

УДК 576.895.421

РОЛЬ ПРЕИМАГИНАЛЬНЫХ ФАЗ В ОЦЕНКЕ ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ВИДА *IXODES RICINUS* (IXODIDAE)

© Н. А. Филиппова, И. В. Панова

Изучена географическая изменчивость личиночной и нимфальной фаз европейского лесного клеща *Ixodes ricinus* соответственно из 13 и 10 географических точек восточной части ареала. Показано, что по морфометрическим показателям выборки объединяются в несколько групп, охватывающих крупные территории (Русская равнина и прилегающие территории, северный макросклон Большого Кавказа, западные склоны Восточных Карпат, Крым, северо-восточные отроги Талышских гор—северные отроги гор Эльбурс). Как у личинки, так и у нимфы между этими территориями статистически установлены различия по двум или более признакам с высокой степенью достоверности. Тенденции изменчивости неполовозрелых и половозрелой фаз совпадают на всех территориях, кроме западных отрогов Восточных Карпат.

Цель настоящей статьи — оценить географическую изменчивость личиночной и нимфальной фаз европейского лесного клеща *Ixodes ricinus* (L., 1758) в восточной части ареала и синтезировать представления о морфологической дифференциации вида на этой территории с охватом всех активных фаз онтогенеза. Самка и самец изучены в этом плане ранее (Филиппова, Панова, 1977). В цитированной статье подробно описаны ареал вида, включая историю его формирования, а также использованные методы изучения географической изменчивости этого вида. Поэтому ниже мы касаемся лишь специфики приложения тех же методов к преимагинальным фазам. Все исходные морфометрические данные хранятся в базах данных в Зоологическом институте РАН.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изучение географической изменчивости видов иксодовых клещей на природном материале влечет определенные методологические ограничения в силу морфофизиологических особенностей иксодид. В частности, оно исключает возможность оценить аллометрическую зависимость размеров органов, т. е. зависимость размеров органов от общего размера особи. На фиксированном материале из природы трудно отличить еще не сосавших, но имеющих в кишечнике остатки желтка особей от слабо насосавшихся, аллоскутум которых мог несколько увеличиться. К тому же разные способы фиксации материала и приготовления препаратов неоднозначно влияют на состояние аллоскутума.

Материалом послужили коллекции Зоологического института РАН. Личинки изучены как из тех же 7 географических точек, что и половозрелые особи, так и еще из 6 точек (рис. 1, соответственно А—С и Н—М).¹ Нимфы — из 6 географических точек, что и половозрелые клещи, и из 3 точек, из числа добавленных для

¹ На рис. 1—5 сохранены буквенные обозначения 7 географических точек, из которых изучена изменчивость самок и самцов (Филиппова, Панова, 1997), а обозначения добавленных для личинки и нимфы точек продолжают алфавит.

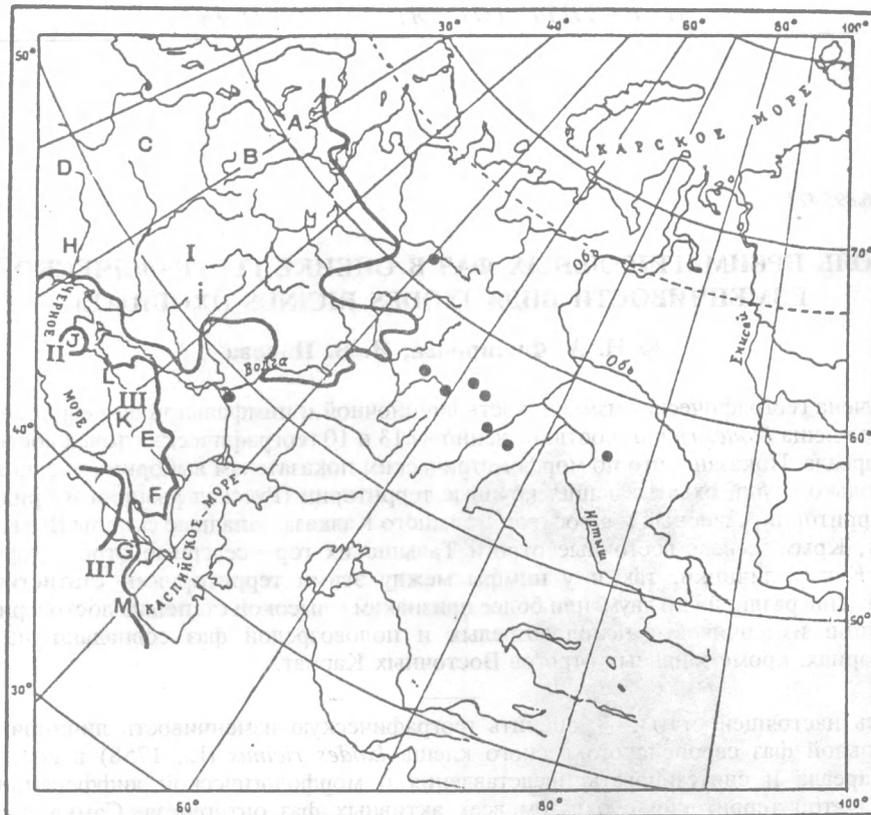


Рис. 1. Восточная часть ареала *Ixodes ricinus* и изученные выборки.

Линия — граница ареала; I — европейская, II — крымская, III — кавказско-малоазиатская дизъюнктивные территории; черные кружки — отдельные находки. Буквенные обозначения соответствуют географическим названиям в разделе «Материал и методы».

Fig. 1. Eastern part of distribution range of *Ixodes ricinus* and investigated samples.

личинки (рис. 1, соответственно А—Е, G и H—J, M). Всего изучено 330 личинок и 280 нимф. Приводим объем выборок и распределение по ареалу.²

I. Восточная часть европейской территории ареала. 25 личинок, 25 нимф — Карельский перешеек, окр. г. Приозерск (А); 25 личинок, 50 нимф — всхолмленная равнина Северо-Запада России (В); 25 личинок, 25 нимф — Беловежская пуша (С); 25 личинок, 25 нимф — западный склон Восточных Карпат (700 м над ур. м.) (D); 25 личинок, 21 нимфа — Бессарабская возвышенность (200—500 м над ур. м.) (H); 25 личинок, 22 нимфы — Окско-Донская равнина, заповедник Лес-на-Ворскле (J). II. Крымская дизъюнктивная территория. 25 личинок, 28 нимф — Крымский заповедник и его окрестности (700 м над ур. м.) (J). III. Кавказско-малоазиатская дизъюнктивная территория. 24 личинки — северная часть Черноморского побережья Кавказа, окр. г. Анапа (до 100 м над ур. м.) (K); 22 личинки, 25 нимф — северные отроги Большого Кавказа, Ставропольское плато (500 м над ур. м.) (E); 26 личинок — северо-западный макросклон Большого Кавказа, Кавказский заповедник, окр. пос. Гузерипль (1000 м над ур. м.) (L); 25 личинок — северо-восточные отроги Большого Кавказа, долина

² Перечисление точек внутри дизъюнктивных территорий дано с севера на юг и с запада на восток.

бассейна р. Самур (1200 м над ур. м.) (F); 25 личинок, 25 нимф — северо-восточный склон Тальшских гор (500—700 м над ур. м.) (G); 33 личинки, 8 нимф — южное побережье Каспийского моря и северные отроги гор Эльбурс (до 100 м над ур. м.) (M). Особи из географической точки B выведены в лаборатории, остальные — из природы.

Учитывая малые размеры преимагинальных фаз, все измерения проведены на микроскопических препаратах с помощью микроскопа Ergaval в проходящем свете. В базы данных первоначально было занесено по личинке 26 признаков, по нимфе 27 признаков. У обеих фаз значения всех соответствующих признаков перекрываются по всей изученной территории. По ходу анализа были отброшены признаки, которые не показали достоверных различий или проявили большую вариабельность. В результате для выявления различий между выборками личиночной фазы из 13 географических точек было оставлено 7 размерных признаков 6 органов — длина скутума, гнатосомы снизу, II—III члеников пальп, взятых вместе, длина и ширина гипостома, длина лапки I, вершинного конуса лапки I (рис. 2, 1—7) и соотношение длины и ширины гнатосомы (рис. 2, 8). Для выявления различий между выборками нимфальной фазы из 10 географических точек были оставлены 9 размерных признаков 6 органов и 2 соотношения длины и ширины: длина скутума, перитремы, гнатосомы снизу, длина и ширина II—III члеников пальп, взятых вместе, гипостома, длина лапки I, ширина вершинного конуса лапки I; соотношение — длины и ширины скутума, гипостома (рис. 4, 1—11). Некоторые несоответствия признаков по сравнению с половозрелой фазой объясняются 2 причинами: отсутствием органа (перитремы) у личинки или возможностью точного измерения, зависящей от размера органа и способа измерения на каждой из фаз (например, вершинный конус лапки I на половозрелой фазе из-за малых размеров трудно точно измерить на тотальных клещах в падающем свете, тогда как на микроскопических препаратах у преимагинальных фаз точное измерение этого органа на больших увеличениях не представляет труда), а также от деформации в препарате.

Для общей оценки различий между выборками использованы те же компьютерные методы, что и для половозрелой фазы, в частности многомерное шкалирование (подробнее см.: Филиппова, Панова, 1997). Для расчета доверительных интервалов принят уровень значимости 95 %.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Личинка и нимфа *I. ricinus*, как и у всех видов подрода *Ixodes* s. str. (подсем. Ixodinae), имеют облик, сходный с самкой, приобретая по ходу онтогенеза те или другие органы (перитремы, наружные генитальные органы, некоторые сенсорные органы и др.). Личинка — единственная активная фаза онтогенеза, для которой не установлено влияние полового диморфизма на размеры наружных склеротизированных органов. Размеры ряда органов нимфальной фазы подвержены влиянию полового диморфизма и имеют статистически достоверные отличия у женских и мужских нимф (Волцит, 1987). К таким органам, среди использованных нами для изучения географической изменчивости, относятся: длина скутума, диаметр перитремы, длина и ширина гнатосомы, II—III члеников пальп и гипостома. Размеры лапки I у мужских и женских нимф не изучались. Учитывая, что неполовозрелые фазы изучены из природных популяций, соотношение полов в которых у *I. ricinus* в среднем 1 : 1 (Бабенко, 1977; Graf, 1978), базы данных морфометрических характеристик каждой из преимагинальных фаз будут соответствовать объединенной базе данных половозрелой фазы (см.: Филиппова, Панова, 1997), у которой половой диморфизм проявляется очень четко в строении почти всех наружных органов.

Л и ч и н к а. Порядок различий 13 выборок личиночной фазы, оцененный методом многомерного шкалирования по 7 размерным признакам, перечисленным в разделе «Материал и методы» (рис. 2), показан на рис. 3. Ближе к основанию координат располагаются выборки из равнинных и всхолмленных ландшафтов восточной части

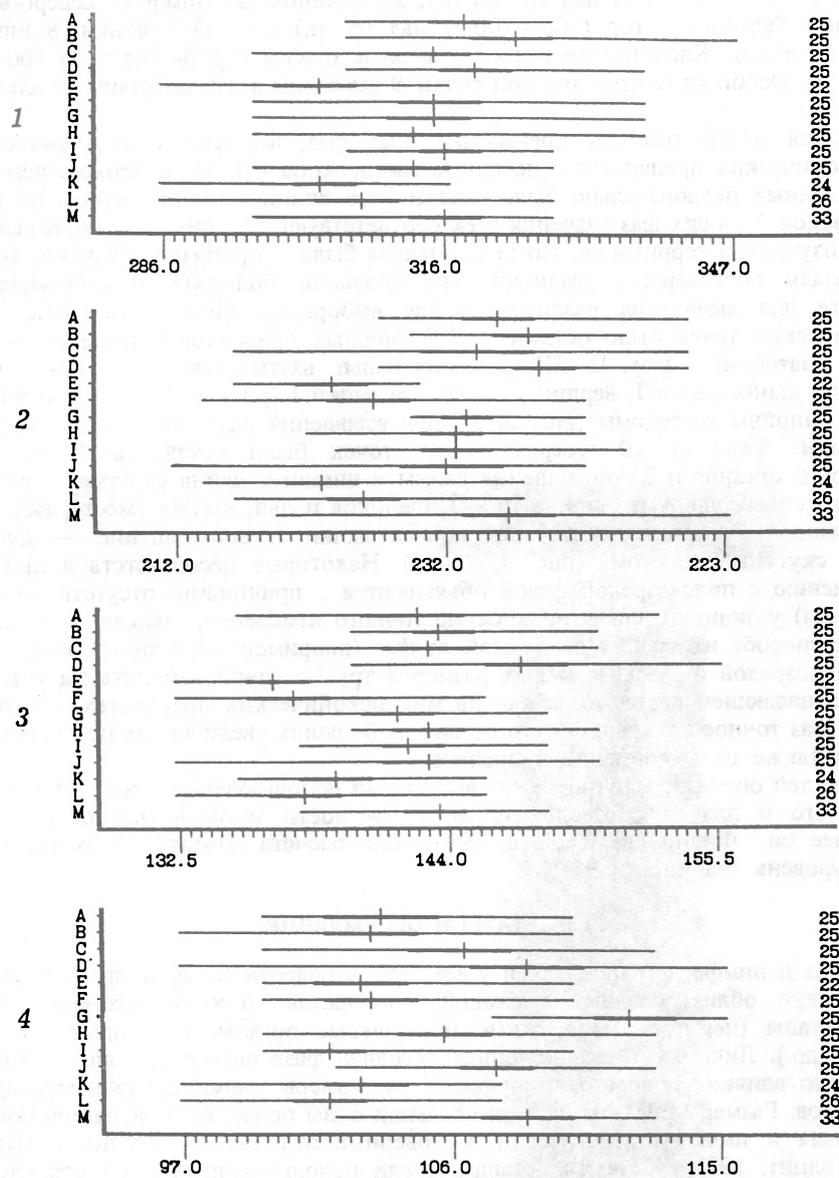


Рис. 2. Изменчивость морфологических признаков личинки *Ixodes ricinus*.
 1 — длина скутума; 2 — длина гнатосомы снизу; 3 — длина II—III члеников пальп; 4 — длина, 5 — ширина гипостома; 6 — длина лапки I; 7 — длина вершинного конуса лапки I; 8 — соотношение длины и ширины гнатосомы.

Fig. 2. Variation of morphological characters of larva *Ixodes ricinus*.

европейской территории ареала (A—C, H, I), охватывающие почти всю Русскую равнину, и крымского изолята (J), что указывает как на сходство их между собой, так и на их промежуточное положение по отношению к остальным, более удаленным от основания координат выборкам. Горная выборка из западных отрогов Восточных Карпат (D) занимает обособленное положение среди европейских выборок. На кавказско-малоазиатской дизъюнктивной территории наблюдается четкая консолида-

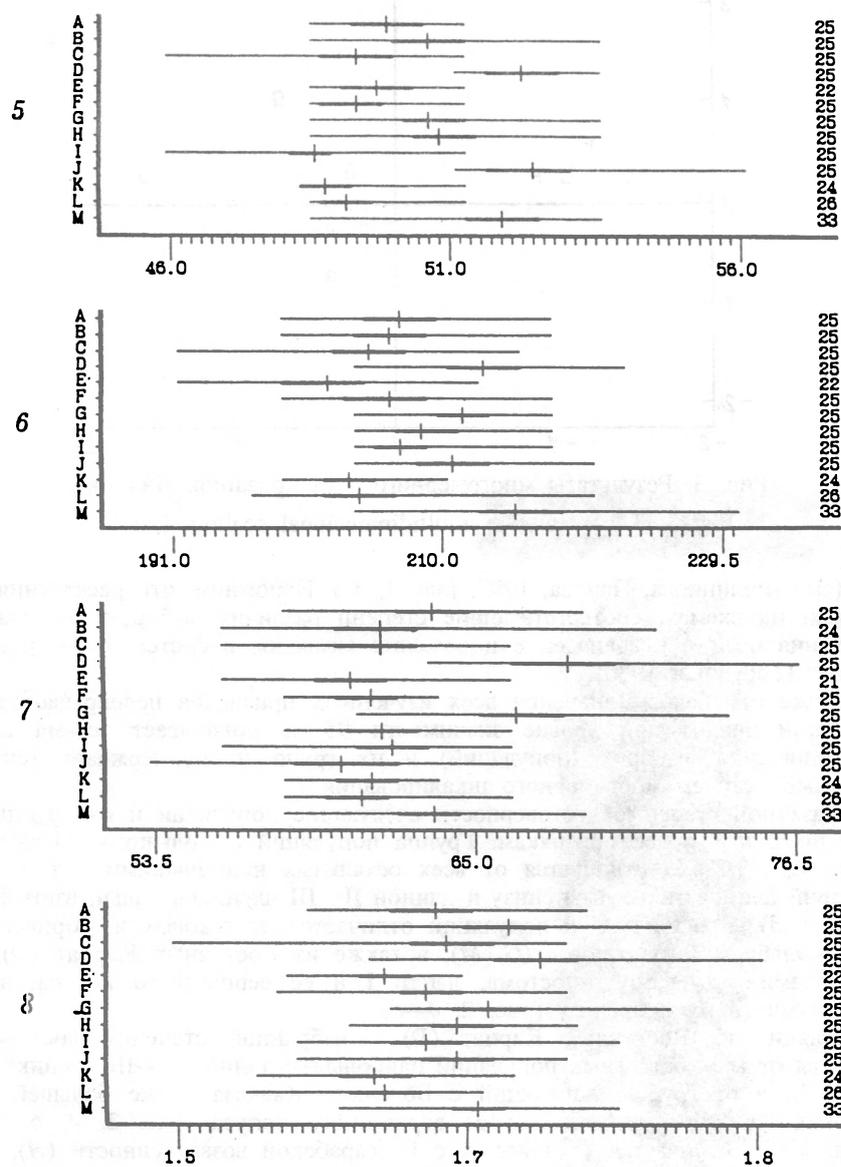


Рис. 2 (продолжение).

ция в 2 группы: с одной стороны, всех выборок с северного макросклона Большого Кавказа и его отрогов (*E, F, K, L*), а с другой — выборок из тесно соседствующих горных систем Талыша и Эльбурса (*G, M*). При этом каждая из групп значительно удалены друг от друга.

При значительном территориальном пополнении материала по личиночной фазе по сравнению с половозрелой многомерное шкалирование показывает, что географическая изменчивость личинки имеет, как правило, те же тенденции, которые были установлены нами ранее для половозрелой фазы. Наиболее наглядно это видно при сравнении результатов по личинке (рис. 3) с результатами многомерного шкалирования на основе объединенной базы данных морфометрических признаков самки и

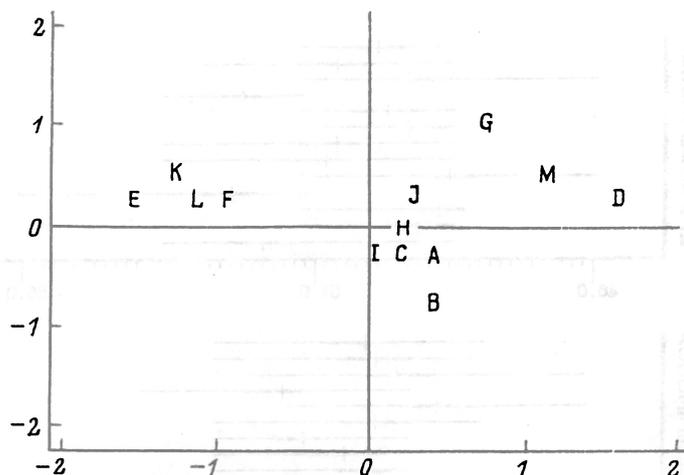


Рис. 3. Результаты многомерного шкалирования. Личинка.

Fig. 3. The results of multidimensional scaling. Larva.

самца (см.: Филиппова, Панова, 1997, рис. 4, 3). Напомним, что расстояния между объектами на схемах, соответствующие степени различия выборок, не зависят от направления осей и несовпадение положения символов в системе координат роли не играет (Терехина, 1986).

Как уже отмечалось, значения всех изученных признаков перекрываются. Статистический анализ при уровне значимости 95 % показывает весьма сложные взаимоотношения выборок (популяций) и их групп и подтверждает тенденции, выявленные методом многомерного шкалирования.

С указанной степенью достоверности следующие популяции и их группы отличаются по 2 или более признакам. Группа популяций с Большого Кавказа и его отрогов (*E, F, K, L*) отличается от всех остальных наименьшими для изученных территорий длиной гнатосомы снизу и длиной II—III члеников пальп, взятых вместе (рис. 2, 2, 3). Эта же группа популяций отличается от таковых из горных систем Талыш—Эльбурс и их отрогов (*G, M*), а также из Восточных Карпат (*D*) еще и наименьшими размерами гипостома, лапки I и ее вершинного конуса, а также пропорциями гнатосомы снизу (рис. 2, 4—8).

Популяция из Восточных Карпат (*D*) с избранной степенью достоверности отличается от всех остальных популяций наибольшей длиной II—III члеников пальп (рис. 2, 3), а от группы популяций с Большого Кавказа также большей длиной гнатосомы, гипостома, лапки I и ее вершинного конуса (рис. 2, 4, 6, 7). Эта популяция (*D*) отличается от таковых с Бессарабской возвышенности (*H*), Окско-Донской равнины (*I*) и Крыма (*J*) более длинной гнатосомой и ее пропорциями (рис. 2, 8), а от всех популяций с европейских равнин и всхолмленных территорий — также большими длиной и шириной гипостома, длиной лапки I и ее вершинного конуса (рис. 2, 4—7).

Как уже отмечалось, многомерное шкалирование показало, что группа популяций с европейских равнин и всхолмленных территорий проявляет большую степень сходства с популяциями с прочих изученных территорий. Следовательно, здесь приходится ожидать либо меньшее число дифференциальных признаков, различающихся с принятой значимостью доверительного интервала, либо признаки останутся дифференциальными при снижении уровня значимости. Наиболее четким для этой группы популяций (*A—C, H, I* и примыкающей к ним крымской *J*) дифференциальным признаком служит длина II—III члеников пальп, взятых вместе, перекрывающаяся при значимости 95 % только с дизъюнктивными популяциями из Талыша

и Эльбурса (*G, M*), но хорошо «работающая» по отношению ко всем популяциям с Большого Кавказа (*E, F, K, L*) и к таковой из Восточных Карпат (*D*). Длина гнатосомы «работает» либо не для всех европейских выборок, либо требует некоторого снижения уровня значимости доверительного интервала.

Внутри групп популяций отдельные популяции показывают достоверные отличия, как правило, только по одному признаку (рис. 2, 1, 4, 5, 7).

Нимфа. Среди 10 популяций, изученных по нимфальной фазе (см. с. 106), не представлены по сравнению с половозрелой фазой таковая из северо-восточных отрогов Большого Кавказа (*F*), а по сравнению с личиночной — также *F* и 2 популяции из западных (*K*) и северо-западных отрогов Большого Кавказа (*L*).

Многомерное шкалирование, проведенное по 9 размерным признакам, перечисленным в разделе «Материал и методы» (рис. 4), показало (рис. 5), что тенденции порядка различий изученных выборок нимфы во многом сходны с таковыми как личинки, так и половозрелой фазы.

Выборки из равнинных и всхолмленных областей восточной части европейской территории ареала (*A—C, I*) также располагаются ближе к основанию координат. К ним тяготеет выборка с Бессарабской возвышенности (*H*), а также (как это наблюдалось у имаго) выборка со Ставропольского плато (*E*). Наиболее обособленное положение занимают выборки из Талыша и Эльбурса (*G, M*), которые противостоят таковой со Ставропольского плато (к сожалению, единственной представляющей отроги северного макросклона Большого Кавказа). Имеющиеся у нимфы расхождения с двумя другими фазами жизненного цикла более всего выражаются в позиции популяции из западных склонов Восточных Карпат (*D*): у личинки, самки и самца эта популяция занимала более или менее удаленную позицию по отношению к основанию координат, тогда как у нимфы она располагается почти в нулевой точке.

С указанной степенью достоверности следующие популяции или их группы отличаются по 2 или более признакам. Популяции из Талыша и Эльбурса (*G, M*) имеют по отношению ко всем остальным наибольшее количество дифференциальных признаков. Это: длина и ширина скутума, длина перитремы, гнатосомы снизу, II—III члеников пальп (взятых вместе), гипостома, лапки I (рис. 4, 1—5, 7, 9). При этом все размеры — наибольшие для всей изученной территории. Популяция из Восточных Карпат (*D*) отличается как от таковых из Талыша и Эльбурса, так и с равнин и всхолмленных территорий восточно-европейской части ареала, т. е. Русской равнины (*A—C, I, H*), промежуточной длиной скутума, гипостомы и лапки I (рис. 4, 1, 7, 9), а также максимальным значением соотношения длины и ширины гипостомы (рис. 4, 11). Выборка из Крыма (*J*) при некотором снижении значимости доверительного интервала отличается лишь промежуточным значением длины скутума по сравнению с таковым в Талыше—Эльбурсе (*G, M*), с одной стороны, и с группой популяций с Русской равнины (*A—C, I, H*), а также со Ставропольского плато (*E*) — с другой (рис. 4, 1). Крымская популяция отличается от всех, кроме *G, M*, также по длине лапки I (рис. 4, 9).

Как и у личинки, в пределах групп популяций некоторые отдельные популяции имеют достоверные отличия, обычно по единственному признаку (рис. 4, 6, 7, 10).

Совокупность всех активных фаз онтогенеза. Таким образом, на основании достоверных размерных отличий совокупности всех фаз онтогенеза (самка и самец см.: Филиппова, Панова, 1997) выделяются крупные территории, заселенные группами в большей или меньшей степени близких популяций. Это равнинные и всхолмленные территории восточно-европейской части ареала (*A—C, I, H*), охватывающие большую часть Русской равнины; Восточные Карпаты (*D*); Крым (*J*); северный макросклон Большого Кавказа по всей его протяженности с запада на восток (*E, F, K, L*); отроги северных макросклонов гор системы Талыш—Эльбурс (*G, M*).

С учетом тех фактов, что по имаго охвачено изучением меньше территорий и что количество дифференциальных межпопуляционных признаков у имаго *I. ricinus* (Филиппова, Панова, 1997) меньше, чем у преимагинальных фаз, следует констатировать сходные у всех активных фаз онтогенеза общие размерные тен-

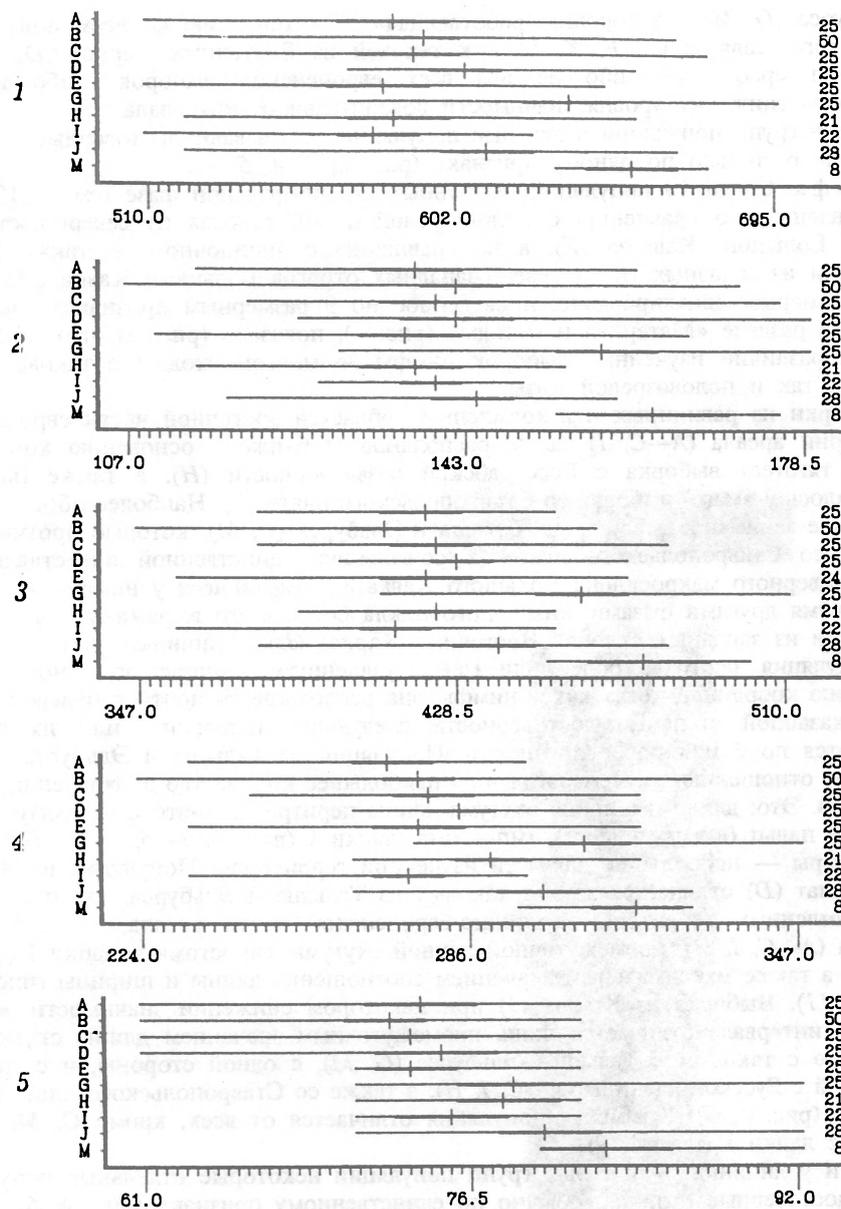


Рис. 4. Изменчивость морфологических признаков нимфы *Ixodes ricinus*.

1 — длина скутума; 2 — длина перитремы; 3 — длина гнатосомы снизу; 4 — длина, 5 — ширина II—III членков пальп; 6 — длина, 7 — ширина гипостома; 8 — длина лапки I; 9 — ширина вершинного конуса лапки I; 10 — соотношение длины и ширины скутума; 11 — соотношение длины и ширины гипостома.

Fig. 4. Variation of morphological characters of nymph *Ixodes ricinus*.

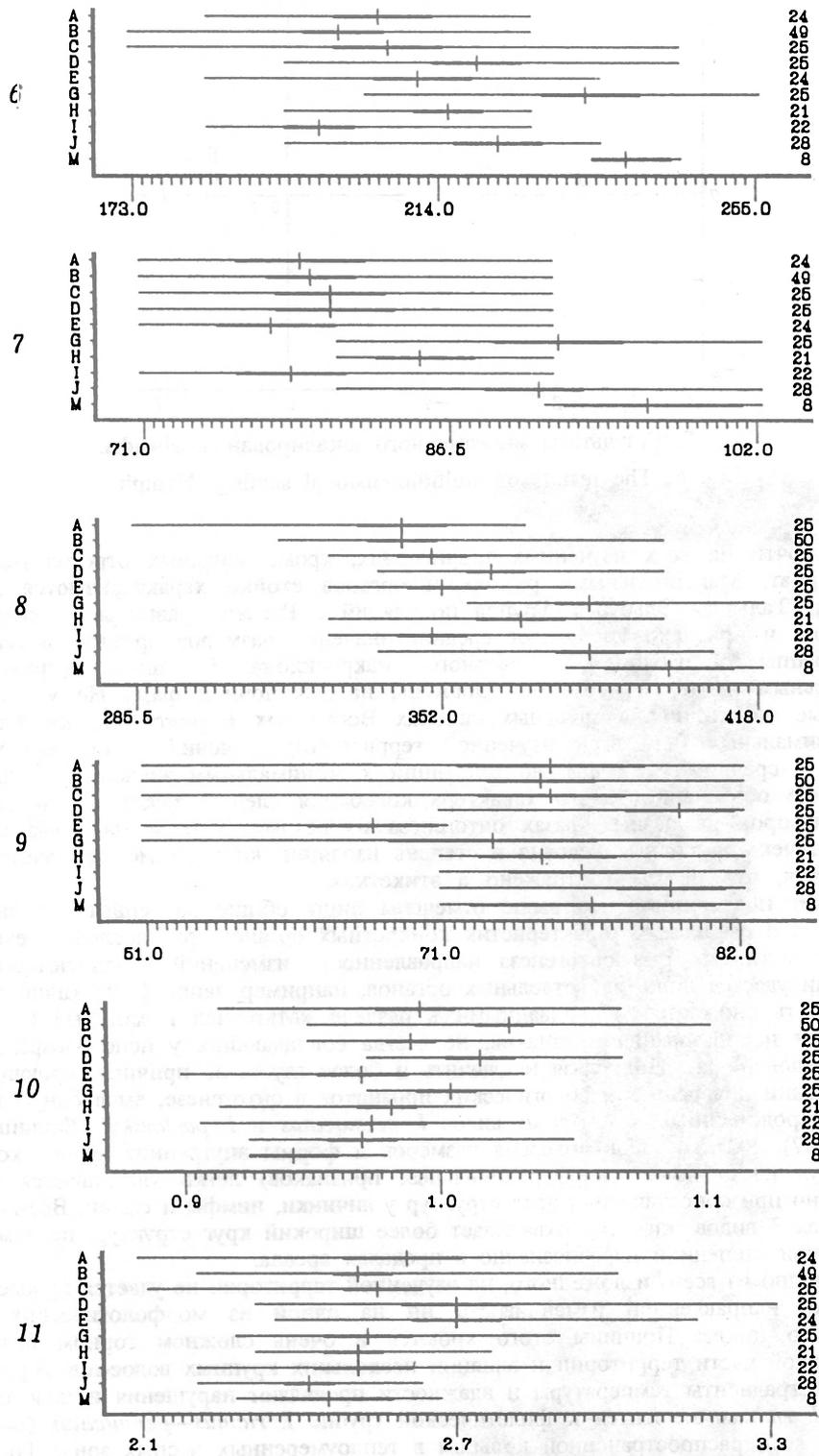


Рис. 4 (продолжение).

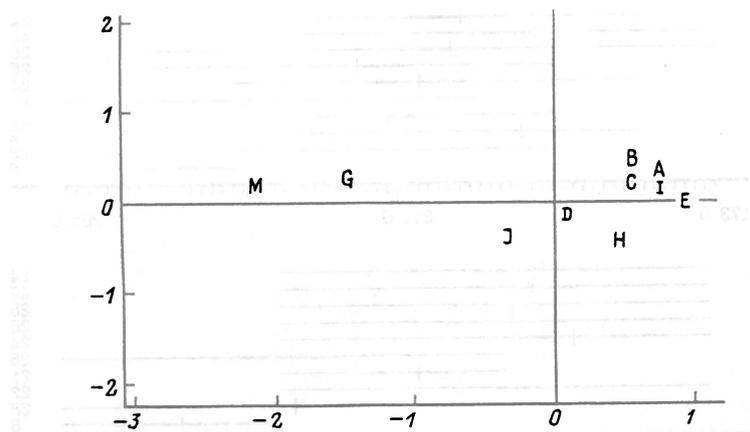


Рис. 5. Результаты многомерного шкалирования. Нимфа.

Fig. 5. The results of multidimensional scaling. Nymph.

денции почти на всех изученных территориях, кроме западных отрогов Восточных Карпат. Максимальными размерами органов стойко характеризуются популяции из Тальша—Эльбурса. Группа популяций с Русской равнины по совокупности фаз и признаков проявляет средние значения размеров органов, а тенденции группы популяций с северного макросклона Большого Кавказа к минимальным размерам особенно выражены на личиночной фазе. Не устойчивы размерные тенденции на западных склонах Восточных Карпат: они колеблются от максимальных (для всей изученной территории) значений у личинки через близкие к средним у нимфы, до тенденции к минимальным значениям у имаго. Возможное объяснение такого характера колебания следует искать в происхождении выборок на разных фазах онтогенеза из разных, хотя и мало удаленных горных точек, природные условия и степень изоляции которых могут значительно различаться, что не было отражено в этикетках.

Следует подчеркнуть, что выше отмечены лишь общие размерные тенденции. Что касается размерных характеристик конкретных органов, то проследить единую для всех активных фаз онтогенеза направленность изменений в зависимости от географии удастся лишь для отдельных органов, например лапки I. Частично такая возможность снижается обоснованными в разделе «Материал и методы» (с. 105) причинами использования признаков, не всегда совпадающих у неполовозрелых и половозрелой фаз. Но нельзя исключить и более глубокую причину, кроющуюся в проявлении инверсии морфологических признаков в онтогенезе, выявленную нами у близко родственных к *I. ricinus* видов *I. persulcatus* и *I. pavlovskiy* (Филиппова, 1984, 1997). У этих видов инверсия размеров и формы внутренних зубов кокс I и аурикул (межвидовых дифференциальных признаков) легко улавливается даже глазомерно при сопоставлении этих структур у личинки, нимфы и самки. Возможно, что у всех 3 видов инверсия охватывает более широкий круг структур, но в менее выраженной степени и неравнозначно в пределах ареала.

Как видно из всего изложенного, на изученной территории не удастся проследить клинально направленной изменчивости ни на одной из морфологических фаз жизненного цикла. Причины этого кроются в очень сложном горном рельефе значительной части территории и влиянии нескольких крупных водоемов, в результате чего градиенты температуры и влажности проявляют нарушения и инверсии.

Вид *I. ricinus* относится к филетической группе *I. ricinus—persulcatus* (подрод *Ixodes* s. str.), распространенной кольцом в теплоумеренных лесных зонах Голарктики. Среди более чем 10 видов этой группы изменчивость изучена (со сопоставимой

с *I. ricinus* степенью подробности) в Палеарктике у *I. persulcatus* Sch., 1930 (Филиппова, Другова, 1985; Филиппова, Мусатов, 1996), а в Неарктике у *I. scapularis* Say, 1821 и *I. pacificus* Cooley et Kohls, 1943 (Oliver e. a., 1993; Hutcheson e. a., 1995; Hutcheson, Oliver, 1996). Сравнение данных по географической изменчивости всех активных фаз онтогенеза *I. ricinus* с таковыми данными по трем упомянутым видам группы *I. ricinus—persulcatus*, характеризующимся своеобразными ареалами при сходном типе пастбищного паразитизма, показывает общие для всех 4 видов тенденции географической изменчивости. А именно: морфологическая внутривидовая дифференциация на всех активных фазах констатируется в основном по размерам отдельных органов, иногда — по пропорциям органов; при этом значения всех признаков в разных точках ареала перекрываются, но некоторые признаки проявляют высокую степень достоверности различий на достаточно удаленных или изолированных территориях; не наблюдается четкой согласованности в изменчивости органов по ходу онтогенеза — на одной фазе одни органы проявляют достоверные различия и определенную размерную направленность в зависимости от географии, на другой (других) — достоверные различия могут быть свойственны другим органам при той же размерной направленности или последняя может иметь иную тенденцию. Американские авторы рассматривают такие изолированные выборки или их группы как морфотипы, не заслуживающие возведения в ранг подвида. Нам представляется этот термин удачным по отношению ко всем упомянутым выше видам подрода *Ixodes* s. str., хотя существует множество эквивалентов, применяемых в других группах животных (см., например: Мина, 1986).

Таким образом, географическая изменчивость 2 палеарктических и 2 неарктических видов группы *I. ricinus—persulcatus*, изученная на всех активных фазах онтогенеза соответственно разными методами, частично на разных структурах, но с привлечением большого их количества и достаточно полным охватом ареалов, имеет сложный, неоднозначной направленности при смене фаз онтогенеза и у полов характер.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Представленные данные по *I. ricinus*, а также опубликованные ранее (Филиппова, Панова, 1997) впервые показывают конкретный характер географической изменчивости вида в восточной части ареала в объеме всех активных фаз онтогенеза. Установлено, что все различия выборок между территориями с разной степенью изоляции касаются размеров органов, реже — их пропорции и поэтому, за редким исключением, трудно улавливаются глазомерно, хотя проявляют высокую степень статистической достоверности; однако крайние значения признаков перекрываются по всему ареалу. Установлено также, что в группах выборок (морфотипах), между которыми проявились достоверные морфометрические различия на всех фазах онтогенеза и которые приурочены к территориям с разной степенью изоляции, спецификой как рецентных природных условий, так и их истории формирования преимагинальные фазы, особенно личинка, имеют больше дифференциальных признаков, чем самка и самец.

У представителей сем. Amblyomminae — *Haemaphysalis erinacei* Pavesi, 1844 и *Hyalomma asiaticum* Sch. et Schl., 1929, изученных при сходных по отношению к *I. ricinus* подходах, выявлен иной характер изменчивости (Филиппова и др., 1993, 1995). У этих видов выделяются подвиды, связанные со своеобразием природных условий в областях их распространения и достаточно четко различающиеся на половозрелой фазе даже визуально, но не всегда поддающиеся дифференциации по личинке, все признаки которой наиболее стабильны в ареале (что и послужило критерием для признания подвидового таксономического ранга).

Таким образом, у изученных в сравнительном плане пока немногочисленных представителей 2 подсемейств иксодовых клещей выявлены сложные как по ходу онтогенеза, так и в территориальном плане конкретные проявления изменчивости,

неоднозначные в разных подсемействах. Только дальнейшее накопление фактических материалов по географической изменчивости внутри каждого подсемейства, отражающее таксономическое и экологическое разнообразие видов и диапазон различий их ареалов, позволит уточнить и углубить критерий выделения тех или иных внутривидовых градаций у иксодовых клещей. Как видно из данной статьи, а также всех цитированных публикаций, рассматривающих географическую изменчивость вида в объеме всего активного отрезка онтогенеза, изучение каждого нового вида приносит множество новых неожиданных данных, свидетельствующих о том, что наши знания по этому вопросу еще очень ограничены.

Исследование поддержано РФФИ, грант 97-04-50094 и частично FIRCA, США, грант 1 RO3-TW00279-01A1.

Список литературы

- Бабенко Л. В., Арумова Е. А., Буш М. А., Скадиньш Е. А. О соотношении полов в природных популяциях имаго *Ixodes ricinus* L. и *Ixodes persulcatus* P. Sch. (Ixodoidea, Ixodidae) // Мед. паразитол. 1977. № 3. С. 294—301.
- Волцит О. В. Половой диморфизм у преимагинальных фаз иксодовых клещей: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1987. 21 с.
- Мина М. В. Микроэволюция рыб: эволюционные аспекты фенетического разнообразия. М.: Наука, 1986. 207 с.
- Терехина А. Ю. Анализ данных методами многомерного шкалирования. М.: Наука, 1986. 168 с.
- Филиппова Н. А. Таксономический состав клещей семейства Ixodidae (Acarina, Parasitiformes) в фауне СССР и перспективы его изучения // Паразитол. сб. 1984. Т. 32. Л.: Наука. С. 61—78.
- Филиппова Н. А. (Filippova N. A.) Systematic relationships of the *Ixodes (Ixodes) ricinus* complex in the Palearctic faunal region. *Acarology IX*. Proceedings. Columbus, Ohio. 1997. Vol. 2.
- Филиппова Н. А., Другова Е. В. Географическая изменчивость // Таежный клещ *Ixodes persulcatus* Schulze (Acarina, Ixodidae). Морфология, систематика, экология, медицинское значение. Л.: Наука, 1985. С. 174—184.
- Филиппова Н. А., Мусатов С. А. Географическая изменчивость половозрелой фазы *Ixodes persulcatus* (Ixodidae). Опыт применения баз данных по морфометрии // Паразитология. 1996. Т. 30, вып. 3. С. 205—215.
- Филиппова Н. А., Панова И. В. Географическая изменчивость половозрелой фазы *Ixodes ricinus* (Ixodidae) в восточной части ареала // Паразитология. 1997. Т. 31, вып. 5. С. 377—390.
- Филиппова Н. А., Панова И. В., Мусатов С. А. Таксономическая структура политипического вида *Haemaphysalis erinacei* (Ixodidae) // Паразитология. 1993. Т. 27, вып. 3. С. 193—215.
- Филиппова Н. А., Мусатов С. А., Панова И. В., Лобанов А. Л. Таксономическая структура политипического вида *Hyalomma asiaticum* (Ixodidae) // Паразитология. 1995. Т. 29, вып. 2. С. 65—82.
- Graf Y.-F. Copulation, nutrition et ponte chez *Ixodes ricinus* L. (Ixodoidea: Ixodidae) — 2e partie // Bull. Soc. entomol. Suisse. 1978. T. 51, N 2—3. P. 241—253.
- Hutcheson H. J., Oliver J. H. Multivariate morphometrics of larvae of the black-legged tick (*Ixodes scapularis*) with notes on nomenclature // Journ. Parasitol. 1996. Vol. 82, N 6. P. 916—925.
- Hutcheson H. J., Oliver J. H., Houck M. A., Strauss R. E. 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 // Journ. Med. Entomol. 1995. Vol. 32, N 2. P. 827—842.

Oliver J. H., Owsley M. R., Hutcheson H. J., James A. M., Chen C., Irby W. S., Dutson E. M., McLain D. K. Conspicuity of the Ticks *Ixodes scapularis* and *I. dammini* (Acari: Ixodidae) // Journ. Med. Entomol. 1993. Vol. 30, N 1. P. 54—63.

ЗИН РАН, Санкт-Петербург,
199034

Поступила 19.06.1997

IMPORTANCE OF PREIMAGINAL STAGES FOR THE ESTIMATION OF THE GEOGRAPHIC VARIATION IN SPECIES *IXODES RICINUS* (IXODIDAE)

N. A. Filippova, I. V. Panova

Key words: Ixodidae, *Ixodes ricinus*, larva, nymph, geographic variation.

SUMMARY

Geographic variation of female and male of *Ixodes ricinus* (L., 1758) in the eastern part of its distribution range has been described earlier (Filippova, Panova, 1997). 330 larvae in 13 localities have been studied (fig. 1): seven localities are the same as for females and males (their symbols are retained in figures 1—5). 280 nymphs in 10 localities have been studied: six localities are the same as for adults, three ones correspond to those added for larva. The multidimensional scaling method by means of software package SYSTAT was used for the assessment of relationships between samples (localities) on the basis of morphometrical characters (fig. 3, 5). The sizes of organs of larva of *I. ricinus* do not show dependence on future sex, but the sizes of many organs of female- and male-nymphs differ statistically. The ratio of sexes of *I. ricinus* in nature is nearly 1 : 1, therefore the data base of morphometrical characters of nymphal stage correspond to aggregate (female+male) data base of morphometrical characters of imaginal stage. For statistical estimation of differentiation between geographic localities 0.05 was taken as level of significance of confidence interval. The results of the multidimensional scaling correspond to the number of statistically significant differences in samples. As a result of comparison of these data the following large territories have been separated: the Russian Plain (A—C, I, H), western slopes of the East Carpatian Mountains (D), the Crimea (J), northern macroslope of the Great Caucasus (E, F, K, L), northern slopes of the Talysh and Elburs Mountains (G, M). The groups of populations, which inhabit each of these territories, show statistically significant differences on each stage of ontogenesis. The larval stage has the largest number of differential characters. As a rule, there is a tendency in sizes of organs common for all stages: they are maximal (Talysh, Elburs), middle (the Russian Plain), minimal (northern macroslope of the Great Caucasus). But this tendency in sizes of stages of ontogenesis in western slopes of the East Carpatian Mountains is not stable: larva has maximal sizes of organs, nymph — nearly middle ones, and imago — nearly minimal ones. There is no pronounced clinal geographic variation of *I. ricinus* in the eastern part of its distribution range. This may be the result of compound the relief of studied area.

The research was supported by the Russian Fund of Fundamental Investigations (Grant 97-04-50094, P.I. Dr. N. A. Filippova) and in part by FIRCA, USA (Grant 1 RO3-TW0027-01A1, P.I. Dr. J. H. Oliver).