

УДК 576.895.421+595.421 : 575.21

© 1994

**ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ И МЕЖВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ
ФОРМЫ ГНАТОСОМЫ У ЧЕТЫРЕХ ВИДОВ ИКСОДОВЫХ КЛЕЩЕЙ
(IXODOIDEA: IXODIDAE)**

О. В. Волцит, И. Я. Павлинов

С помощью новых методов «геометрической морфометрии» исследована изменчивость формы гнатосомы на всех фазах развития у четырех видов подрода *Ixodes* (s. str.). Показано, что у всех видов изменение формы гнатосомы от личинки к самке происходит в едином направлении, и эти трансформации формы крайне незначительны, тогда как размер гнатосомы увеличивается очень резко. По мужской линии, наоборот, форма гнатосомы резко трансформируется, а размер ее изменяется слабо. Межвидовые различия формы гнатосомы у личинок, нимф и самок изученных видов очень невелики, что можно объяснить общим сходством экологических потребностей и адаптивностью признаков, выбранных для анализа. Большая изменчивость формы гнатосомы самцов также связана с их биологическими особенностями.

Изменчивость иксодовых клещей исследовалась с разных точек зрения (Филиппова, 1977; Другова, 1985; Окулова, 1980; Окулова и др., 1991; Волцит, 1991б, 1994), однако использовавшиеся до сих пор методы позволяли проанализировать либо наличие, либо отсутствие каких-то качественных признаков, либо размерные характеристики. В последнее время, занимаясь проблемой онтогенетической изменчивости и аллометрии иксодид (Волцит, 1991а, 1991б, 1992а, 1992б), мы столкнулись с проблемой описания изменений формы различных структур твердого скелета, которые невозможно сделать с помощью стандартных методов морфометрии.

В настоящей работе для изучения изменения формы гнатосомы использован новый методический подход, названный его авторами «геометрической морфометрией» (Bookstein, 1989, 1990, 1991; Bookstein, Sampson, 1987; Rohlf, 1991, 1993; Rohlf, Slice, 1991; Rohlf, Marcus, 1994). Суть подхода — количественное описание морфологического объекта не стандартными линейными промерами, а координатами точек на поверхности этого объекта. Соответственно эти координаты используются при сравнении разных объектов, в результате получается некая обобщенная картина изменчивости формы. Данный подход реализован в форме нескольких компьютерных программ (см. ниже), одна из примечательных черт которых состоит в том, что на выходе они дают информацию преимущественно в графической, а не цифровой форме. Несмотря на то что сами разработчики этих программ подчеркивают их некоторую «сырость», по крайней мере некоторые вопросы разнообразия формы морфологических объектов они действительно позволяют решать.

Предварительные результаты наших исследований опубликованы в отдельной статье, где основное внимание уделено методической стороне работы (Павлинов и др., 1994). Там же дана специальная терминология, используемая при описании результатов. В настоящем сообщении подробно рассмотрены изменения формы гнатосомы в онтогенезе 4 видов рода *Ixodes*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работа выполнена в основном на материале коллекций Зоологического музея МГУ, а также коллекций Зоологического института РАН, любезно предоставленных авторам Н. А. Филипповой.

В качестве объекта исследований нами были выбраны 4 вида клещей, относящихся к подроду *Ixodes* (s. str.). Два из них — *I. ricinus* и *I. persulcatus* — относятся к одной группе видов и проявляют весьма тесные родственные связи (Филиппова, 1977). В то же время сравнительно-онтогенетические данные выявляют родственные связи этих видов с двумя другими, выбранными нами для исследования, — *I. redikorzevi* и *I. laguri* (Филиппова, 1977).

Форма гнатосомы (снизу) задавалась системой точек, координаты которых исходно определялись с помощью окулярной сетки на микроскопических препаратах особей. Было измерено по 15 экз. всех фаз и полов для каждого вида. Полученные данные приводились к одному масштабу.

Схемы строения гнатосомы (вид снизу) у разных фаз выбранных видов представлены на рис. 1. Все рисунки даны в одном масштабе, что позволяет судить не только об особенностях строения гнатосомы, но и о соотношении размеров этого органа у разных фаз разных видов. На схеме (рис. 1, с) показаны точки, координатами которых задавалась форма гнатосомы.

Одно из основных требований использованного нами метода — гомология соответствующих точек у всех анализируемых особей. Данное условие существенно ограничивает выбор потенциальных объектов исследования. Например, невозможно сравнить форму гнатосомы видов подродов *Ixodes* (s. str.) и *Scaphixodes*, так как у видов последнего подрода на некоторых фазах отсутствуют аурикулы, и поэтому невозможно найти точки, гомологичные данной структуре у видов первого подрода. Отсутствие аурикул у личинки и самца *Ixodes (Scaphixodes) signatus* не позволяет проанализировать изменение формы гнатосомы в онтогенезе даже одного этого вида. Столь жесткие требования и определили выбор объектов для настоящего исследования. С одной стороны, это виды, имеющие единый тип строения гнатосомы, с другой — это орган, форма которого может быть описана достаточно большим количеством точек, для которых возможно установить гомологию.

Для анализа изменчивости формы были использованы три компьютерные программы. Вся работа была выполнена на двух уровнях: проводился поэкземплярный анализ и анализ обобщенных показателей для фаз.

Программа GRF (Rohlf, Slice, 1991) использована для анализа изменчивости положения каждой отдельной точки: визуализацией степени и направления преобразований служат эллипсоиды рассеяния точек у разных особей (рис. 2). С помощью этой программы вычислялись координаты точек обобщенных (consensus) конфигураций для каждой отдельной особи и каждой отдельной фазы. Они использовались в дальнейшем при работе как с самой программой GRF, так и с программами TPSRW и TPSLINE. В первом случае по обобщенным конфигурациям определялись указанные эллипсоиды, алгоритмом оптимизации служил *generalized resistant fitting*.

Программа TPSRW (Rohlf, 1993) использована для «разложения» изменчивости формы гнатосомы на независимые составляющие, называемые относительными искажениями или трансформациями (*relative warps*). При поэкземплярном анализе использованы обобщенные конфигурации индивидов, при сравнении фаз соответственно обобщенные конфигурации этих фаз. Во всех вычислениях в качестве стандарта (*reference configuration*) использовано усредненное (для данной анализируемой совокупности) значение координат, коэффициент энергии искажения (*bending energy*) вы-

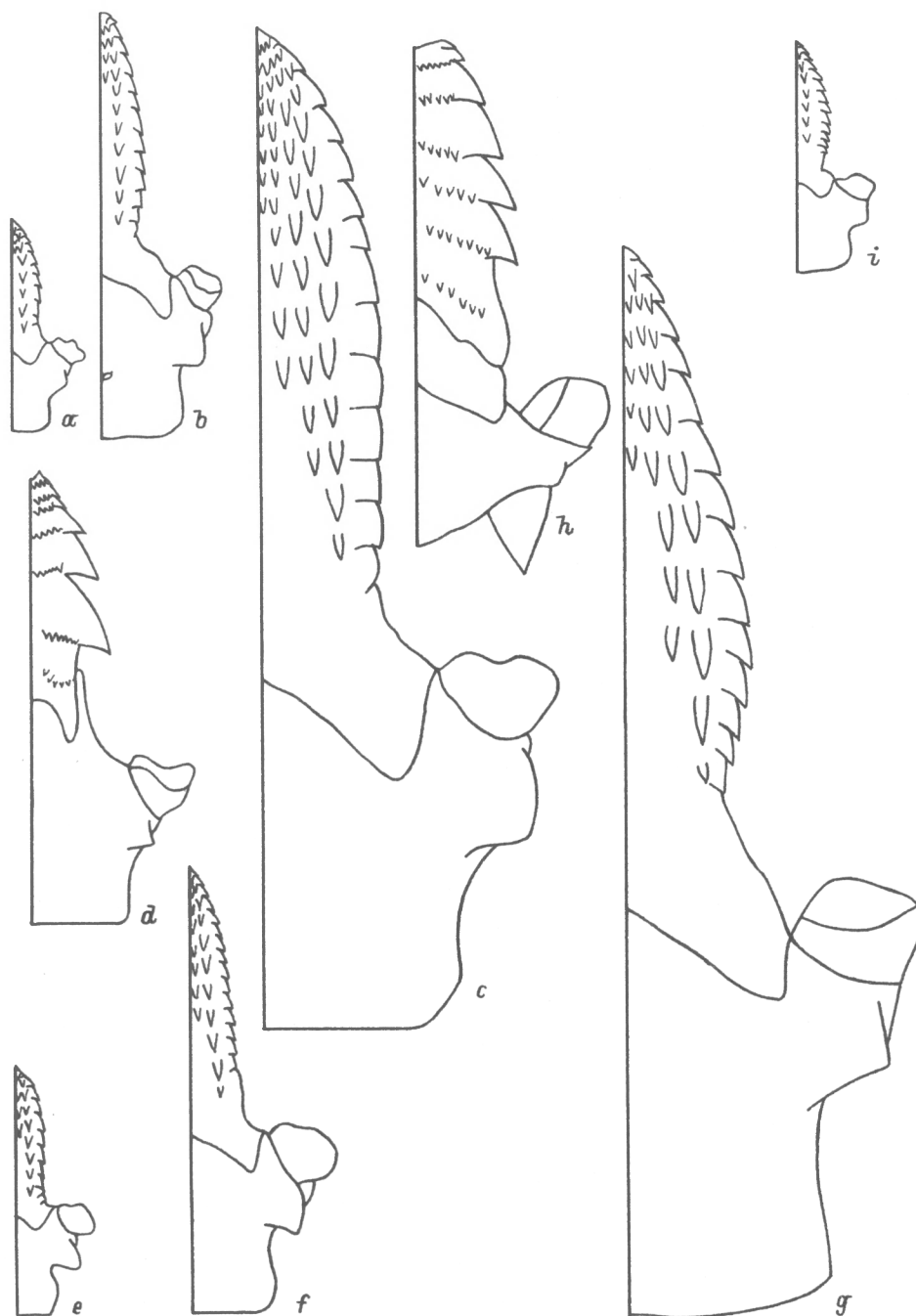


Рис. 1. Схемы строения гнатосомы (вид снизу).

Ixodes ricinus: a — личинка, b — нимфа, c — самка, d — самец; *I. persulcatus*: e — личинка, f — нимфа, g — самка, h — самец; *I. laguri*: i — личинка, j — нимфа, k — самка, l — самец; *I. redikorzevi*: m — личинка, n — нимфа, o — самка, p — самец. Цифрами обозначены точки, координатами которых задавалась форма гнатосомы.

Fig. 1. Gnathosopa shape (schematically, ventral view, scaled) for different ontogenetic phases and sexes in each of *Ixodes* species.

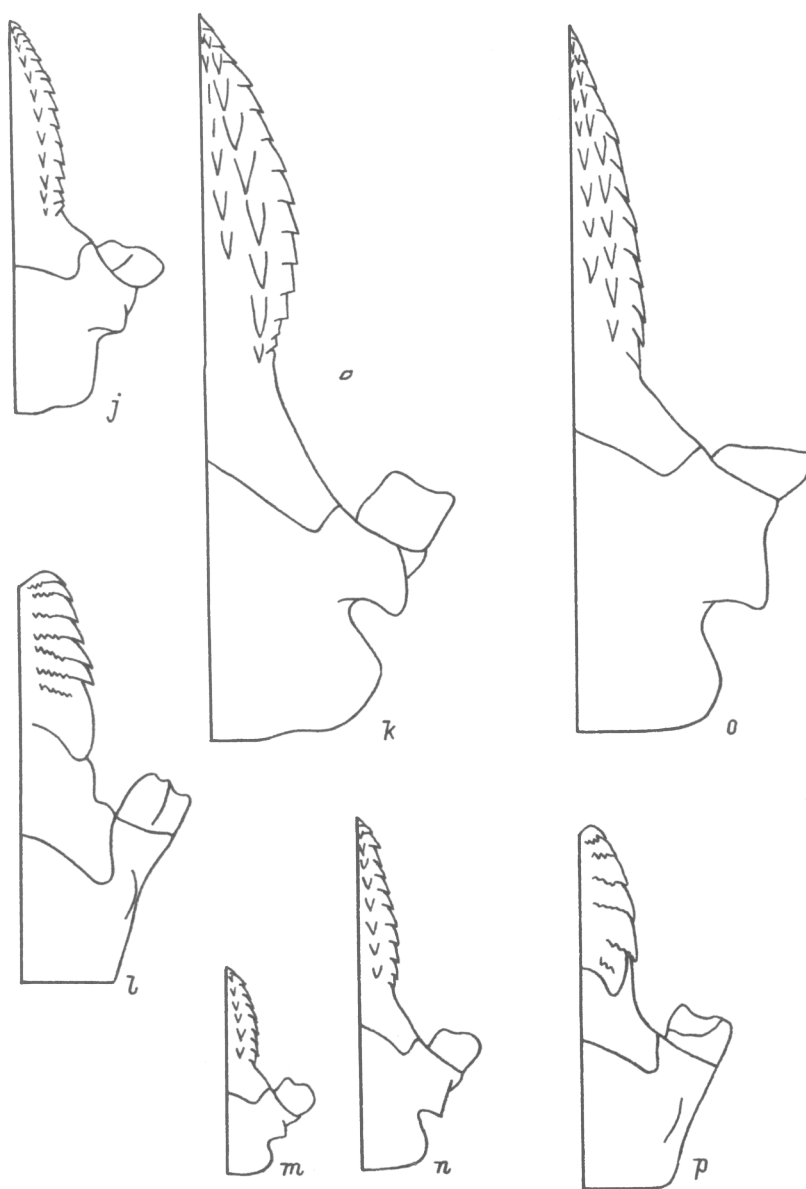
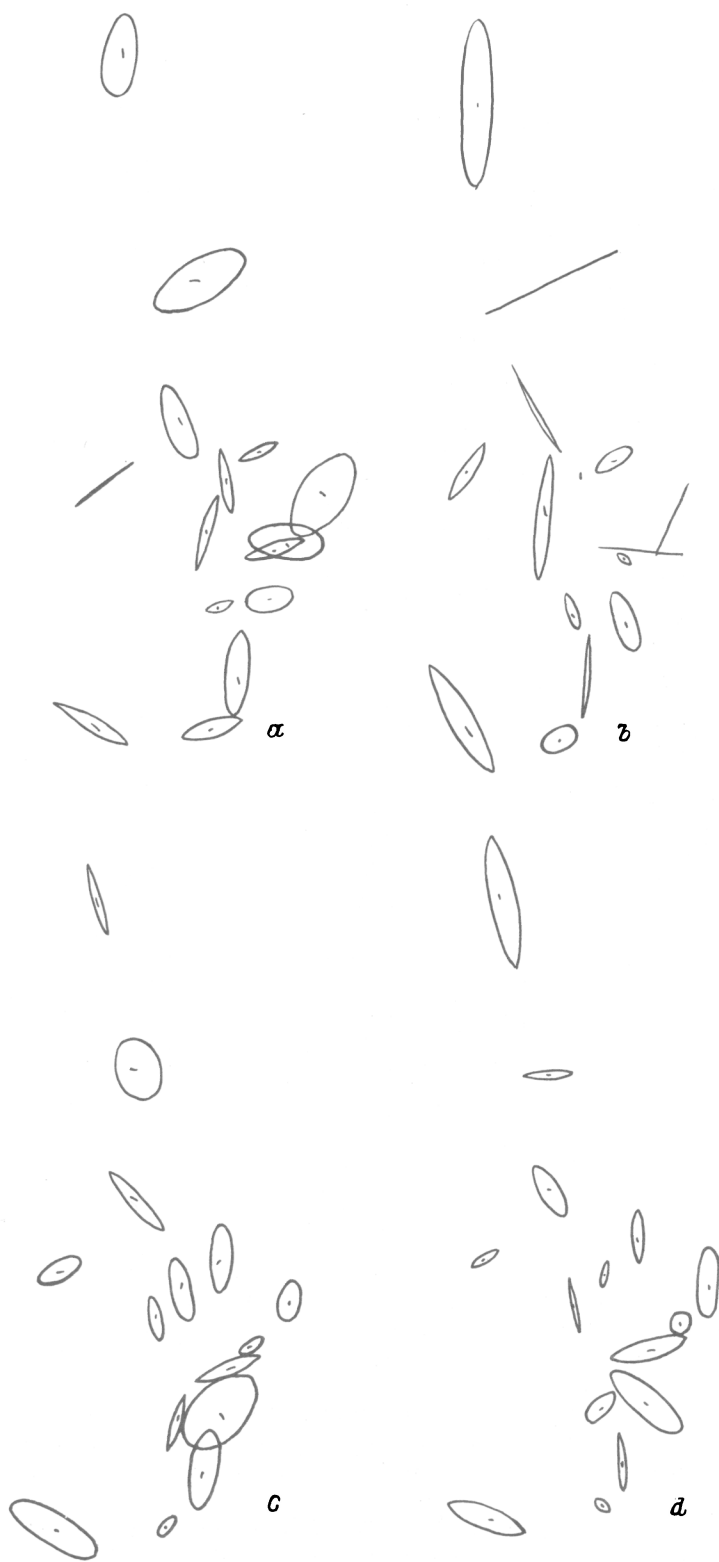


Рис. 1 (продолжение)

числялся при $\alpha = 0$. При анализе результатов основное внимание уделялось распределению фаз в пространстве первых двух относительных трансформаций (рис. 4, 6). При использовании исходных координат, определенных под микроскопом, средствами данной программы вычислялись центроидные размеры (centroid sizes) сравниваемых объектов, которые имеют физический смысл некоего обобщенного размера объекта, что позволяет рассматривать связь между изменчивостью формы и размера одной и той же структуры.

С помощью программы TPSLINE (Rohlf, 1991), позволяющей анализировать изменение формы объектов как искажение прямоугольной решетки,



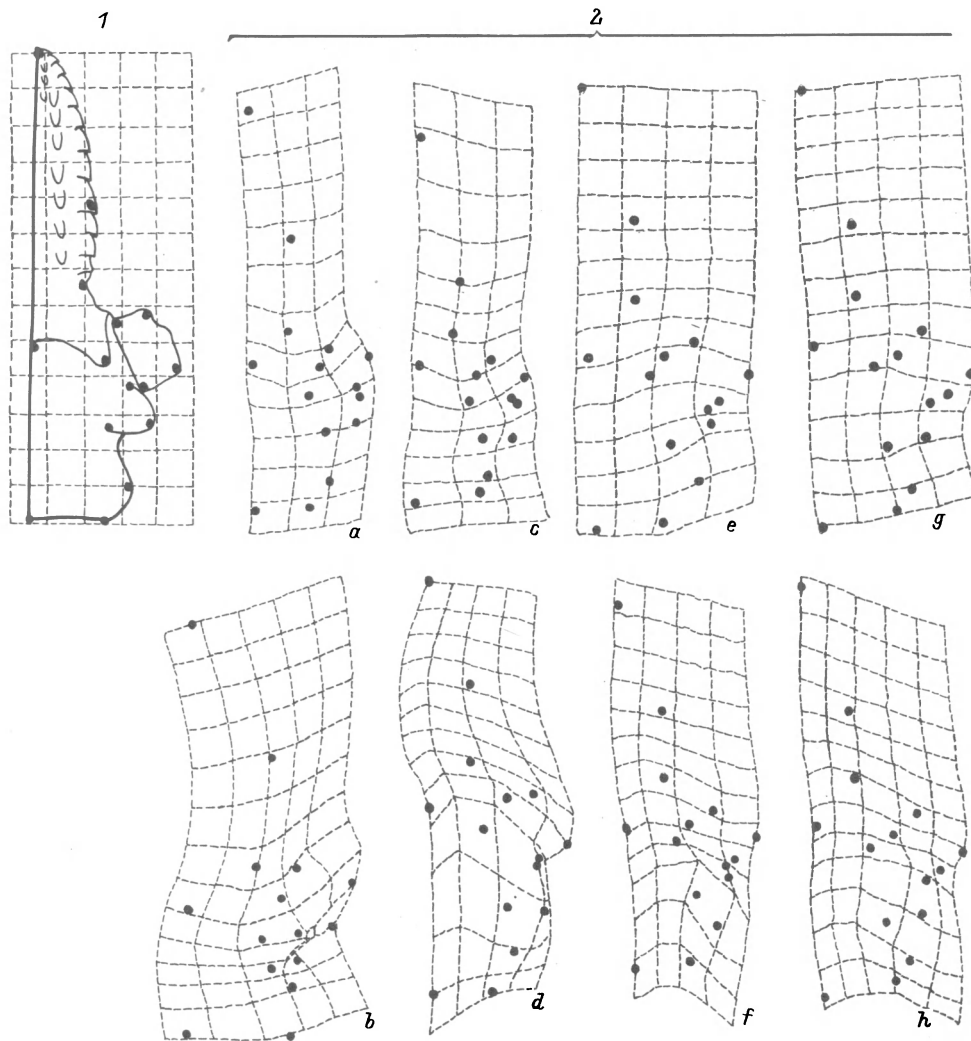


Рис. 3. Изначальное состояние (1) ортогональной решетки (положение точек см. рис. 1, с) и ее трансформации (2).

Верхний ряд — между личинкой и самкой, нижний — между личинкой и самцом: а, б — *Ixodes ricinus*, с, d — *I. persulcatus*, е, f — *I. laguri*, г, h — *I. redikorzevi*.

Fig. 3. Original (1) orthogonal grid (landmarks are the same as on fig. 1) and its transformations (2) among larvae and females (above), and larvae and males (below).

Рис. 2. Эллипсоиды, характеризующие дисперсию координат точек, при сравнении фаз и полов. а — *Ixodes ricinus*, б — *I. persulcatus*, с — *I. laguri*, d — *I. redikorzevi*.

Fig. 2. Ellipses showing dispersions of landmark coordinates among ontogenetic phases and sexes in each species.

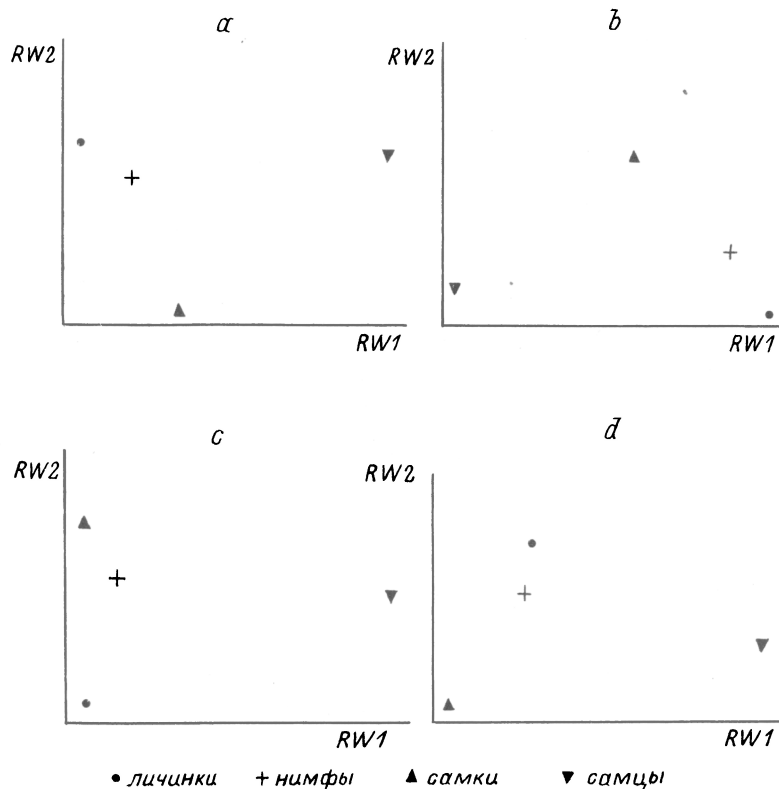


Рис. 4. Распределение фаз и полов в пространстве относительных трансформаций (RW1 и RW2).
 а — *Ixodes ricinus*; б — *I. persulcatus*; в — *I. laguri*; д — *I. redikorzevi*.

Fig. 4. Distribution of ontogenetic phases and sexes in the hyperspace of first and second relative warps (RW1, RW2) for each species.

попарно сравнивались обобщенные конфигурации фаз (рис. 3). Одновременно вычисляемый коэффициент энергии искажения использован для приблизительной количественной оценки трансформаций.

Программа MANOVA, реализованная в пакете SPSS/pc+, использована для оценки влияния факторов возраста, пола и видовой принадлежности на изменчивость формы гнатосомы (характеризовалась значениями первых двух относительных трансформаций, вычисленных при поэкземплярном анализе с помощью программы TPSRW).

Анализ проводился на многофакторном равномерном иерархически организованном комплексе, влияние факторов пола и возраста включалось во влияние фактора видовой принадлежности.

ИЗМЕНЕНИЕ ФОРМЫ ГНАТОСОМЫ В ОНТОГЕНЕЗЕ

С помощью программы GRF проведен анализ изменчивости координат точек, описывающих форму гнатосомы, для каждого вида в отдельности. Показанные на рис. 2 эллипсоиды вокруг точек, описывающих форму гнатосомы, отражают дисперсию их координат только под влиянием онтогенетических изменений. Наиболее канализована онтогенетическая изменчивость у *I. persulcatus* (рис. 2, в). Здесь эллипсоиды самые длинные, узкие,

для большинства точек вытянутые в продольном направлении. Так, эллипсоиды вокруг точек 1, 2, 13, 14 отражают однозначное продольное увеличение основания гнатосомы от фазы к фазе. Происходит также растяжение гипостома за счет его вершины и основания (эллипсоиды вокруг точек 10, 11), точка 12 максимальной ширины гипостома сдвигается только латерально. Изменяются пропорции членика I пальп за счет сдвига латеральных углов (точки 6, 8), вершина аурикул (точка 4) смещается в заднелатеральном направлении.

У *I. ricinus* изменения формы гнатосомы в онтогенезе также направлены на удлинение основания гнатосомы и гипостома (рис. 2, а), однако здесь эллипсоиды не такие узкие, т. е. происходит и латеральное смещение этих точек. Вершина аурикул сдвигается в основном латерально (аурикулы более прямоугольные, чем у *I. persulcatus*). Пропорции членика I пальп также изменяются в основном за счет латеральных углов.

Дисперсия координат точек у *I. laguri* (рис. 2, с) еще меньше, за исключением эллипсоида вокруг точки 4: форма аурикул здесь меняется довольно значительно (рис. 1). Гипостом в онтогенезе этого вида растягивается не столь сильно, как у *I. persulcatus*, и не только за счет вершины и основания, а также и в середине (точка 12). В то же время у *I. laguri* ширина гипостома в общем увеличивается меньше, чем у предыдущих видов, видимо, за счет менее развитых боковых зубцов у самцов этого вида, тогда как гипостом самки становится относительно более широким, чем у личинок и нимф (рис. 1). Пропорции членика I пальп меняются в основном за счет медиальных углов. Онтогенетическая изменчивость формы гнатосомы у *I. redikorzevi* (рис. 2, d) также направлена в сторону продольного растяжения основания гнатосомы и гипостома, однако здесь изменения крайне невелики, особенно по сравнению с *I. ricinus* и *I. persulcatus* (эллипсоиды вокруг точек 2, 10, 13—15), за исключением вершины гипостома (точка 11), которая вытягивается довольно сильно. Относительная ширина гипостома практически не увеличивается, что, видимо, объясняется слабым развитием зубцов на гипостоме самца. Членик I пальп в основном увеличивается в продольном направлении (точки 8, 9). Вершина аурикул (точка 4) в онтогенезе *I. redikorzevi* сильно смещается в заднелатеральном направлении, при этом обращает на себя внимание довольно большая дисперсия координат латеральной точки аурикул (5) в отличие от остальных видов.

Таким образом, из анализа онтогенетической изменчивости формы гнатосомы можно сделать следующие выводы: 1) изменения формы гнатосомы от фазы к фазе направлены в сторону продольного растяжения основания гнатосомы и гипостома; 2) наиболее канализована изменчивость у *I. persulcatus*; 3) растяжение гипостома происходит в основном в области основания и вершины; 4) форма аурикул сильно меняется у *I. laguri* и *I. redikorzevi*. Прогрессивное развитие органов гнатосомы у *I. persulcatus* связано с особенностями экологии этого вида, о чем речь пойдет ниже.

Выразительное представление процесса изменения формы гнатосомы в онтогенезе дает трансформация ортогональной решетки, полученная с помощью программы TPSLINE (рис. 3). В данной программе все трансформации формы вычисляются относительно стандарта, за который в нашем случае принята форма гнатосомы у личинок (рис. 3, 1). Поскольку половозрелые иксодовые клещи обладают резко выраженным половым диморфизмом, проявляющимся в том числе и в строении гнатосомы, анализ трансформаций ее формы проведен по двум линиям: от личинки к самке и от личинки к самцу. Из рисунка видно, что между личинкой и самкой происходит очень незначительная трансформация формы гнатосомы в области членика I пальп и аурикул (рис. 3; а, с, е, g). Ширина решетки показывает, что у самок *I. laguri* и *I. redikorzevi* (рис. 3; 2, е, g) происходит относительное расширение

ние основания гнатосомы, в отличие от самок *I. ricinus* и *I. persulcatus* (рис. 3; 2, а, с). У самок *I. ricinus* и *I. persulcatus* решетка трансформируется в основном в области членика I пальп, а у *I. laguri* и *I. redikorzevi* в основном в области аурикул, что согласуется с выводами, полученными с помощью программы GRF.

В целом можно считать, что форма гнатосомы по женской линии остается почти неизменной в процессе онтогенеза. Между личинками и самцами трансформация формы куда более значительна. Так, у *I. redikorzevi* и *I. laguri* происходит изменение в области заднего края основания гнатосомы и растяжение ортогональной решетки в области аурикул, причем искажения решетки более значительны у *I. laguri* (рис. 3; 2, е, ж). У самцов *I. ricinus* и *I. persulcatus* происходит более существенная трансформация формы гнатосомы (рис. 3; 2, б, д). Так, у самцов *I. ricinus* гипостом становится относительно короче и шире, меняются пропорции членика I пальп, основание гнатосомы сжимается в области аурикул. У самцов *I. persulcatus* бросается в глаза очень сильно продольное растяжение основания гнатосомы в области аурикул и склеротизованной зоны, а также боковое сжатие основания под члеником I пальп, укорочение и расширение гипостома, изменение контура заднего края основания. Таким образом, по мужской линии в отличие от женской в процессе онтогенеза форма гнатосомы претерпевает существенные изменения. Некоторое представление о степени различий между полами в трансформации формы дает коэффициент энергии трансформации (ВЕ), характеризующий энергетическую нагрузку, необходимую для преобразования одной формы в другую. Так вот, коэффициент ВЕ при преобразовании «личиночной» формы гнатосомы в «самцовую» у исследованных видов в 3—5 раз больше коэффициента ВЕ при преобразовании «личиночной» формы в «самочью».

Распределение 4 половозрастных морфологических форм для каждого вида, полученное для консенсусных конфигураций, в пространстве первой и второй относительных трансформаций (рис. 4, а—д), показывает отношения сходства между личинками, нимфами и имаго. У *I. redikorzevi*, *I. ricinus* и *I. persulcatus* наиболее близки преимагинальные фазы. У *I. redikorzevi* они отличаются только по второй относительной трансформации, тогда как у двух других видов в равной степени по обеим трансформациям. У *I. laguri* в отличие от упомянутых видов между личинками и нимфами наблюдается большой разрыв по второй относительной трансформации. При линьке на имаго изменение формы гнатосомы идет двумя путями у разных полов, что и отражается на расположении самцов и самок в пространстве относительных трансформаций. При этом личинки, нимфы и самки у *I. persulcatus* лежат на одной линии, тогда как самцы отодвинуты далеко в сторону (рис. 4, б). У *I. redikorzevi*, *I. ricinus*, *I. laguri* линия развития между личинкой и нимфой разветвляется в противоположные стороны к самцам и самкам (рис. 4, а, с, д). Однако у *I. laguri* наиболее близкими оказываются нимфы и самки, т. е. у этого вида основные изменения формы гнатосомы происходят при первой линьке, тогда как у других видов, наоборот, — при второй. При этом у всех видов различия между нимфами и самцами связаны с первой трансформацией, а нимфами и самками — со второй.

За неимением места мы не приводим здесь распределения всех фаз каждого вида в пространстве относительных трансформаций с учетом размера особей. Здесь распределение носит совсем другой характер: самцы оказываются наиболее близки к нимфам за счет незначительной разницы в размерах, а самки располагаются далеко и от тех, и от других. Анализируя эти два разных типа распределений, мы можем заключить, что по женской линии в процессе онтогенеза форма гнатосомы меняется незначительно,

тогда как размер гнатосомы изменяется очень резко. По мужской линии, наоборот, форма гнатосомы резко трансформируется, а размер ее по сравнению с нимфами изменяется слабо. Все трансформации гнатосомы от личинки к самке можно представить как прогрессивное развитие единого комплекса адаптаций, сформированного уже у личинки, тогда как увеличение размеров — показатель способности поглощать все большие количества крови. Взрослые самцы *Ixodes* обычно не питаются, а их гипостом участвует в процессе копуляции. Это обуславливает резкие отличия между преимагинальными фазами и самцами именно в форме, а не в размерах гнатосомы и различия между полами на взрослой фазе и по форме, и по размеру.

МЕЖВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФОРМЫ ГНАТОСОМЫ

Сравнивать изменчивость формы гнатосомы для всех изученных видов в целом (как, впрочем, и для любого отдельного вида) крайне затруднительно, да и бессмысленно, поскольку, как уже было показано выше, строение гнатосомы сильно отличается у разных фаз и полов. Поэтому при сравнении выбранных видов мы проводили пофазный анализ формы гнатосомы. На рис. 5, *a—d* показана дисперсия координат точек, описывающих форму гнатосомы, отдельно для личинок, нимф, самок и самцов 4 видов. Бросается в глаза крайне незначительная дисперсия на преимагинальных фазах, причем на личиночной фазе форма гнатосомы более разнообразна, чем на нимфальной. Больше всего у личинок (рис. 5, *a*) изученных видов отличается положение нижнего заднего угла основания гнатосомы (точка 15), форма аурикул (точка 4), пропорции членика I пальп и вытянутость гипостома (точка 11), что соответствует диагностическим признакам личинок данных видов (Филиппова, 1977). На нимфальной фазе (рис. 5, *b*) дисперсия координат точек также очень мала. Дисперсия координат точек у самок (рис. 5, *c*) изученных видов близка к таковой у личинок и нимф, больше только эллипсоиды в точках 10—12, что объясняется существенными различиями в форме гипостома. Так, у самок *I. ricinus* и *I. persulcatus* гипостом более вытянут по сравнению с двумя другими видами, у самок *I. persulcatus* и *I. laguri* более длинная передняя часть основания гнатосомы, отличается у самок и уровень положения точки максимальной ширины гипостома.

Разница в степени развития гипостома, как и степень развития всей гнатосомы (по размерам и по форме, рис. 1), у *I. persulcatus* и *I. ricinus*, с одной стороны, и *I. laguri* и *I. redikorzevi*, с другой — обусловлена различиями типов паразитизма. Прогрессивное развитие органов гнатосомы, строение которых приспособлено к закреплению в коже хозяина и многодневному питанию на нем, у *I. ricinus* и *I. persulcatus* позволяет самкам этих видов питаться на крупных млекопитающих (в том числе на сельскохозяйственных животных) и поглощать огромные порции крови, что соответственно значительно увеличивает яйцепродукцию. Самки *I. laguri* и *I. redikorzevi* паразитируют в основном на мелких млекопитающих и поглощают значительно меньшие порции крови.

Обращают на себя внимание размеры эллипсоидов у личинок, нимф и самок (рис. 5): они много меньше и не вытянуты, как при анализе внутривидовой онтогенетической изменчивости (рис. 2). Такая разница, видимо, свидетельствует о том, что в онтогенезе каждого вида идет направленное изменение формы гнатосомы, тогда как между видами изменения не канализованы, тип строения гнатосомы у видов данного подрода на соответствующих фазах очень близок, и наблюдаются лишь незначительные вариации формы. Вытянутость эллипсоидов вокруг точек 11 и 12 (рис. 5) подтверждает



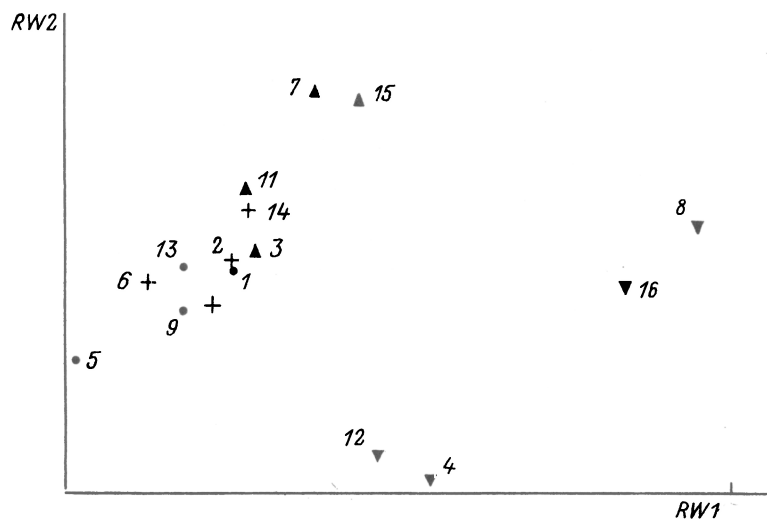


Рис. 6. Распределение видов в пространстве относительных трансформаций (RW1 и RW2). 1—4 — *Ixodes laguri*; 5—8 — *I. persulcatus*; 9—12 — *I. redikorzevi*; 13—16 — *I. ricinus*. Обозначения такие же, как на рис. 4.

Fig. 6. Distribution of ontogenetic phases and sexes in the hyperspace of the first and second relative warps (RW1, RW2) in all species.

прогрессивное развитие гипостома у самок в ряду *I. laguri*, *I. redikorzevi* — *I. ricinus*, *I. persulcatus*. У самцов дисперсия координат точек, описывающих форму гнатосомы, много выше, чем у личинок, нимф и самок (рис. 5), что соответствует более разнообразному строению этого органа у взрослых самцов (рис. 1). Такое отличие, видимо, можно объяснить тем, что у личинок, нимф и самок *Ixodes* (s. str.), т. е. у паразитических форм, выработался единый для данного подрода тип строения гнатосомы, характеризующийся набором приспособлений к фиксации на теле хозяина и многодневному питанию (Померанцев, 1948; Филиппова, 1977), тогда как непитающиеся самцы не подвергаются отбору по этим функциям и соответственно имеют более разнообразное строение гнатосомы.

Рассмотрим положение различных половозрастных морфологических форм изученных видов в пространстве первой и второй относительных трансформаций (рис. 6). Характер расположения фаз и полов друг относительно друга у видов *I. persulcatus* и *I. ricinus* абсолютно одинаков: между личинкой, нимфой и самкой происходит скоррелированное изменение формы по обеим относительным трансформациям, тогда как форма гнатосомы самцов резко меняется в основном по первой относительной трансформации. У *I. redikorzevi* и *I. laguri* положение фаз и полов друг относительно друга несколько иное, однако тип распределения остается тот же: личинки, нимфы и самки находятся близко друг к другу вблизи соответствующих форм других видов, тогда как самцы располагаются отдельно. Поскольку в данном случае мы анализируем относительное положение групп для консенсусных конфигураций всех видов, то взаимное расположение фаз и полов отли-

Рис. 5. Эллипсоиды, характеризующие дисперсию координат точек, при сравнении половозрастных морфологических форм всех видов.

a — личинки; b — нимфы; c — самки; d — самцы.

Fig. 5. Ellipses showing dispersions of landmark coordinates among ontogenetic phases and sexes in all species.

чается от аналогичного распределения, полученного для соответствующих видов в отдельности (рис. 4). В данном случае (рис. 6) интересно, что у *I. ricinus* и *I. persulcatus* между всеми фазами происходят более значительные трансформации формы гнатосомы, чем у *I. redikorzevi* и *I. laguri*. Очевидно, что эти особенности можно связать с типами паразитизма соответствующих видов. Так, *I. laguri* — гнездово-норный паразит, все паразитические фазы которого питаются на мелких млекопитающих (в основном сусликах) (Филиппова, 1977). Таким образом, тип строения гнатосомы, т. е. тип приспособлений к закреплению и питанию на хозяине, у личинок, нимф и самок этого вида одинаков. У *I. redikorzevi* отмечаются черты как норного, так и пастбищного типов паразитизма, однако по морфологическому облику этот вид — более паразит пастбищного типа (Филиппова, 1977), хотя хозяевами всех фаз преимущественно являются мелкие млекопитающие. Промежуточный тип паразитизма определил и промежуточный характер распределения половозрастных форм *I. redikorzevi* в пространстве относительных трансформаций: тип распределения ближе к *I. laguri*, однако между преимагинальными фазами и самкой происходят более существенные трансформации формы гнатосомы (рис. 6). Личинки и нимфы *I. persulcatus* и *I. ricinus* паразитируют в основном на мелких млекопитающих и птицах, тогда как самки этих видов питаются главным образом на крупных млекопитающих, что определяет разный характер адаптаций (Померанцев, 1937) и соответственно значительные трансформации формы гнатосомы (рис. 6). При переходе к норному образу жизни гипостом самцов подвергается редукции (*I. laguri*, *I. redikorzevi*). У тех видов, у которых вооружение гипостома самцов было утрачено неполностью (*I. persulcatus*, *I. ricinus*), при переходе к паразитированию на крупных животных вновь развивается вооружение. О вторичном развитии вооружения гипостома свидетельствуют неправильно разросшиеся зубцы на гипостоме самца *I. persulcatus* (Померанцев, 1937). Это и определило попарное расположение самцов в пространстве относительных трансформаций (рис. 6).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сравнение изменчивости формы гнатосомы у иксодовых клещей возможно двумя путями: по вертикали (от фазы к фазе в онтогенезе) и по горизонтали (между соответствующими фазами разных видов). Кроме того, необходимо учитывать также третий аспект — ярко выраженный половой диморфизм на взрослой фазе. Каждый вид существует как бы в четырех ипостасях (не считая яйца), каждая из которых имеет свою специфическую форму (в частности, гнатосомы). Разные способы анализа этих дискретных состояний вида имеют свои особые результаты. Так, вертикальный путь анализа показал, что, несмотря на отличия фаз онтогенеза, изменение формы гнатосомы от личинки к самке происходит в едином направлении и эти трансформации формы крайне незначительны. Несмотря на дискретность размеров каждой фазы онтогенеза, коэффициенты роста (углы наклона аллометрических кривых) органов гнатосомы у видов *Ixodes* (s. str.) практически равны между личиночной и нимфальной фазами и между нимфой и самкой (Волцит, 1994). Т. е. личинка, нимфа и самка — как бы точки на пунктирной прямой преобразования формы и размеров органов гнатосомы. Линия, ведущая к самцам, отклоняется в сторону от нимфальной фазы, что характерно как для формы, так и для размера гнатосомы (Волцит, 1994).

Горизонтальный путь анализа показал, что изменчивость формы гнатосомы у личинок, нимф и самок этого подрода очень невелика, что объясня-

ется общим сходством экологических потребностей и адаптивностью признаков, выбранных для анализа (Померанцев, 1937). Кроме того, показано, что форма гнатосомы у нимф изученных видов отличается меньше, чем у личинок. Этот вывод, на наш взгляд, интересен тем, что подобное заключение трудно сделать на основании визуальных наблюдений, тогда как использование методов геометрической морфометрии позволяет количественно оценивать сходственные отношения между формой различных структур. Частные особенности паразитизма определяют различия в степени трансформации формы гнатосомы по женской линии между разными видами. Причем полученные данные подтверждают большее сходство морфологического облика соответствующих фаз *I. ricinus* и *I. persulcatus*, с одной стороны, и *I. redikorzevi* и *I. laguri* — с другой, за исключением самок *I. redikorzevi*, которые имеют промежуточный тип строения гнатосомы. Такое попарное сходство видов объясняется скорее не более близким родством соответствующих видов, а сходством типов паразитизма. Большая изменчивость формы гнатосомы самцов также связана с их биологическими особенностями.

Таким образом, форма гнатосомы представляет собой единый морфотип у всех паразитических форм подрода *Ixodes* (s. str.), прогрессивно развивающийся от личинки к самке в онтогенезе каждого вида. Тип строения гнатосомы самцов уклоняется в сторону и более вариабелен.

Список литературы

- Волцит О. В. Относительное изменение величины органов твердого скелета в онтогенезе некоторых видов иксодовых клещей // Паразитология. 1991а. Т. 25, вып. 2. С. 138—146.
- Волцит О. В. Корреляционная изменчивость морфометрических признаков у четырех видов иксодовых клещей // Паразитология. 1991б. Т. 25, вып. 5. С. 388—395.
- Волцит О. В. Онтогенетическая изменчивость морфометрических признаков двух видов рода *Rhipicephalus* // Паразитология. 1992а. Т. 26, вып. 1. С. 3—41.
- Волцит О. В. Онтогенетическая аллометрия двух видов рода *Rhipicephalus* // Паразитология. 1992б. Т. 26, вып. 4. С. 296—304.
- Волцит О. В. Относительный рост органов твердого скелета у иксодовых клещей // Паразитология. 1994. Т. 28, вып. 1. С. 23—35.
- Окулова Н. М. Размеры тела таежного клеща в разных частях ареала (*Ixodidae*) // Паразитология. 1980. Т. 14, вып. 5. С. 386—391.
- Окулова Н. М., Зеленцова О. М., Мятлев В. Д. Фенотипическая изменчивость таежного клеща *Ixodes persulcatus* (*Ixodidae*) // 1-я Всес. конф. по генетике насекомых (Тез. докл.). М., 1991. С. 83.
- Павлинов И. Я., Волцит О. В., Россолимо О. Л. Анализ изменчивости формы методами «геометрической морфометрии»: демонстрация некоторых возможностей на примере гнатосомы клещей (*Acar: Ixodes*) и коренного зуба полевок (*Mammalia: Alticola*) // Журнал общей биологии. 1994. Т. 55, № 1. С. 00—000.
- Померанцев Б. И. О паразитических адаптациях у *Ixodoidea* (*Acarina*) // Известия АН СССР. 1937. № 4. С. 1423—1436.
- Померанцев Б. И. К построению системы *Ixodoidea* // Паразитол. сб. Л. 1948. Т. 9. С. 13—38.
- Филиппова Н. А. Иксодовые клещи подсем. *Ixodinae*. Л., 1977. 396 с. (Фауна СССР. Паукообразные; Т. 4. Вып. 4).
- Филиппова Н. А., Другова Е. В. Индивидуальная изменчивость. Географическая изменчивость // Таежный клещ. Л.: Наука, 1985. С. 173—184.
- Bookstein F. L. Principal warps: thin-plate splines and the decomposition of deformations // Trans. Pattern Anal. Mach. Intel. 1989. N 11. P. 567—585.
- Bookstein F. L. Higher order features of shape // Eds Rohlf F. J., Bookstein F. L. Proc. Michigan Morphometric Workshop. Ann Arbor (Michigan): Mus. Zool. 1990. P. 237—250.
- Bookstein F. L. Morphometric tools for landmark data: geometry and biology. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1991. 237 p.
- Bookstein F. L., Sampson P. D. Statistical models for geometric components of shape change // Proc. Sect. Statist. Graphics. Alexandria (Virginia): Amer. Statist. Assoc., 1987. P. 18—30.
- Rohlf F. J. TPSLINE — thin-plate spline. N. Y.: State Univ. at Stony Brook, 1991 (computer program).

Rohlf F. J. TPSRW — thin-plate spline relative warps analysis. N. Y.: State Univ. at Stony Brook, 1993 (computer program).

Rohlf F. J., Marcus L. A revolution in morphometrics. N. Y., 1994.

Rohlf F. J., Slice D. GRF — generalized fit methods. N. Y.: State Univ. at Stony Brook, 1991 (computer program).

МГУ, Зоомузей, Москва, 103009

Поступила 20.10.1993

ONTOGENETIC AND INTER-SPECIES TRANSFORMATIONS OF GNATHOSOMA SHAPE IN FOUR SPECIES OF IXODID TICKS (IXODOIDEA: IXODIDAE)

O. V. Voltzit, I. Ja. Pavlinov

Key words: Ixodidae, morphology, ontogenetic transformation.

S U M M A R Y

Transformations of shape of the gnathosoma was studied for all ontogenetic phases in 4 tick species of *Ixodes* s. str. by means of new methods of «geometrical morphometrics». The gnathosoma shape is shown to be nearly constant among larvae, nymphae and mature females, but its size varies quite considerably between nymphae and females. Contrary to this, transition from nymphae to mature males involves drastic transformations of the shape, while size of the gnathosoma remains unchangeable. Gnathosoma shape transformations among larvae and females can be considered as a progression of the same morphological type realized already at larval level. Gnathosoma size enlargement in this progression is associated with greater ability to consume huge amount of the host blood. Ontogenetic variation of the gnathosoma shape is most canalized in *I. persulcatus*.

Shape of gnathosoma is quite similar in all species under consideration, so its transformations among species are minute and not canalized. The data reported herewith confirm more similarity between *I. ricinus* and *I. persulcatus*, from one side, and between *I. laguri* and *I. redikorzevi*, from another side, save that females of the latter species is placed in intermediate position between these two groups. Such a similarity pattern in gnathosoma shape is most probably explained not by genealogical relationships of the species, but by similarity of parasitism types. Certain differences between species by amplitude of gnathosoma shape transformations also correspond to their ecological peculiarities.