*, 2002; Barker and Murrell, 2004; Balashov, 2004) 并得到分子生物学证据的有力支持 (Black *et al.*, 1997; Ushijima *et al.*, 2003)。

在硬蜱科中,学者们基本能接受各类群间的关系 (Klompen *et al.*, 1996)。Barker 和 Murrell (2002),提出把暗眼蜱属 *Anocentor* (含 *A. nitens* 和 *A.*

点 蜱类应属于节肢动物门,蛛形纲,蜱螨亚纲,寄螨总目,蜱目,其中蜱目包括 3 个科:硬蜱科、软蜱科和纳蜱科。近年来,这一分类体系逐渐受到人们的重视并开始得到应用 (张智强和梁来荣, 1997; Mans and Neitz, 2004)。

*dissimilis*) 归到革蜱属 *Dermacentor* 中,因为只有把暗眼蜱属的种类并入后,革蜱属才能成为单系的类群 (Horak *et al.*, 2002; Barker and Murrell, 2004)。

Murrell 等 (2001a)、Murrell 和 Barker (2003) 提出把牛蜱属 *Boophilus* 归为扇头蜱属 *Rhipicephalus* 的亚属,扇头蜱属才是单系类群,否则是并系。如果把扇头蜱属的一些种或种群提升到属的阶元也可解决并系问题,但这样不仅会大大增加属名的数量,且把这个属分解成大量新属的证据还不足 (Barker and Murrell, 2002)。

Horak 等 (2002) 结合 Klompen 等 (2002) 的研究结果把盲花蜱属 *Aponomma* 的一部分 (5 个澳大利亚本土种) 移入新建的凹沟蜱属 *Bothriocroton*, 其余 20 个种移入花蜱属 *Amblyomma*。因此,盲花蜱属不再以属的形式存在。

由于属名的变动引起蜱类名称变动的种类达 120 种以上,可查阅相应的蜱类名录 (Horak *et al.*, 2002; Barker and Murrell, 2004; Klompen, 2005)。

**1.2.2 增加了一个化石新属:**须角蜱属 *Cornupalpatum*, 这个属只有 1 种,即缅甸须角蜱 *Cornupalpatum burmanicum* Poinar & Brown, 2003, 是根据白垩纪琥珀中幼蜱进行描述的,而且这种蜱与盲花蜱属的有些种很类似 (Poinar and Brown, 2003)。

**1.2.3 增加了一个新亚科:**凹沟蜱亚科 (Bothriocrotoninae), 这是 Klompen 等 (2002) 专门为凹沟蜱属 *Bothriocroton* Keirans, King & Sharrad, 1994 创建的新亚科,包括 5 种蜱: *Bothriocroton glebopalma*、*B. auruginans*、*B. concolor*、*B. hydrosauri* 和 *B. undatum* (原来均属于盲花蜱属)。主要宿主为爬行动物,分布在澳大利亚。

1.2.4 把璃眼蜱亚科( *Hyalomminae* )并入扇头蜱亚科( *Rhipicephalinae* ):许多学者提出璃眼蜱亚科与扇头蜱亚科应是同物异名,因为扇头蜱亚科不包含璃眼蜱亚科时是并系( *Klompfen et al.*, 2000, 2002; *Murrell et al.*, 2001b)。因此,璃眼蜱亚科应包含在扇头蜱亚科中( *Barker and Murrell*, 2002 )。

### 1.3 蜱的有效属、有效种及其总数

1.3.1 世界蜱类名录:目前,国外较有影响的分类名录有 8 个:(1) *Keirans*( 1992 );(2) *Camicas* 等( 1998 );(3) *Keirans* 和 *Robbins*( 1999 );(4) *Walker* 等( 2000 );(5) *Horak* 等( 2002 ),不仅第一次把牛蜱属的 5 个种全部移到扇头蜱属,而且在其中增加了一个新亚科(凹沟蜱亚科)和一个新属(凹沟蜱属),并把盲花蜱属的一部分合并到花蜱属,另一部分合并到新建的凹沟蜱属;(6) *Barker* 和 *Murrell*( 2004 )简称 2004 名录,下同),是目前最全的名录,是对 *Keirans*( 1992 )、*Camicas* 等( 1998 )、*Keirans* 和 *Robbins*( 1999 )、*Horak* 等( 2002 )名录的一个总结;(7) *Klompfen*( 2005 )的《*Synopsis of the Ixodida of the World*》发表在互联网上,但其中的名称和数量少于 2004 名录;(8)《*Browse Taxonomic Tree*》( *Anonym*, 2006 ),也是发表在互联网上的世界蜱类名录,虽然只记述了 17 个属,但其中的种类多于 *Klompfen*( 2005 )的统计。

1.3.2 中国蜱类名录:中国有影响的蜱类名录有 2 个:(1) *邓国藩*( 1978 )编著的《中国经济昆虫志:第十五册:蜱总科》,列举了硬蜱科和软蜱科两大类共 79 种,因出版较早,种类明显不足;(2) *邓国藩*和 *姜在阶*( 1991 )编著的《中国经济昆虫志:第三十九册:蜱螨亚纲:硬蜱科》,列举了硬蜱科硬蜱属( 20 种)、血蜱属 *Haemaphysalis*( 43 种)、革蜱属( 13 种)、花蜱属( 4 种)、盲花蜱属( 4 种)、璃眼蜱属 *Hyalomma*( 7 种)、扇头蜱属( 5 种)、异扇蜱属 *Anomalohimalaya*( 2 种)和牛蜱属( 1 种)。

与 *邓国藩*和 *姜在阶*( 1991 )的名录相比,于 *于心*等( 1997 )关于新疆蜱类名录里,硬蜱科的硬蜱属中新出现了伯氏硬蜱 *I. berlesei*、雷氏硬蜱 *I. redikorzevi*、哈萨克硬蜱 *I. kazakstani*,异扇蜱属中新出现了洛氏异扇蜱 *A. lotozky*,扇头蜱属中新出现了舒氏扇头蜱 *R. schulzei*、俄扇头蜱 *R. rossicus*;软蜱科中有锐缘蜱属( 3 种)、钝缘蜱属( 3 种)。值得注意的是,于心等( 1997 )名录中的翘缘锐缘蜱 *A. reflexus* 是新疆分布的普通锐缘蜱 *A. vulgaris* 的误定( *邓国藩*, 1983 )。此外,盾糙璃眼蜱 *H. scupense* 几乎在所有世界名录

中都未以种的形式出现,在 *Klompfen*( 2005 )的名录中更是明确的将其列为 *Hyalomma detritum* *Schulze*, 1919 的亚种之一。

此外,拟日锐缘蜱 *Argas assimilis* ( *邓国藩*和 *宋杰益*, 1983 )、北京锐缘蜱 *A. beijingensis*( *邓国藩*, 1983 )、中华败蜱 *C. sinensis*( *Horak et al.*, 2002 ) (= 中华锐缘蜱 *A. sinensis*, *裘明华*和 *朱朝军*, 1982 )未出现在国内名录中。需要明确的是,新疆血蜱 *Haemaphysalis xinjiangensis* 是由 *邓国藩*在 1980 年定名发表的,后来他认为和丹氏血蜱 *H. danieli* 是同物异名( *邓国藩*和 *姜在阶*, 1991 );壤塘硬蜱 *Ixodes rangtangensis* 是 *邓国藩*在 1973 年定名发表的,后来他认为和寄麝硬蜱 *I. moschiferi* 是同物异名( *邓国藩*, 1986; *邓国藩*和 *姜在阶*, 1991 )。由于这两个种都是由他来定名并由他自己修订的,所以,应将其从 2004 名录中剔除。

*Robbins*( 2005 )报道了台湾蜱类名录,软蜱科的罗氏锐缘蜱 *Argas robertsi*、短小败蜱 *Carios pusillus* (= *Argas pusillus*, *Horak et al.*, 2002 )、卡佩纳败蜱 *C. capensis* (= *Ornithodoros capensis*, *Horak et al.*, 2002 ) 3 种和硬蜱科的心形花蜱 *Amblyomma cordiferum*、灰黄花蜱 *A. helvolum*、变异花蜱 *A. varanense* (= *A. lucasi* 或 *A. barbouri*, *邓国藩*和 *姜在阶*, 1991 )、台岛血蜱 *Haemaphysalis taiwana*、日本硬蜱 *Ixodes nipponensis* 5 种全都列入 2004 的名录中,但未列入国内的蜱类名录中。这样至少就有 7 种( *A. varanense* 已在前面计数)可加到中国的名录中,尤其是增加了败蜱属的种,使中国的软蜱科由原来的 2 个属变成了 3 个属。最后,中国的蜱类应是 2 科 10 属 119 种。

1.3.3 世界蜱类总数统计: *Balashov*( 2004 )曾提到世界已知的蜱类中,纳蜱科只有 1 种,软蜱科约 180 种,硬蜱科约 680 种。在 2004 名录里,世界蜱类共计 3 科 18 属 899 种(不含亚种)。根据 *Klompfen*( 2005 )的统计,纳蜱科有 1 属 1 种,软蜱科有 4 属 181 种,硬蜱科有 13 属 686 种,共计 3 科 18 属 868 种。在《*Browse Taxonomic Tree*》( *Anonym*, 2006 )中,纳蜱科有 1 属 1 种,软蜱科有 4 属 186 种,硬蜱科有 12 属 684 种,共计 3 科 17 属 871 种(其中未包括须角蜱属及种)。

如果 *Klompfen*( 2005 )和《*Browse Taxonomic Tree*》( *Anonym*, 2006 )中统计的数字还不完全的话,那么基于 *Barker* 和 *Murrell*( 2004 )的统计结果,世界上目前已知的蜱类就可能是 3 科 18 属 897 种。

## 2 蜱类系统发育研究进展

Hoogstraal 和 Aeschlimann(1982)根据蜱类的形态学特征、生活史和宿主特异性的有关数据,第一次建立了蜱类系统发育树,并据此提出了关于蜱类系统发育的假说。这在当时极大推进了对蜱类各类群间关系的认识。后来, Filippova(1993, 1994)利用电子显微镜观察了蜱类雄性腹部骨板、肛瓣体毛序等外部形态学特征,以此为依据对硬蜱科的前沟型(Prostriata)和后沟型(Metastriata)的蜱类进行系统发育研究并提出了相应的假说。但 Hoogstraal 和 Aeschlimann(1982)及 Filippova(1993, 1994)的假说直到 20 世纪 90 年代才开始得到验证。这和当时利用分子特征对蜱类的系统发育进行分析紧密相关(Barker and Murrell, 2002, 2004; Balashov, 2004)。同时,表皮碳水化合物比较也用于推测蜱类种群的系统发育(Estrada-Pena *et al.*, 1994, 1997)。

此外,从形态学和其他表型特征推测的关于蜱类系统发育和演化的研究也取得了明显进展(Klompen, 1992, 1999; Klompen and Oliver, 1993; Hutcheson *et al.*, 1995; Klompen *et al.*, 1997, 2000; Borges *et al.*, 1998; Beati and Keirans, 2001; Murrell *et al.*, 2001a)。基于 Black 和 Piesman(1994)、Crampton 等(1996)、Black 等(1997)、Dobson 和 Barker(1999)、Klompen 等(2000)和 Murrell 等(2001a)对 DNA 序列和表型的分析, Barker 和 Murrell(2004)提出了蜱类系统发育关系的假说,为人们理解蜱类生物学和表型演化提供了一种框架。

在蜱类系统发育的分析中,选择与蜱类最近的姐妹群作外群不仅有助于揭示蜱类演化,而且可为系统发育树找到根(Barker and Murrell, 2004)。已有的结果表明蜱类的姐妹群是巨螨类 Holothyrida(Dobson and Barker, 1999; Klompen *et al.*, 2000)。然而,仍需更多的证据才能确定巨螨类就是蜱类的姐妹群(Barker and Murrell, 2004)。

### 2.1 蜱类系统发育的若干假说及 Barker-Murrell 氏学说

最有影响的蜱类系统发育假说是由 Hoogstraal 和 Aeschlimann(1982)根据形态学、生活史和宿主相关数据的综合特征提出。将硬蜱划为两个不分等级的群,即前沟型(Prostriata)和后沟型(Metastriata),或 5 个亚科:硬蜱亚科、花蜱亚科(Amblyomminae)、血蜱亚科(Haemaphysalinae)、璃眼蜱亚科、扇头蜱亚科。

后 4 个亚科包括在后沟型中,并以假定的从“原始”到“衍生”的顺序列出。

Filippova(1993, 1994)也以形态学特征为依据提出另一个有影响的系统发育假说,将硬蜱分为 2 个族,其中花蜱族 Amblyommini 有 4 个亚族(花蜱亚族(Amblyommini s. s.)、血蜱亚族(Haemaphysalini)、革蜱亚族(Dermacentorini)和异扇蜱亚族(Anomalohimalaini)),而扇头蜱族(Rhipicephalini)包括 2 个亚族(扇头蜱亚族(Rhipicephalini s. s.)和巨蜱亚族(Margaropini))。

对于上述两种假说,后来的分析中虽然对血蜱亚科/血蜱亚族(血蜱属)、璃眼蜱亚科(璃眼蜱属)以及璃眼蜱亚科和扇头蜱亚科的组合具有良好支持,但不支持 Hoogstraal 的扇头蜱亚科(不包括璃眼蜱属是并系的)或者 Filippova 的花蜱亚科(不包括扇头蜱亚科是并系);盲花蜱属和花蜱属在后沟型的基部,但这两个属相对于血蜱属和衍生的后沟型(斑蜱属-巨蜱属 *Cosmiomma-Margaropus* 谱系)可能是并系(Black and Piesman, 1994; Klompen *et al.*, 1997)。显然,只基于表型特征不能解决蜱类系统发育关系中的问题。

Barker 和 Murrell(2004)总结了前人对蜱类 DNA 序列和各种表型特征的分析结果,提出了蜱类系统发育关系的假说(图 2)。认为软蜱类由两个亚科组成:锐缘蜱亚科(Argasinae)〔锐缘蜱属〕和钝缘蜱亚科(Ornithodorinae)〔钝缘蜱属、败蜱属和残喙蜱属〕;硬蜱科由 5 个亚科组成:硬蜱亚科(硬蜱属中有澳大利亚-新几内亚谱系和其余硬蜱属谱系)、凹沟蜱亚科(凹沟蜱属)、花蜱亚科(花蜱属)、血蜱亚科(血蜱属)以及扇头蜱亚科(扇头蜱属、革蜱属、璃眼蜱属、诺蜱属、斑蜱属、扇革蜱属、异扇蜱属、巨蜱属 *Margaropus*)。纳蜱科只有一个纳蜱亚科(纳蜱属)。其中,凹沟蜱亚科是将盲花蜱属的 5 个种修订为凹沟蜱属后建立的一个新亚科(Klompen *et al.*, 2002);把璃眼蜱亚科并入到扇头蜱亚科之中(Barker and Murrell, 2002);牛蜱属成为扇头蜱属的一个亚属(Murrell *et al.*, 2001a; Murrell and Barker, 2003)。此外,结合蜱类的古生物学、动物地理学及其他生物学特性后,认为蜱类的系统发育树还能反映出蜱类的华彩、生活史、原型宿主、特殊类群、最初演化的地方及蜱类吸血特性的演化等(Murrell and Barker, 2004)。这个假说为我们了解蜱类生物学特性和演化历史提供了比较客观的依据。

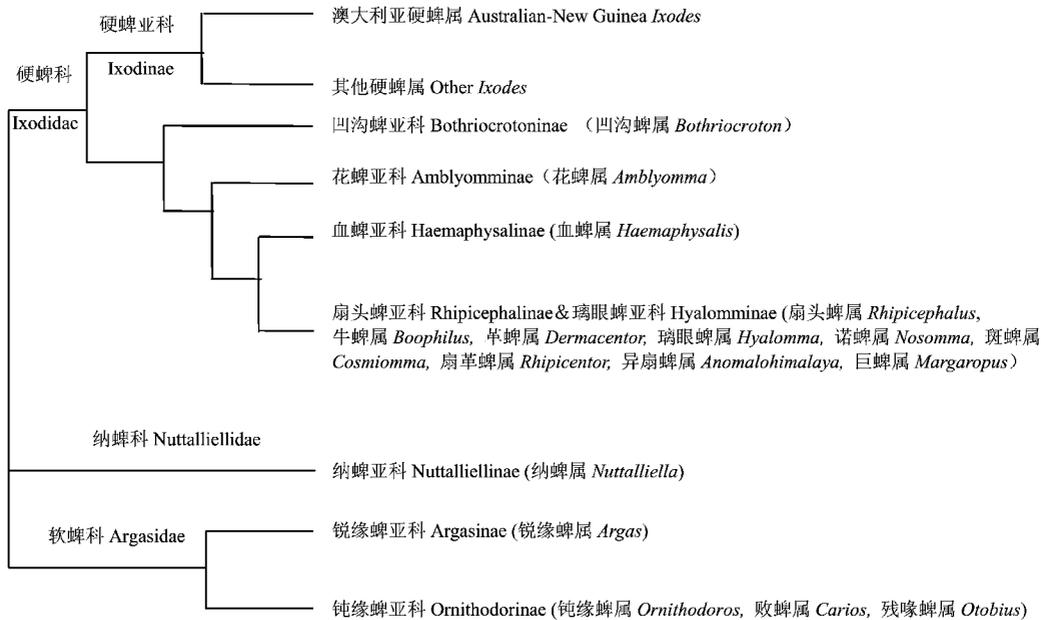


图 2 蜱类系统发育关系的假说(引自 Barker 和 Murrell, 2004)

Fig. 2 Working hypothesis for the phylogenetic relationships of ticks (Adapted from Barker and Murrell, 2004)

## 2.2 对 Barker-Murrell 氏学说的修订和完善

Barker-Murrell 氏学说是依据最为丰富并已得到普遍接受的假说,但仍有许多问题有待进一步研究。

**2.2.1 软蜱科的系统发育:** Klompen (1992) 及 Klompen 和 Olive (1993) 研究了软蜱的形态学和系统学,并且确定有两个谱系,即锐缘蜱亚科和钝缘蜱亚科。Black 和 Piesmar (1994) 及 Crampton 等 (1996) 通过 16S rDNA、18S (SSU) V4 rDNA 和 28S (LSU) rDNA 研究发现软蜱科是并系,但随后用完整的 18S (SSU) rDNA 序列研究表明软蜱科是单系 (Black *et al.*, 1997)。这表明软蜱科的系统发育还需要更多的证据支持。

**2.2.2 澳大利亚蜱类的新谱系:** 基于 SSU rDNA 分析 (Dobson and Barker, 1999) 和形态学证据 (Klompen *et al.*, 1997) 尽管已把原属于盲花蜱属 3 个类群之一的“澳大利亚本土盲花蜱”谱系独立为一个新的凹沟蜱属和相应的亚科 (Klompen *et al.*, 2002), 但 Klompen 等 (2002) 认为这个属与其他后沟型谱系的关系仍存在不确定性。因此,需要进一步的证据来支持这个属就是其他后沟型的姐妹群。

**2.2.3 扇头蜱类的系统发育:** Murrell 等 (1999, 2000, 2001b) 及 Beati 和 Keirans (2001) 分别利用分子和形态学特征推测了这个类群的系统发育。Barker-Murrell 氏学说中关于扇头蜱类的系统发育关系沿用了 Murrell 等 (2001b) 的观点,扇头蜱类的系统发育树所反映的分类关系有 5 点特征:(1) *Anocentor*

*nitens* 包含在革蜱属中;(2) *Hyalomma aegyptium* 是 *Hyalommasta Schulze*, 1930 亚属中的唯一一种,也嵌入在 *Hy.* (*Hyalomma*) 亚属的谱系中,同时 *Hyalomma aegyptium* 是 *Hyalomma* 属的模式种,所以 *Hyalommasta* 亚属是无效的,应删除 (Robbins *et al.*, 1998);(3) 还没有得到斑蜱属、巨蜱属和异扇蜱属的分子数据;(4) 牛蜱类作为扇头蜱属中的亚属是单系,有坚实的分子和形态学证据 (Murrell *et al.*, 2001a, 2001b);(5) 牛蜱亚属 + 巨蜱属是 *Rhipicephalus* (*Digineus*) = *R. evertsi* 群) 亚属 + *R. pravus* 群的姐妹群有充分的分子和形态学证据 (Mangold *et al.*, 1998; Murrell *et al.*, 2000, 2001b; Beati and Keirans, 2001)。这说明扇头蜱类的系统发育关系还需要进一步的明晰。

## 3 问题和展望

自 20 世纪 90 年代分子生物学方法应用到蜱的分类和系统学研究以来,人们对蜱类的认识有了很大进步。然而,各种新方法的使用,包括遗传分类学和分子分类学,都没有真正解决蜱类寄生状态的起源时间、它们的原始宿主、3 个科之间的系统发育关系以及蜱类与寄螨类之间的系统发育关系等问题,且仍是假说性的。

### 3.1 蜱类的姐妹群

主要有两个竞争性假说:(1) 蜱类的姐妹群是

巨螨类((( Ixodida, Holothyrida), Mesostigmata), Opilioacariformes); (2) 蜱类的姐妹群是中气门类 Mesostigmata((( Ixodida, Mesostigmata), Holothyrida), Opilioacariformes)。虽然目前的证据都支持巨螨类是蜱类的姐妹群(Dobson and Barker, 1999; Klompen *et al.*, 2000), 但仍需要更多的证据才能确定这一点。这就需要对各大类的代表种类进行更为细致的研究和分析。只有发现蜱类最亲近的姐妹群, 才能为蜱类的系统发育树找到根并真正揭示有关蜱类演化的规律。

### 3.2 蜱类 3 个科的系统发育关系

硬蜱科、软蜱科和纳蜱科的系统发育关系仍没有得到解决, 这是由于自从发现和描述了纳蜱的雌蜱以来, 一直都没有再次采到纳蜱 *Nuttalliella namaqua* 的标本, 无法得到这个种的分子生物学数据及更多的表型特征(Barker and Murrell, 2002)。显然, 重新获得纳蜱是解决蜱类 3 个科之间系统发育关系的关键。

### 3.3 硬蜱属的单系或并系性

传统上常把硬蜱属作为单系类群, 但有证据表明硬蜱属有两个主要的谱系, 即澳大利亚硬蜱属和其他硬蜱属(Klompen, 1999; Klompen *et al.*, 2000)(图 2)。但形态学和分子学特征为硬蜱属的单系性只提供了微弱的证据(Klompen *et al.*, 1997, 2000; Dobson and Barker, 1999)。Xu 等(2003)还在蓖子硬蜱 *I. ricinus* 复合体中找到了 11 种不是单系的证据, 除非把另外的 3 种 *I. muris*、*I. minor* 和 *I. granulatus* 加到这个复合体中。虽然 Guglielmone 等(2006)基于 16S mt rDNA 序列和形态学特征对 *I. stilesi* 的系统发育位置进行了确定, 但由于多数硬蜱属的种还没有研究, 无法准确知道现存的硬蜱属究竟有多少种属于澳大利亚硬蜱属。所以不能确定这个属就是单系(Barker and Murrell, 2004)。今后应通过国际间的标本交换机制尽可能将现有硬蜱属的种类都纳入研究范围, 这样才能解决这个属内的系统发育问题。

### 3.4 须角蜱属与其他属的关系

作为化石种的缅甸须角蜱, 是根据白垩纪时期琥珀中的幼蜱进行描述的, 而且这种蜱与盲花蜱属的有些种很类似(Poinar and Brown, 2003)。因为这个特殊的化石类群只有幼虫的形态学特征, 没有可供比较的活体标本和其他资料, 因此目前尚不能确定这个属与其他属之间的关系。

### 3.5 中国的蜱类需要重新厘定

中国蜱类分类体系一直沿用邓国藩(1978), 邓国藩等(1989), 邓国藩和姜在阶(1991)的体系, 自 1991 年之后没有发生过变动。到目前为止, 有关中国蜱类的数量和种类仍不确定, 也不可能体现蜱类最新的分类修订和变更。此外, 我国蜱类系统学的研究方法还主要集中在传统的形态学描述和初步借助于 RAPD-PCR 技术进行的物种鉴定阶段(杨晓军等 2007)。这就需要我们首先对已记述的种类重新进行整理和厘定, 通过 DNA 分子序列测定等方法对一些外观特征易于混淆的种和疑似同物异名的种进行分析; 其次, 通过更广泛更细致的本底调查和研究, 彻底弄清这些蜱类的生物学特性、宿主的类型和范围以及分布特点等表型特征, 为蜱类系统发育研究提供基础资料; 最后通过全证据的方法对中国的蜱类进行系统发育分析, 从而提高中国蜱类系统学研究的水平。

越来越多地研究表明, 任何单一的方法都不能从根本上解决蜱类系统发育的问题。把形态学和分子生物学数据结合在一起的全证据方法, 并结合有关蜱类和不同宿主之间的关系、动物地理学、古生物学以及比较寄生虫学(寄生状态类型的进化)的资料是解决蜱类系统发育问题的有效方法。此外, 由于蜱类线粒体基因组的研究已经为观察蜱类系统发育及演化提供了新视角, 研究各亚科和它们的姐妹群(巨螨类和中气门类)的线粒体全基因组序列, 对于揭示这些节肢动物系统学的实质有很大作用(Barker and Murrell, 2004)。因此, 随着更多新技术和新方法的不断引入和广泛应用, 蜱类系统学的研究必然会取得新进展。

### 参 考 文 献 (References)

- Anonym 2006. Browse Taxonomic Tree. [http://nature.org.cn/sp/browse\\_taxa.php](http://nature.org.cn/sp/browse_taxa.php).
- Balashov YS, 2004. The main trends in the evolution of ticks (Ixodida). *Entomol. Rev.*, 83: 909–923.
- Barker EW, 1952. An introduction to acarology. In: Xin JL ed. Applied Acarology. Shanghai: Fudan University Press. 1.
- Barker EW, 1958. Guide to the families of mites. In: Xin JL ed. Applied Acarology. Shanghai: Fudan University Press. 1.
- Barker SC, Murrell A, 2002. Phylogeny, evolution and historical zoogeography of ticks: A review of recent progress. *Exp. Appl. Acarol.*, 28: 55–68.
- Barker SC, Murrell A, 2004. Systematics and evolution of ticks with a list of valid genus and species names. *Parasitol.*, 129: 15–36.
- Beati L, Keirans JE, 2001. Analysis of the systematic relationships among

- ticks of the genera *Rhipicephalus* and *Boophilus* (Acari : Ixodidae) based on mitochondrial 12S ribosomal DNA gene sequences and morphological characters. *J. Parasitol.* , 87 : 32 – 48.
- Black WC IV , Klompen JSH , Keirans JE , 1997. Phylogenetic relationships among tick subfamilies (Ixodida : Ixodidae : Argasidae) based on the 18S nuclear rDNA gene. *Mol. Phylogenet. Evol.* , 7 : 129 – 144.
- Black WC IV , Piesman J , 1994. Phylogeny of hard and soft-tick taxa (Acari : Ixodida) based on mitochondrial 16S rDNA sequences. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* , 91 : 10 034 – 10 038.
- Borges LM , Labruna MB , Linardi PM , Ribeiro MF , 1998. Recognition of the tick genus *Anocentor* Schulze, 1937 (Acari : Ixodidae) by numerical taxonomy. *J. Med. Entomol.* , 35 : 891 – 894.
- Camicas JL , Hery JP , Adam F , Morel PC , 1998. Les Tiques du Monde. Nomenclature , Stades Décrits , Hotes , Répartition (Acarida , Ixodida). France : Orstom Editions. 132 – 165.
- Crampton A , McKay I , Barker SC , 1996. Phylogeny of ticks (Ixodida) inferred from nuclear ribosomal DNA. *Int. J. Parasitol.* , 26 : 511 – 517.
- de la Fuente , 2003. The fossil record and the origin of ticks (Acari : Parasitiformes : Ixodida). *Exp. Appl. Acarol.* , 29 : 331 – 344.
- Dobson SJ , Barker SC , 1999. Phylogeny of the hard ticks (Ixodidae) inferred from 18S rRNA indicates that the genus *Aponomma* is paraphyletic. *Mol. Phylogenet. Evol.* , 11 : 288 – 295.
- Estrada-Pena A , Castella J , Morel PC , 1994. Cuticular hydrocarbon composition , phenotypic variability , and geographic relationships in allopatric populations of *Amblyomma variegatum* (Acari : Ixodidae) from Africa and the Caribbean. *J. Med. Entomol.* , 31 : 534 – 544.
- Estrada-Pena A , Osacar JJ , Calvete C , Estrada-Pena R , 1997. Estimation of genetic affinities between sympatric populations of *Rhipicephalus pusillus* ticks (Acari : Ixodidae) by analysis of cuticular hydrocarbons. *Folia Parasit.* , 44 : 147 – 154.
- Evans GO , 1992. Principles of Acarology. Cambridge : CAB International. 377 – 398.
- Filippova NA , 1993. Ventral skeleton of male of ixodid ticks of the subfamily Amblyomminae , its evolution and role for supergeneric taxonomy. *Parazitologiya* , 27 : 3 – 18.
- Filippova NA , 1994. Classification of the subfamily Amblyomminae (Ixodidae) in connection with reinvestigation of chaetotaxy of the annal valve. *Parazitologiya* , 28 : 3 – 12.
- Filippova NA , 1997. Ixodid Ticks of Subfamily Amblyomminae. St. Petersburg : Nauka Publishing House. 446. (in Russian)
- Gonzalez-Acuna D , Guglielmo AA , 2005. Ticks (Acari : Ixodoidea : Argasidae , Ixodidae) of Chile. *Exp. Appl. Acarol.* , 35 : 147 – 163.
- Guglielmo AA , Venzal JM , Gonzalez-Acuna D , Nava S , Hinojosa A , Mangold AJ , 2006. The phylogenetic position of *Ixodes stilesi* Neumann , 1911 (Acari : Ixodidae) : morphological and preliminary molecular evidences from 16S rDNA sequences. *Syst. Parasitol.* , 65 : 1 – 11.
- Hoogstraal H , Aeschlimann A , 1982. Tick-host specificity. *Bull. Soc. Entomol. Suisse.* , 55 : 5 – 32.
- Horak IG , Camicas J , Keirans JE , 2002. The Argasidae , Ixodidae and Nuttalliellidae (Acari : Ixodida) : A world list of valid tick names. *Exp. Appl. Acarol.* , 28 : 27 – 54.
- Hutcheson HJ , Oliver JH Jr , Houck MA , Strauss RE , 1995. Multivariate morphometric discrimination of nymphal and adult forms of the blacklegged tick (Acari : Ixodidae) , a principal vector of the agent of Lyme disease in eastern North America. *J. Med. Entomol.* , 32 : 827 – 842.
- Hutcheson HJ , Black IV WC , Klompen JSH , Keirans JE , Norris DE , Barker SC , 2000. Current progress in tick molecular systematics. In : Kazimirova M , Labuda M , Nuttall PA eds. Proceedings of the 3rd International Conference “Ticks and Tick-borne Pathogens : Into the 21st Century”. Slovakia. 11 – 19.
- Keirans JE , 1992. Systematics of the Ixodida (Argasidae , Ixodidae , Nuttalliellidae) : an overview and some problems. In : Fivaz B , Petney T , Horak I eds. Tick Vector Biology : Medical and Veterinary Aspects. Berlin : Springer-Verlag. 1 – 21.
- Keirans JE , Robbins RG , 1999. A world checklist of genera , subgenera , and species of ticks (Acari : Ixodida) published from 1973 – 1997. *J. Vector. Ecol.* , 24 : 115 – 129.
- Klompen JSH , 2005. Synopsis of the Ixodida of the World. [ <http://insects.tamu.edu/research/collection/hallan/acari/Family/Ixodida1.htm> ].
- Klompen JSH , 1992. Comparative morphology of Argasid larvae (Acari : Ixodida : Argasidae) , with notes on phylogenetic relationships. *Ann. Entomol. Soc. Am.* , 85 : 541 – 560.
- Klompen JSH , 1999. Phylogenetic relationships in the family Ixodidae with emphasis on the genus *Ixodes* (Parasitiformes : Ixodidae). In : Needham GR , Michell R , Horn DJ , Welbourn WC eds. Acarology IV : Symposia. Columbus : Ohio Biological Survey. 349 – 354.
- Klompen JSH , Black WC IV , Keirans JE , Norris DE , 2000. Systematics and biogeography of hard ticks , a total evidence approach. *Cladistics* , 16 : 79 – 102.
- Klompen JSH , Black WC IV , Keirans JE , Oliver JH Jr , 1996. Evolution of ticks. *Annu. Rev. Entomol.* , 41 : 141 – 161.
- Klompen JSH , Dobson SJ , Barker SC , 2002. A new subfamily , Bothriocrotoninae n. subfam. , for the genus *Bothriocroton* Keirans , King & Sharrad , 1994 status amend. (Ixodida : Ixodidae) , and the synonymy of *Aponomma* Neumann , 1899 with *Amblyomma* Koch , 1844. *Syst. Parasitol.* , 53 : 101 – 107.
- Klompen JSH , Oliver JH Jr , 1993. Systematic relationships in the soft ticks (Acari : Ixodida : Argasidae). *Syst. Entomol.* , 18 : 313 – 331.
- Klompen JSH , Oliver JH Jr , Keirans JE , Homsher PJ , 1997. A re-evaluation of relationships in the Metastrata (Acari : Parasitiformes : Ixodidae). *Syst. Parasitol.* , 38 : 1 – 24.
- Krantz GW , 1978. A Manual of Acarology. Oregon : Oregon State University Book Stores Corvallis.
- Lehtinen PT , 1991. Phylogeny and zoogeography of the Holothyrida. In : Dusbabek F , Bukva V eds. Modern Acarology. Hague : SPB Academic Publishing. 101 – 113.
- Lindquist EE , 1984. Current theories on the evolution of major groups of Acari and on their relationships with other groups of Arachnida with consequent implications for their classification. In : Griffiths D , Bowman C eds. Acarology VI (Volume 1). Chichester : Ellis Horwood. 28 – 62.

- Mangold AJ, Bargues MD, Mas-Coma S, 1998. 18S rRNA gene sequences and phylogenetic relationships of European hard-tick species (Acari: Ixodidae). *Parasitol. Res.*, 84: 31–37.
- Mans BJ, Neitz AWH, 2004. Adaptation of ticks to a blood-feeding environment: evolution from a functional perspective. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 34: 1–17.
- Monis PT, 1999. The importance of systematics in parasitological research. *Int. J. Parasitol.*, 29: 381–388.
- Monis PT, Andrews RH, Saint CP, 2002. Molecular biology techniques in parasite ecology. *Int. J. Parasitol.*, 32: 551–562.
- Murrell A, Barker SC, 2003. Synonymy of *Boophilus* Curtice, 1891 with *Rhipicephalus* Koch, 1844 (Acari: Ixodidae). *Syst. Parasitol.*, 56: 169–172.
- Murrell A, Campbell NJ, Barker SC, 2000. Phylogenetic analyses of the rhipicephaline ticks indicate that the genus *Rhipicephalus* is paraphyletic. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 16: 1–7.
- Murrell A, Campbell NJ, Barker SC, 2001a. A total-evidence phylogeny of ticks provides insights into the evolution of life cycles and biogeography. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 21: 244–258.
- Murrell A, Campbell NJ, Barker SC, 2001b. Recurrent gains and losses of large (84–109 bp) repeats in the rDNA internal transcribed spacer 2 (ITS2) of rhipicephaline ticks. *Insect Mol. Biol.*, 10: 587–596.
- Murrell A, Campbell NJ, Barker SC, 1999. Mitochondrial 12S rDNA indicates that the Rhipicephalinae (Acari: Ixodida) is paraphyletic. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 12: 83–86.
- Nuttall GH, Warburton C, 1911. Ticks. A Monograph of Ixodoidea. Part II. Ixodoidea. London, U.K.: Cambridge University Press. 94–95.
- Nuttall GH, Warburton C, Cooper WF, Robinson LE, 1908. Ticks. A Monograph of Ixodoidea. Part I. Argasidae. London, UK: Cambridge University Press. 1–104.
- Poinar JG, Brown AE, 2003. A new genus of hard ticks in Cretaceous Burmese amber (Acari: Ixodida: Ixodidae). *Syst. Parasitol.*, 54: 199–205.
- Qiu MH, Zhu CJ, 1982. A new species of bat ticks from China (Ixodoidea: Argasidae). *Acta Entomologica Sinica*, 25: 328–331. [裘明华, 朱朝君, 1982. 我国蝙蝠蜱一新种(蜱总科: 软蜱科). *昆虫学报*, 25: 328–331]
- Robbins RG, 2005. The ticks (Acari: Ixodida: Argasidae, Ixodidae) of Taiwan: a synonymic checklist. *Proc. Entomol. Soc. Wash.*, 107: 245–253.
- Robbins RG, Karesh WB, Painter RLE, Rosenberg S, 1998. Ticks of the genus *Amblyomma* (Acari: Ixodida: Ixodidae) from white-lipped peccaries, *Tayassu pecari*, in northeastern Bolivia, with comments on host specificity. *Entomol. News*, 109: 172–176.
- Sonenshine DE, 1991. Biology of Ticks. Volume 1. New York: Oxford University Press.
- Teng KF, 1978. Economic Insect Fauna of China. Fasc. 15 Acari: Ixodoidea. Beijing: Science Press. 1–174. [邓国藩, 1978. 中国经济昆虫志, 第 15 册, 蜱总科. 北京: 科学出版社. 1–174]
- Teng KF, 1983. Notes on Chinese ticks of the subgenus *Argas* (Acarina: Argasidae: Argas). *Acta Zool. Sin.*, 8: 255–261. [邓国藩, 1983. 中国锐缘蜱亚属小志. *动物分类学报*, 8: 255–261]
- Teng KF, 1986. Studies on the genus *Ixodes* in China (Acarina: Ixodidae). *Acta Zool. Sin.*, 11: 46–53. [邓国藩, 1986. 中国硬蜱属记述(蜱螨亚纲: 硬蜱科). *动物分类学报*, 11: 46–53]
- Teng KF, Jiang ZJ, 1991. Economic Insect Fauna of China. Fasc. 39 Acari: Ixodidae. Beijing: Science Press. 1–43. [邓国藩, 姜在阶, 1991. 中国经济昆虫志, 第三十九册, 蜱螨亚纲, 硬蜱科. 北京: 科学出版社. 1–43]
- Teng KF, Song JY, 1983. A new species of *Argas* from Jiangxi, China (Acarina: Argasidae). *Acta Zool. Sin.*, 8: 153–156. [邓国藩, 宋杰益, 1983. 江西省锐缘蜱属一新种——(蜱螨目: 软蜱科). *动物分类学报*, 8: 153–156]
- Teng GF, Wang HF, Xin JL et al., 1989. Synopsis of the China Acarology. Science Press, Beijing. [邓国藩, 王慧芙, 忻介六等, 1989. 中国蜱螨概要. 北京: 科学出版社]
- Ushijima Y, Oliver JH Jr, Keirans JE, Tsurumi M, Kawabata H, Watanabe H, Fukunaga M, 2003. Mitochondrial sequence variation in *Carios capensis* (Neumann), a parasite of seabirds, collected on Torishima island in Japan. *J. Parasitol.*, 89: 196–198.
- Walker JB, Keirans JE, Horak IG, 2000. The Genus *Rhipicephalus* (Acari: Ixodidae): A Guide to the Brown Ticks of the World. Cambridge and New York: Cambridge University Press. 500–610.
- Wheeler WC, Hayashi CY, 1998. The phylogeny of the extant Chelicerate orders. *Cladistics*, 14: 173–192.
- Woolley TA, 1988. Acarology. Mites and Human Welfare. John Wiley, New York. 484.
- Xu G, Fang QQ, Keirans JE, Durden LA, 2003. Molecular phylogenetic analyses indicate that the *Ixodes ricinus* is paraphyletic group. *J. Parasitol.*, 89: 452–457.
- Yang XJ, Chen Z, Liu JZ, 2007. Research techniques and advances on tick systematics and taxonomy. *J. Hebei Normal University (Natural Science)*, 31(2): 244–251. [杨晓军, 陈泽, 刘敬泽, 2007. 蜱类系统分类学研究技术与进展. *河北师范大学学报(自然科学版)*, 31(2): 244–251]
- Yu X, Ye RY, Gong ZD, 1997. The Ticks Fauna of Xinjiang. Urumqi: Technological and Medical Publishing House. 4–36. [于心, 叶瑞玉, 龚正达, 1997. 新疆蜱类志. 乌鲁木齐: 新疆科技卫生出版社. 4–36]
- Zahler M, Filippova NA, Morel PC, Gothe R, Rinder H, 1997. Relationships between species of the *Rhipicephalus sanguineus* group: A molecular approach. *J. Parasitol.*, 83: 302–306.
- Zhang ZQ, Liang LR, 1997. An Illustrated Guide to Mites of Agricultural Importance. Shanghai: Tongji University Press. 4 pp. [张智强, 梁来荣, 1997. 农业螨类图解检索. 上海: 同济大学出版社. 4 页]

(责任编辑: 袁德成)