УДК 576.895.421

ВНУТРИВИДОВАЯ ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И ИДЕНТИФИКАЦИЯ БЛИЗКОРОДСТВЕННЫХ ВИДОВ ИКСОДОВЫХ КЛЕЩЕЙ (IXODIDAE)

© Н. А. Филиппова

На основании данных по географической изменчивости 7 палеарктических видов иксодовых клещей выделены два варианта внутривидовой морфологической дифференциации: на подвиды и на морфотипы. Некоторые подвиды также проявляют дифференциацию на морфотипы. Прослежена зависимость внутривидовой дифференциации от рецентных и палеогеографических и экологических факторов. Как правило, выявленная географическая изменчивость нейтральна по отношению к межвидовым диагностическим признакам; отмечены случаи, когда морфометрические данные способствуют идентификации неполовозрелых фаз на конкретной территории ареала.

Среди иксодовых клещей основные виды-переносчики возбудителей опасных заболеваний с природной очаговостью проявляют полиморфизм и имеют обширные ареалы со сложным палеогенезом и разнородными рецентными природными условиями.

За последние годы была изучена географическая изменчивость 7 таких видов иксодовых клещей на всех активных фазах онтогенеза. На этой основе проанализирована внутривидовая морфологическая дифференциация в пределах ареалов каждого вида. Ареалы изученных видов отличаются друг от друга тяготением к западным или восточным провинциям Палеарктики, связями с лесными или аридными зонами, разной степенью дизъюнкций в зависимости от причин и возраста последних. В числе изученных виды с разными типами паразитизма: пастбищным — *Ixodes* (*Ixodes*) *ricinus* (L., 1758), *I. (I.) persulcatus* Sch., 1930, *I. (I.) pavlovskyi* Pom., 1946, *Dermacentor* (*Serdjukovia*) *marginatus* (Sulzer, 1776); норным — *I.* (*Pholeoixodes*) *crenulatus* (Koch, 1844), *Haemaphysalis* (*Rhipistoma*) *erinacei* Pavesi, 1884, и пастбищно-норным — *Hyalomma* (*Euhyalomma*) *asiaticum* Sch. et Schl., 1929 (Филиппова, Другова, 1985; Филиппова и др., 1993, 1995; Филлипова, Мусатов, 1996; Филиппова, Панова, 1997, 1998а, 1998б; Филиппова, Немирко, 1999).

Межвидовая диагностика иксодовых клещей по любой активной фазе онтогенеза разработана нами в объеме фауны бывшего СССР и сопредельных стран. Этому вопросу посвящены монографии, позволяющие определять виды-переносчики, в том числе и в живом состоянии, что существенно при изучении их взаимоотношений с возбудителями, а также самих возбудителей. Межвидовые морфологические различия всех фаз близких видов, используемые в определительных таблицах и дифференциальных диагнозах, прослеживаются, как правило, по комплексу «качественных» признаков — хорошо улавливаемых на глаз форме органов, их отдельных частей и структур, соотношениям линейных размеров одного и того же или разных органов. В определительных таблицах и дифференциальных диагнозах использованы по возможности наиболее стабильные в ареале признаки или учтена географическая изменчивость их, однако при меньшем охвате географических точек, чем в цитированных выше публикациях, специально посвященных вопросу географической изменчивости. Достаточно хорошо изучены ареалы видов, онтогенетические и географические аспекты изменения хозяинных связей, диапазон биоптических связей (Филиппова, 1977, 1997).

Настоящая статья ставит две задачи. 1. Подытожить накопленные данные о вариантах географической изменчивости 7 изученных видов с охватом всех активных фаз онтогенеза и сформированных на этой основе представлениях о внутривидовой таксономической структуре этих видов. 2. Дать ответ на вопрос, насколько влияют накопленные данные по морфологической изменчивости в ареале на диагностику близкородственных видов: требуют ли они пересмотра диагностических межвидовых признаков, нейтральны по отношению к ним или дополняют их для отдельных точек ареала.

Прежде чем рассматривать эти вопросы, напомним, что данные о географической изменчивости перечисленных выше видов были получены в результате изучения большого количества выборок из каждого видового ареала, включая в соответствии с его особенностями не только территорию бывшего СССР, но и некоторые территории Северной Африки, Передней и Центральной Азии. В пределах видовых ареалов были представлены выборки, охватывающие от 5 до 126 географических точек с разной степенью удаленности и природной изоляции. Каждый вид в бóльшей части точек своего ареала был представлен одновременно как обоими полами,[1] так и обеими преимагинальными фазами, в некоторых точках — обоими полами и одной из преимагинальных фаз или одним из полов и обеими преимагинальными фазами, реже — только самкой и самцом, или личинкой и нимфой, или одним полом и одной неполовозрелой фазой. По каждой фазе изучено порядка 30 признаков, в основном транзитных, т. е. имеющихся у всех или у двух смежных фаз; в число изученных признаков вошли и диагностические по отношению к близким видам. Результаты такого подхода позволили решить поставленные задачи: во-первых, выявить по полным жизненным циклам 7 изученных видов варианты морфологической дифференциации и соотнести с ними уровни внутривидовой таксономической дифференциации; во-вторых, проанализировать взаимоотношения географической изменчивости и установившихся межвидовых диагностических признаков каждой из активных фаз онтогенеза.

ВАРИАНТЫ ВНУТРИВИДОВОЙ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ И ВНУТРИВИДОВАЯ ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ИЗУЧЕННЫХ ВИДОВ

Не углубляясь в обширную разноречивую литературу, посвященную вопросам внутривидовой таксономической дифференциации, в том числе и вопросам номенклатуры соподчиненных рангов, резюмируем наше представление о вариантах внутривидовой морфологической дифференциации у изученных видов иксодовых клещей, которое сложилось по мере накопления фактического материала, изложенного в цитированных выше публикациях. Для этого в арсенале данных литературы вполне достаточно понятий.[2] Напомним, что это представление базируется иногда на морфологических признаках, воспринимаемых глазомерно (форма органа или его частей), но главным образом — на выявленных статистически различиях перекрывающихся в ареале линейных размеров и пропорций органов с учетом полноты охвата фаз онтогенеза, количества достоверно различающихся параметров, согласованности самих параметров и их тенденций по ходу онтогенеза. Полностью отдавая себе отчет в том, что ранг вариантов дифференциации отражает бóльшую или меньшую степень различия между географически разобщенными выборками, и в том, что на данном этапе знаний представления о таксономической внутривидовой структуре могут носить упрощенный и условный характер, мы констатируем подразделение изученных видов либо на подвиды, либо на морфотипы. Некоторые подвиды со сложными природными условиями их ареалов в свою очередь подразделяются на морфотипы.

---

[1] У иксодовых клещей резко выражен половой диморфизм.

[2] Подробные обзоры литературы по вопросам внутривидовой дифференциации и номенклатуры низших рангов у разных групп животных приводят Ю. А. Филипченко (1978), М. В. Мина (1986) и др.

Наше признание подвидов базируется на классическом правиле 75 %. Однако здесь внесены ужесточающие дополнения, необходимость которых обусловлена оценкой внутривидовой дифференциации одновременно по всем активным морфологическим фазам онтогенеза. В силу этого приходится иметь дело с изменчивостью признаков, свойственной и отдельным фазам, и всем фазам одновременно, как результатом неодинаковых темпов дивергенции соответствующих признаков не только на соответствующих фазах, но и на разных фазах в тех или иных частях обширных и неоднозначных по истории формирования природных условий ареалов.

Мы принимаем подвидовой ранг дифференциации для *Ixodes pavlovskyi, Haemaphysalis erinacei* и *Hyalomma asiaticum*, когда на половозрелой фазе в целом или у одного из полов порядка 75 % особей в выборке или группе выборок имеют хиатус по отношению к другой выборке (или группе выборок) по «качественным» (структурным) признакам (форме органов или их частей), улавливаемых глазомерно, что сопровождается еще статистически достоверными размерными различиями некоторых других структур (просчитанными параллельно по критерию Стьюдента и коэффициенту различия). На неполовозрелых фазах некоторые «качественные» внутривидовые признаки, свойственные половозрелой фазе (в силу особенностей онтогенеза) могут частично отсутствовать вообще (сам конскутум и, следовательно, его пунктировка; рисунок дорсальных покровов; дорсальный отросток перитремы — у нимфы и сама перитрема — у личинки; апрон — у самки и неполовозрелых фаз), а частично нивелированы (глубина борозд скутума и др.) и глазомерно неразличимы. Но на неполовозрелых фазах подвидам свойственны статистически достоверные различия линейных размеров и соотношений комплекса органов или их структур. Здесь вступает в действие возможность интегрировать статистически достоверные размерные отличия всех активных фаз онтогенеза. А именно: опираться на признаки (линейные размеры органов или пропорции), которые свойственны всем 3 фазам онтогенеза (мы называем их транзитными) плюс имеют одинаковую тенденцию у всех (или хотя бы у двух) фаз. Степень отличия подвидов друг от друга (когда их более двух) далеко не однозначна, иногда «выпадает» один из полов или одна из преимагинальных фаз, что будет рассмотрено ниже на конкретных примерах.

Меньшая степень морфологической дифференциации в ареале установлена у 4 видов — *Ixodes ricinus*, *I. persulcatus, I. crenulatus* и *Dermacentor marginatus*, а также внутри некоторых подвидов *I. pavlovsky* и *Hyalomma asiaticum*. У них вероятность встречаемости глазомерных различий в выборках в зависимости от географии значительно ниже 75 % или таковые неуловимы, а количество транзитных морфометрических признаков, дающих достоверные различия, меньше по сравнению с первой группой видов. При этом среди категории признаков, проявляющих при подвидовой дифференциации общую размерную тенденцию в онтогенезе в зависимости от географии, у второй группы видов наблюдается часто по ходу онтогенеза противоположная размерная тенденция соответствующих признаков на одной и той же территории или достоверные различия у разных фаз распределяются по разным структурам. Но все же в зависимости от географии выборки статистически достоверно различаются по комплексу морфометрических признаков. Такие группы выборок, свойственные той или иной территории видового или подвидового ареала, мы рассматриваем как морфотипы.

Степень отличия морфотипов друг от друга различна, что будет показано ниже на конкретных примерах.

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ВНУТРИВИДОВОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ И МЕЖВИДОВЫХ ДИАГНОСТИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ

Наибольшего влияния географической изменчивости на диагностические межвидовые признаки следует опасаться у видов с наивысшей степенью морфологической дифференциации в ареале, позволяющей признать географические или экологические подвиды. Подвиды установлены или подтверждены (но с принципиально новым,

сложным сравнительно-онтогенетическим и эколого-географическим содержанием) у видов: *Ixodes pavlovskyi, Haemaphysalis erinacei, Hyalomma asiaticum*.

Ixodes (*Ixodes*) *pavlovskyi* представлен двумя дизъюнктивными подвидами: *I. pavlovskyi pavlovskyi* Pom., 1946 и *I. p. occidentalis* Fil. et Panova, 1998 (Филиппова, Панова, 1998б). Ареал номинативного подвида охватывает Южное Приморье и прилежащие острова Японского моря, а западного — горы юга Западной и Средней Сибири, Алтай, Северный Тянь-Шань. Восточный подвид приурочен в основном к горным и долинным хвойно-широколиственным реликтовым лесам уссурийского типа, а западный — к горной черневой тайге или ее дериватам. Дизъюнкция подвидовых ареалов насчитывает, по крайней мере, плиоценовый возраст (Филиппова, 1973, 1991). Имеет место географический аспект смены хозяев при сохранении близких таксономических и экологических их характеристик. В пределах западного подвида прослеживаются достоверные различия некоторых морфометрических признаков (в меньшей степени, чем у подвидов) между выборками из горных районов Южной Сибири и таковыми из Юго-Западного Алтая, что соответствует разным морфотипам.

Вид входит в группу *I. persulcatus* и проявляет на всех активных фазах онтогенеза значительное морфологическое сходство со всеми видами этой группы, особенно же с таковыми азиатского корня — *I. persulcatus, I. kashmiricus* Pom., 1948, *I. nipponensis* Kitaoka et Saito, 1967.

На всех фазах *I. pavlovskyi* подвидовой дифференциации подвержена форма лапки I (в профиль), что подтверждается статистически достоверными различиями соотношений ее длины и высоты, имеющими по ходу онтогенеза специфическую для каждого подвида тенденцию. У самки подвидовые различия проявляются в глубине боковых борозд и форме гипостома в задней его части, а у нимфы — в пропорциях скутума. Остальные подвидовые дифференциальные признаки проявляются в статистически достоверных различиях линейных размеров гнатосомы и ее органов (гипостома и пальп), а также медиального зубца коксы I, и проходят при однонаправленной для каждого подвида тенденции транзитно через все фазы онтогенеза.

Рассмотрим теперь, насколько перечисленные структуры используются для идентификации видов группы *I. persulcatus*. Форма лапки I не входит в комплекс межвидовых дифференциальных признаков. Глубина боковых борозд самки, которая используется для группового отделения близких видов от *I. pavlovskyi*, у наименее глубокого варианта их у подвида *I. p. pavlovskyi* всегда глубже и имеет более четкое оформление, чем у всех других видов этой группы. Для идентификации видов группы *I. persulcatus* имеет значение форма гипостома только в его передней половине, но не в задней. Что касается пропорций скутума нимфы и абсолютных размеров перечисленных выше органов, то эти показатели у личинки или нимфы иногда перекрываются с таковыми некоторых видов группы *I. persulcatus*. Но на межвидовом уровне они имеют, как правило, второстепенное диагностическое значение и не используются в определительных таблицах.

Hemaphysalis (*Rhipistoma*) *erinacei* представлен 3 подвидами: *H. erinacei erinacei* Pavesi, 1844, *H. e. taurica* Posp.-Shtr., 1940, *H. e. turanica* Posp.-Shtr., 1940 (Филиппова и др., 1993). Видовой ареал простирается от Пиренейского п-ова до Северо-Восточного Китая, охватывая Южную Европу, Северную Африку, Переднюю, Среднюю и частично Центральную Азию. Ареал номинативного подвида охватывает юг Западной Европы и Северную Африку; ареал *H. e. taurica* представлен дизъюнктивными пятнами: Крым, Кавказ, горные территории Передней и Средней Азии, с выходом в Джунгарский Алатау, хребты Тянь-Шаня и Западного Памира. *H. e. turanica* распространен от восточного побережья Каспия, Устюрта и Приаралья через пустыни и невысокие нагорья Средней и Центральной Азии до Северо-Восточного Китая. В Копетдаге и Юго-Западном Тянь-Шане установлены парапатрические отношения и оба последних подвида существуют нередко в близком соседстве. Однако имеет место биотопическая специализация: *H. e. taurica* приурочен преимущественно к предгорным и горным биотопам с влиянием различного рода водоемов и мезофильной

растительностью;[3] *H. e. turanica* обитает в аридных условиях небольших высот азиатских пустынь.

Особенность таксономического положения этого вида была показана Хугстраалом и Кимом (Hoogstraal, Kim, 1985), которые выделили в составе подрода *Rhipistoma* Koch, 1844 5 групп близкородственных видов. *H. erinacei* — единственный представитель группы с тем же названием, т. е. морфологически достаточно обособлен. Поэтому не приходится опасаться, что выявленные нами подвидовые дифференциальные признаки осложнят идентификацию видов подрода, тем более что подавляющее большинство видов других групп подрода *Rhipistoma* присуще тропическим фаунам и лишь незначительное число видов — самому югу Палеарктики.

Следует заметить, что по сравнению с дизъюнктивными подвидами *I. pavlovskyi* у подвидов *H. erinacei* значительно более сложные не только географические взаимоотношения, но и морфологические. Самки и самцы *H. e. taurica* и *H. e. turanica* почти повсеместно четко различаются комплексом признаков: формой пальп и коррелированными с ней соотношениями размеров их члеников, формой и размерами вентромедиальных щетинок пальп, а также хетотаксией кокс, соотношениями размеров перитремы и анального кольца, длин коготков и присосок лапки I. Половозрелая фаза номинативного подвида имеет часть признаков, общих с одним из рассмотренных подвидов, а часть — с другим, а также промежуточные (статистически достоверно отличающиеся как от *H. e. taurica*, так и *H. e. turanica*). На нимфальной фазе не проявляется дифференциальная ценность структур пальп, но имеются статистически достоверные подвидовые различия в размерах некоторых деталей основания гнатосомы и, подобно половозрелой фазе, — в хетотаксии кокс. Личинка проявляет наибольшую морфологическую стабильность по всему видовому ареалу: *H. e. taurica* и *H. e. turanica* отличаются статистически достоверно только таким параметром пальп, как расстояние между вершиной III членика и вершиной латерального выступа II членика. Номинативный подвид на нимфальной и личиночной фазах не различим от *H. e. taurica*, но отличается от *H. e. turanica*. Таким образом, в пределах видового ареала дивергенция *H. e. taurica* и *H. e. turanica* зашла наиболее далеко, и на половозрелой фазе между этими подвидами сформировался хиатус по комплексу признаков, уменьшающемуся у нимфы. Номинативный подвид отличается от двух других на половозрелой фазе, а по нимфе и личинке — только от *H. e. turanica*.

Характер географической изменчивости *H. erinacei* поучителен тем, что среди всех 7 изученных видов наиболее наглядно демонстрирует падение морфологической стабильности вида в ареале в процессе онтогенеза, в результате чего сформировались подвиды, имеющие на половозрелой фазе хиатус по комплексу признаков. Однако наибольшая степень морфологической дивергенции (не только по количеству признаков на половозрелой фазе, но и по охвату всех фаз онтогенеза) проявляется у двух подвидов — *H. e. taurica* и *H. e. turanica* — и не столько в зависимости от существенных географических преград, сколько от экологических факторов (Филиппова и др., 1993).

Сходная картина внутривидовой дифференциации может иметь место и у других, слабо изученных в этом плане видов иксодид, что требует осторожности при описании новых видов и ревизии ранее описанных по единичным экземплярам половозрелой фазы.

Hyalomma (*Euhyalomma*) *asiaticum* имеет еще более сложную морфологическую и территориальную дифференциацию. Ареал этого вида простирается с некоторыми дизъюнкциями от Кавказа и Передней Азии до Внутренней Монголии, охватывая как равнинные жаркие, так и горные теплоумеренные и холодные пустыни и полупустыни. Изучение 126 выборок, достаточно полно представляющих ареал вида (Филиппова и др., 1995), подтвердило существование 3 подвидов: *H. asiaticum asiaticum* Sch. et Schl., 1929, *H. a. kozlovi* Ol., 1931, *H. a. caucasicum* Pom., 1940, из которых 2 последних

---

[3] Сходных биотопов, судя по литературным данным (Hoostraal, 1955), придерживается и номинативный подвид.

были описаны по единичным экземплярам. Наиболее западное положение занимает ареал *H. a. caucasicum* — горные степи и полупустыни Кавказа и Иранского нагорья. Ареал номинативного подвида простирается на восток от Северного и Восточного Прикаспия через пустыни и полупустыни Казахстана и Средней Азии, с большими дизъюнкциями через пустыню Гоби, пересекает в Заалтайской Гоби северную часть ареала *H. a. kozlovi* и достигает Внутренней Монголии. Ареал *H. a. kozlovi* занимает обширную территорию Заалтайской Гоби. Если в отношении *H. a. caucasicum* можно говорить об умеренных требованиях тепла и влажности, а в отношении *H. a. kozlovi* — о тяготении к холодным горным пустыням, то номинативный подвид представляется очень пластичным к гигротермическим условиям обитания.

H. asiaticum в пределах своего подрода относится к группе с тем же названием, в которую входят также *H. anatolicum* Koch, 1844 и *H. dromedarii* Koch, 1844 (Филиппова, 1999). Подвиды *H. asiaticum* имеют неоднозначные морфологические отношения между собой на протяжении активной части онтогенеза и проявляют внутри себя существенную географическую изменчивость, что связано с обширными и сложными по природным условиям их ареалами.

Все три подвида по самцу четко отличаются друг от друга по комплексу признаков: соотношению длины конскутума и гнатосомы, степени выраженности пунктировки каудального поля конскутума, пропорции аданальных щитков, соотношению параметров перитремы, количеству пор в определеннных частях перитремы, соотношению длин II и III члеников пальп, пропорциям вершинного конуса и соотношению длин коготка и присоски лапки I. По самке *H. a. caucasicum* статистически достоверно отличается от двух других подвидов по тем же, что и у самца, признакам в строении перитремы и лапки I. Тогда как достоверных отличий по самке *H. a. asiaticum* от *H. a. kozlovi* (проявляющих широкий диапазон изменчивости в пределах своих обширных подвидовых ареалов и представленных статистически достоверно отличающимися по неполному набору фаз онтогенеза морфотипами) выявить не удалось. Среди перечисленных подвидовых признаков половозрелой фазы нет структур, используемых для идентификации видов группы *H. asiaticum*. На преимагинальных фазах *H. a. kozlovi* статистически достоверно отличается от двух других подвидов по абсолютным размерам некоторых органов, включая размеры скутума, органов гнатосомы и лапки I. Хотя межвидовая диагностика по неполовозрелым фазам в группе *H. asiaticum* разработана недостаточно, изучение коллекционного материала позволяет предполагать, что названные признаки могут иметь диагностическую ценность на видовом уровне и учет их географической изменчивости облегчит идентификацию видов этой группы по личинке и нимфе на конкретных территориях.

Иной вариант географической изменчивости, характеризующийся менее высокой степенью внутривидовой дивергенции, выявляющейся только статистически, свойствен видам *Ixodes* (*I.*) *ricinus, I.* (*I.*) *persulcatus, I.* (*Pholeoixodes*) *crenulatus, Dermacentor* (*Serdjukovia*) *marginatus* и позволяет констатировать их дифференциацию на географические морфотипы, но не подвиды. Названные виды имеют также обширные ареалы с признаками как расширения в позднем плейстоцене-голоцене, так и редукции (Филиппова, 1999).

Важнейшие переносчики возбудителей клещевых энцефалитов, боррелиозов и других опасных заболеваний — *I. ricinus* и *I. persulcatus* входят вместе с *I. pavlovskyi* (столь четко проявляющим подразделение на 2 подвида) в группу *I. persulcatus* и характеризуются пастбищным типом паразитизма. Но в отличие от *I. pavlovskyi* они имеют более обширные ареалы с чертами как разновозрастных дизъюнкций, так и расширений, вплоть до послеледниковых. *I. persulcatus* распространен от Прибалтики до Японских о-вов включительно по подзонам средней и южной тайги, а также в среднегорных таежных лесах Алтая, Северного Тянь-Шаня, юга Сибири и Дальнего Востока. Ареал *I. ricinus* простирается от Западной Европы до Урала (включая Крым, Кавказ, Талышские горы, Анатолийский п-ов, Иран) и имеет несколько дизъюнкций. Вид населяет преимущественно лиственные и смешанные леса европейского типа.

Морфотипы *I. ricinus* и *I. persulcatus*, во-первых, имеют меньшее, чем *I. pavlovskyi*, число органов и отдельных их структур, показывающих статистически достоверные размерные различия в зависимости от географии, во-вторых, степень различий между морфотипами в каждом видовом ареале заметно меньше, чем между подвидами *I. pavlovskyi*, и примерно соответствует таковой между выборками из гор Южной Сибири, с одной стороны, и из Юго-Западного Алтая — с другой, внутри ареала *I. p. occidentalis*. Надо отметить неравнозначный характер морфологической обособленности морфотипов внутри каждого вида. У *I. ricinus* среди выборок с 13 территорий восточной части видового ареала наиболее аберрантными оказались таковые (по всем фазам онтогенеза) из Талышских гор (Филиппова, Панова, 1998а). У *I. persulcatus* наиболее обособлен морфотип с территории Южного Приморья, несколько менее — с Юго-Западного Алтая (Филиппова, Другова, 1985; Филиппова, Мусатов, 1996). Таким образом, у этих видов наиболее аберрантные морфотипы свойственны древним территориям видовых ареалов, характеризующимся оптимальными рецентными условиями обитания. Внутри каждого из этих видов морфотипы на всех фазах статистически достоверно различаются по таким признакам, как размеры скутума, анального клапана, перитрем, органов гнатосомы, лапки I, очень редко — пропорциям органов. При этом на соответствующих фазах значения всех соответствующих параметров перекрываются во всех точках видового ареала, а по ходу онтогенеза дифференциальные свойства переходят от признака к признаку; к тому же размерная тенденция может нарушаться.

Морфометрические показатели географической изменчивости половозрелой фазы *I. ricinus* и *I. persulcatus* не пересекаются с диагностическими признаками других видов подрода *Ixodes* Latr, 1795. На неполовозрелых фазах (как исключение) у морфотипов с отдельных территорий морфометрические показатели дополнительных признаков (не используемых в определительных таблицах) перекрываются с таковыми редких видов этой группы. Таким образом, конкретные показатели для отдельных морфотипов на той или иной территории усиливают возможности идентификации редких видов группы *I. persulcatus*.

Ixodes (*Pholeoixodes*) *crenulatus*, несмотря на принадлежность к другому подроду, норный тип паразитизма и тесные связи жизненного цикла с таковым прокормителей, а также распространение в открытых ландшафтах, проявляет во многом сходный с *I. ricinus* и *I. persulcatus* вариант географической изменчивости и дифференциацию на морфотипы (Филиппова, Панова, 2000).

Ареал *I. crenulatus* включает несколько крупных и не очень крупных дизъюнктивных территорий, совпадающих с зональными и горными степями, и простирается от Западной Европы до Забайкалья и Монголии, заходя в горные системы Крыма, Кавказа, Копетдага, Казахского мелкосопочника, Тянь-Шаня, многие хребты Средней Азии.

Круг морфометрических параметров, по которым статистически достоверно различаются морфотипы из 10 разной степени изоляции географических точек на протяжении всего видового ареала, практически тот же, что и у *I. ricinus* и *I. persulcatus*. Но *I. crenulatus* имеет больше транзитных морфометрических признаков, проявляющих единую тенденцию на всех фазах онтогенеза. По морфометрическим показателям выявлен аберрантный морфотип (характеризующийся крупными размерами) из западных отрогов Средне-Русской возвышенности. Данная территория расположена у северной границы ареала в лесостепной зоне, и пока трудно объяснить факт крупных размеров данного морфотипа.

В пределах подрода *Pholeixodes* Sch., 1942 *I. crenulatus* проявляет тесные морфологические связи с видами группы *I. crenulatus* — *I. kaiseri* Arthur, 1957, *I. lividus* Koch, 1844, *I. arboricola* Sch. et Schl., 1929 и *I. subterraneus* Fil., 1961. Что касается взаимоотношений географической изменчивости признаков, на которых базируется идентификация видов группы *I. crenulatus*, то лишь для нимфальной фазы установлены перекрывания значений пропорций лапки I — одного из диагностических признаков *I. crenulatus*, с одной стороны, и *I. arboricola* и *I. subterraneus* — с другой.

Пропорции лапки I *I. crenulatus* на Средне-Русской возвышенности, в долине р. Урал и в Забайкалье перекрываются с таковыми *I. subterraneus* (распространенным на аридных территориях Казахстана и Средней Азии), а также с таковыми *I. arboricola* из Гомельской обл. Белоруссии (где нет *I. crenulatus*). Таким образом, географическая изменчивость *I. crenulatus* не влияет на диагностические признаки.

Dermacentor (*Serdjukovia*) *marginatus* имеет ареал, охватывающий зональные и горные степи от Средней и Южной Европы и Северной Африки до Средней Сибири, Алтая, Монголии, Синьцзяна, Тянь-Шаня и Памиро-Алая включительно. Представлен несколькими морфотипами, характер различий между которыми напоминает таковой рассмотренных выше видов, но имеет и своеобразие. Оно состоит в том, что среди изученных видов *D. marginatus* — единственный, имеющий светлый пигмент на твердых дорсальных покровах половозрелой фазы. Светлый пигмент занимает дорсальные щиты не сплошь, а чередуется с пятнами основного фона, количество и площадь некоторых из них подвержены географической изменчивости наряду со структурами, рассмотренными выше у других видов.

D. marginatus принадлежит к группе того же названия, степень сходства между видами которой так же высока, как и в группе *I. persulcatus*. Морфотипы из 5 изолированных друг от друга точек ареала отличаются на половозрелой фазе рисунком скутума самки и конскутума самца: наличием или отсутствием некоторых пятен основного фона и в первом случае их размерами. Эти отличия воспринимаются как габитуальные, однако они свойственны лишь 50—60 % особей в каждой изученной, географически изолированной точке ареала. В соответствии с тенденцией географической изменчивости рисунка (на половозрелой фазе) проявляются статистически достоверные различия морфотипов по соотношению длин срединных щетинок аллоскутума и скутума, основания гнатосомы и дорсальных корнуа, длины и ширины перитремы и лапки I, а у самца — размеров зубчиков апрона, некоторых параметров кокс IV. На нимфальной фазе морфотипы статистически достоверно отличаются по длине скутума и размерам гнатосомы, а также по соотношениям диаметров перитремы и кольца анального клапана, задних срединных щетинок скутума и ширины базального членика основания хелицер, длины II и III члеников пальп, длины внутренних и наружных зубцов коксы I. По личинке статистически достоверные различия морфотипов выявлены в длине гнатосомы и соотношении длины срединных щетинок скутума и ширины базального членика основания хелицер (с нарушением тенденции). Здесь существенно отметить, что по рисунку, как и по «качественным» и морфометрическим признакам, наиболее аберрантной является популяция из Западного Памира. Показатели географической изменчивости морфометрических признаков *D. marginatus* были учтены нами при составлении определительных таблиц и дифференциальных диагнозов видов, они не выходят за видовые рамки и не перекрываются с соответствующими признаками видов группы *D. marginatus* и всего подрода *Serdjukovia* Dias, 1963 (Филиппова, 1997). Изученная позже географическая изменчивость рисунка (Филиппова, Немирко, 1999) не касается тех его характеристик, которые используются при идентификации видов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

При подобных морфологических исследованиях географической изменчивости внутривидовые подразделения носят условный характер и не исключают по мере пополнения материала изменений рангов внутривидовых категорий или введения дополнительных категорий. Однако такая информация служит начальным и необходимым этапом при изучении, с одной стороны, процесса микроэволюции генетическими и биохимическими методами, а с другой — неравнозначной роли полиморфных видов-переносчиков на протяжении их обширных ареалов.

Результаты изучения географической изменчивости 7 полиморфных видов иксодовых клещей выявили несколько общих тенденций морфологической дифференци-

ации в ареале вне зависимости от таксономического положения (будь то виды, принадлежащие к одной группе внутри подрода, разным подродам одного рода или разным родам одного и того же подсемейства или разных подсемейств сем. Ixodidae Murray, 1887), типа паразитизма, приуроченности ареалов к лесным или открытым ландшафтам. Подведем итоги этим тенденциям.

Подвидовая дифференциация, выявленная у 3 видов, прослеживается по специфическому для каждого вида комплексу признаков. Дифференциация на морфотипы выявляется практически по стандартному набору морфометрических признаков.

Дифференциация как на подвиды, так и на морфотипы носит отнюдь не равномерный характер. Некоторые подвиды различаются по всем фазам и по многим признакам, но некоторые — только по отдельным фазам. Наибольшую стабильность в ареале у всех изученных видов проявляет личиночная фаза. Некоторые подвиды в свою очередь подразделяются на морфотипы. При варианте дифференциации на морфотипы у каждого из 4 видов выявлены отдельные, более аберрантные морфотипы.

Неравномерность внутривидовой морфологической дифференциации согласуется с геохронологическими и рецентными характеристиками видовых ареалов, которые были проанализированы нами подробнее ранее вне зависимости от изучения вопросов внутривидовой таксономической структуры иксодид (Филиппова, 1973, 1991). Как подробно показано в серии статей, посвященных видам, дифференцированным на подвиды (Филиппова и др., 1993, 1995; Филиппова, Панова, 1998б), и кратко изложено выше (с. 83—86), дифференциация на подвиды достигнута в результате древней территориальной изоляции популяций, оказавшихся в отличающихся в той или иной степени условиях обитания. Парапатрические отношения *Heamaphysalis erinacei turanica* и *H. e. taurica*, зарегистрированные по коллекционным материалам в Копетдаге и Западном Тянь-Шане, следует рассматривать как вторичные, сформировавшиеся вследствие сохранения у подвидов общих в таксономическом плане хозяев. При этом в четкой форме прослеживается биотопическая специализация данных подвидов в зонах парапатрии. В пределах полиморфного вида *H. erinacei* наглядно прослеживается неравномерность внутривидовой морфологической дивергенции как в онтогенезе, так и в зависимости от географического распространения. Факт перекрывания подвидовых ареалов *Hyalomma asiaticum asiaticum* и *H. a. kozlovi* в Заалтайской Гоби базируется на коллекционных материалах, неравноценно документированных в отношении мест сбора и биотопических характеристик.

Некоторые из аберрантных морфотипов сформировались на сходной с подвидами основе, что подробно для каждого вида показано в специальных статьях (Филиппова, Мусатов, 1996; Филиппова, Панова, 1997, 1998а, 2000; Филиппова, Немирко, 1999). Здесь следует отметить, что почти всем морфотипам присущи те или иные специфические условия их становления в процессе палеогенеза видового ареала, а также рецентные климатические или хозяинные связи. Естественно, что при широком диапазоне климатических условий в обширных трехмерных ареалах изученных видов по мере продвижения с юга на север, равно с территорий, подверженных влиянию муссонов или влажных юго-западных воздушных масс, в континентальном направлении, а также с меньших высот над уровнем моря в горы, у морфотипов увеличивается продолжительность жизненного цикла. Прослежено, что у *I. ricinus* она увеличивается от 2—3 лет на южных дизъюнктивных территориях до 5 и даже 6 лет в Карелии, у *I. persulcatus* — от 3 лет в Южном Приморье до 5—6 лет на северо-западе ареала. Иногда прослеживается географический аспект смены хозяев.

Таким образом, можно говорить о значительном соответствии понятий морфотипа и экотипа. В отношении изученных видов иксодовых клещей при широком диапазоне их внутривидовых биотопитических и хозяинных связей (дискретность которых трудно уловима, которые существенно меняются на некоторых территориях под воздействием антропогенного фактора буквально на глазах, на некоторых же территориях нюансы таких связей остаются недостаточно изученными и т. д.) мы считаем

термин морфотип более приемлемым. Совокупность выборок из каждой географической точки или территории внутри ареала характеризуется определенными морфологическими показателями для всех фаз онтогенеза. Морфотип может быть идентифицирован на других территориях или установлен иной, что важно при изучении неравнозначной роли одного и того же вида иксодид в переносе возбудителя. Каждый морфотип базируется на коллекционном материале и может быть переисследован при использовании иных морфологических параметров, иных математических методов обработки данных изменчивости или пополнении коллекционных материалов. В процессе анализа географической изменчивости некоторые совокупности выборок с более или менее удаленных территорий (например, *I. persulcatus* — из Ленинградской обл. и Карелии; *I. p. pavlovskyi* — из нескольких точек на разных склонах хр. Сихотэ-Алинь; *I. p. occidentalis* — из смежных и разрозненных территорий Салаира и Кузнецкого Алатау; *I. crenulatus* — из разных точек хр. Терскей Алатау в Тянь-Шане) не имели статистически достоверных различий по изученным признакам и представляются соответственно как единые морфотипы.

Сравнение наших данных по географической изменчивости с таковыми по североамериканскому виду *Ixodes* (*Ixodes*) *scapularis* Say, 1821 (также принадлежащему к группе *I. persulcatus*), изученному с той же степенью подробности: с широким охватом ареала и анализом всех фаз онтогенеза (Oliver e. a., 1993; Hutcheson e. a., 1995; Hutcheson, Oliver, 1996), показывает сходную картину внутривидовой дифференциации этого вида и палеарктических видов *I. ricinus, I. persulcatus, I. crenulatus, D. marginatus*. У *I. scapularis* наблюдаются неравнозначно отличающиеся как в территориальном отношении, так и по ходу онтогенеза морфотипы при расшатывании стабильности в процессе онтогенеза. Такую аналогию нельзя считать случайной, тем более что американские авторы использовали частично другие морфометрические параметры и иные методы компьютерной обработки данных географической изменчивости.

Исследование поддержано грантами РФФИ 97-04-50094 и (частично) FIRCA N 1 R03-TW00297-01A1 (США).

Список литературы

Мина М. В. Микроэволюция рыб. М.: Наука, 1986. 207 с.

Филиппова Н. А. О видах группы Ixodes persulcatus (Parasitiformes, Ixodidae) — VII. Палеогенез южной ветви группы Ixodes persulcatus и взаимоотношения с I. ricinus (L.) // Паразитология. 1973. Т. 7, вып. 1. С. 3—13.

Филиппова Н. А. Иксодовые клещи подсем. Ixodinae. Л.: Наука, 1977. 396 с. (Фауна СССР и сопредельных стран. Паукообразные. Т. IV, вып. 4).

Филиппова Н. А. (Filippova N. A.) A hypothesis for the palaeogenesis of the distribution of the main vectors for Lyme disease. Symposium 4. Lyme disease. Modern Acarology. Academia, Prague, 1991. Vol. 1. P. 109—118.

Филлипова Н. А. Иксодовые клещи подсем. Amblyomminae. СПб.: Наука, 1997. 436 с. (Фауна России и сопредельных стран. Паукообразные. Т. IV, вып. 5).

Филлипова Н. А. Симпатрия близкородственных видов иксодовых клещей и ее возможная роль в паразитарных системах природных очагов болезней // Паразитология. 1999. Т. 33, вып. 3. С. 223—241.

Филлипова 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.

Филлипова 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.

Филлипова Н. А., Немирко Е. А. Географическая изменчивость рисунка дорсальных покровов Dermacentor marginatus (Ixodidae) // Тез. докл. VII акарол. совещ. СПб., 1999. С. 76—77.

Филлипова 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.

Филлипова Н. А., Панова И. В. Роль преимагинальных фаз в оценке географической изменчивости вида Ixodes ricinus (Ixodidae) // Паразитология. 1998а. Т. 32, вып. 2. С. 105—117.
Филлипова Н. А., Панова И. В. Географическая изменчивость всех активных фаз онтогенеза как основа для оценки внутривидовой таксономической структуры Ixodes pavlovskyi (Ixodidae) // Паразитология. 1998б. Т. 32, вып. 5. С. 396—411.
Филлипова Н. А., Панова И. В. Внутривидовая дифференциация в ареале норного клеща Ixodes crenulatus (Ixodidae) // Паразитология. 2000. Т. 34, вып. 4. С.
Филлипова Н. А., Панова И. В., Мусатов С. А. Таксономическая структура политипического вида Haemaphysalis erinacei (Ixodidae) // Паразитология. 1993. Т. 27, вып. 3. С. 193—215.
Филлипова Н. А., Мусатов С. А., Панова И. В., Лобанов А. Л. Таксономическая структура политипического вида Hyalomma asiaticum (Ixodidae). Первый опыт использования баз данных по морфометрии // Паразитология. 1995. Т. 29, вып. 2. С. 65—82.
Филипченко Ю. А. Изменчивость и методы ее изучения. М.: Наука, Изд. 5-е. 1978. 236 с.
Hoogstraal H. Notes on African Haemaphysalis ticks. 1. The Mediterranean-litoral hedgehog parasite H. erinacei Pavesi, 1884 (Ixodoidea, Ixodidae) // Jorn. Parasitol. 1955. Vol. 41, N 3. P. 221—233.
Hoogstraal H., Kim K. Ch. Tick and Mammal Coevolution, with emphasis on Haemaphysalis // Coevolution of Parasitic Arthropods and Mammals. N. Y.: Wiley-Interscience Publication, 1985. P. 505—568.
Hutcheson H. J., Oliver J. H. Multivariate morphometrics of larvae of the blacklegged 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., Hutchenson H. J., James A. M., Chen C., Irby W. S., Dotson E. M., McLain D. K. Conspecifity of the Ticks Ixodes scapularis and I. dammini (Acary: Ixodidae) // Journ. Med. Entomol. 1993. Vol. 30, N 1. P. 54—63.

ЗИН РАН, Санкт-Петербург, 199034 Поступила 10.10.1999

INTRASPECIFIC TAXONOMIC PATTERN AND IDENTIFICATION OF CLOSELY RELATED SPECIES OF IXODID TICKS (IXODIDAE)

N. A. Filippova

Key words: Ixodidae, *Ixodes ricinus, I. persulcatus, I. pavlovskyi, I. crenulatus, Haemaphysalis erinacei, Dermacentor marginatus, Hyalomma asiaticum*, geographic variation, subspecies, morphotype.

SUMMARY

Two variants of intraspecific morphological differentiation of 7 palearctic species of Ixodidae and respectively two variants of their intraspecific taxonomic pattern have been revealed on the basis of the study of geographic variation of each species. Three species — *Ixodes pavlovskyi* Pom., 1946, *Haemaphysalis erinacei* Pavesi, 1884, *Hyalomma asiaticum* Sch. et Schl., 1929, are subdivided into subspesies, and four ones — *I. ricinus* (L., 1758), *I. persulcatus* Sch., 1930, *I. crenulatus* Koch, 1844, *Dermacentor marginatus* (Sulzer, 1776), — into morphotypes by the degree of distinction of the whole complex of active stages in ontogenesis. Acknowledginy the conventional character of the categories of subspesies and morphotype their criteria have been formulated for ixodid ticks. Paleogeographic and ecological grounds are given. Some data of geographic variation of immature stages favour the identification of closely related spesies in concrete localities.

The research was suppoted by the Russian Fund of Fundamental Investigations (Grant 97-04-50094) and in part by FIRCA, USA (Grant N 1 R03-TW0027-01A1).