

УДК 576.895.421

**КОЛЛЕКЦИЯ ИКСОДОИДНЫХ КЛЕЩЕЙ ЗООЛОГИЧЕСКОГО
ИНСТИТУТА РАН: ЕЕ УНИКАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ И ЗНАЧЕНИЕ
ДЛЯ РАСШИФРОВКИ ФУНДАМЕНТАЛЬНЫХ И
ПРИРОДНООЧАГОВЫХ АСПЕКТОВ СИСТЕМАТИКИ**

© Н. А. Филиппова

Зоологический институт РАН
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034
E-mail: ixodina@zin.ru
Поступила 26.05.2009

Дана характеристика уникальных качеств коллекции иксодоидных клещей Зоологического института РАН (Санкт Петербург), выделяющих ее среди мировых коллекций: наличие в пределах видовых ареалов представительных географических серий, включающих все активные фазы онтогенеза. Кратко обобщены результаты фундаментального и прикладного аспектов, которые достигнуты на базе свойств данной коллекции. Проанализирован вклад на основе данной коллекции в исследования аспектов природной очаговости систематики иксодоидных клещей. Рассмотрены актуальные направления исследований, проводимых на базе коллекции в настоящее время и будущих.

В задачи данной статьи входят характеристика уникальных особенностей коллекции иксодоидных клещей Зоологического института РАН (ЗИН РАН) и анализ их значения для решения разноплановых исследований по систематике — осуществленных, проводимых в настоящее время и будущих; особое внимание уделено природноочаговому аспектам систематики и анализу коэволюции групп близких видов иксодоидей и групп близких видов возбудителей.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА КОЛЛЕКЦИИ

Представительство видов. Коллекция включает все 118 видов с территории бывшего СССР плюс большинство видов широкой полосы сопредельных территорий Евразии, входящих в число 135 видов-представителей зарубежных фаун всех континентов. Виды с территории бывшего СССР и сопредельных территорий, за исключением очень редких, представлены, как правило, обоими полами и обеими неполовозрелыми фазами. Массовые виды-переносчики патогенов представлены географическими сериями из пределов обширных видовых ареалов, включая все активные фазы

онтогенеза как из природы, так и выведенные в лаборатории. Независимо от численности виды как с пастбищным, так и с гнездово-норным типами паразитизма и разного типа ареалами представлены географическими сериями, включающими по возможности полный набор фаз.

Формы хранения и объем. Среды консервации главным образом спирт и жидкость Фора-Берлезе. Насчитывается свыше 6000 включенных в систематический каталог спиртовых единиц хранения (банок); количество пробирок в них и количество экземпляров клещей далеко не всегда подлежат подсчету. Также имеется внесенных в каталог порядка 14 000 препаратов на стеклах в жидкости Фора-Берлезе, содержащих каждый в среднем 4–20 экз. главным образом преимагинальных фаз, определенных до вида (подвида, когда таковой описан), а также отчлененные органы и их части многих видов для специально поставленных целей изучения. Некоторое количество единиц хранения представлено препаратами в канадском бальзаме, а также смонтировано для изучения в растровом электронном микроскопе.

Среди известных по нашему опыту коллекций мира, а также изучению каталогов (Keirans, 1982, 1984: Британский музей) и свидетельству коллег (Д. А. Апанаскевич, личное сообщение: Национальная коллекция США — Statesboro, Georgia, USA) коллекция ЗИН РАН занимает после Национальной коллекции США одно из первых мест по количеству видов и объему спиртового материала и первое место среди всех коллекций по видовому представительству и количеству препаратов преимагинальных фаз.

Каталогизация. Первый каталог иксодоидных клещей, при основании А. А. Бирулей в 1895 г. (тогда в Зоологическом музее Российской императорской академии наук), включал 6 видов. Затем он был продолжен его автором, а в 1920–1930 годы Н. О. Оленевым. Этот рукописный каталог насчитывает 2675 записей, кончая 1935 г. Единицы хранения содержат, как правило, не более одного–нескольких экземпляров. Многие экземпляры, соответствующие данному каталогу, как и сам каталог, сохранились и использованы нами при подготовке таксономических ревизий семейств Argasidae Canestrini, 1890 и Ixodidae Murray, 1877 (Филиппова, 1966, 1977, 1997), а также при публикации каталога типовых экземпляров (Филиппова, Панова, 1996; Филиппова, 2008б). Перерыв каталогизации за период с середины 1930-х до середины 1950-х годов был восполнен автором данной публикации. С 1956 г. нами ведется каталогизация всех поступлений с параллельным определением видов Палеарктической и других фаун. Учитывая объем определенного материала коллекции, специфические особенности паспортных данных, объем разноплановых направлений изучения иксодоидей автором данной статьи и технические возможности обслуживания коллекции, следует рассматривать практикующиеся параллельные формы каталогизации (книга поступлений, картотека имеющих инвентарные номера определенных или + более подробно изученных единиц хранения, принятая в ЗИН РАН форма систематического каталога) как неизбежную ступень к созданию электронного каталога.

Краткая история коллекции. Хотя наиболее ранний сбор относится к 1858 г., точкой отсчета создания коллекции иксодоидных клещей следует считать 1895 г., когда А. А. Бируля опубликовал описание нескольких новых видов аргасовых и иксодовых клещей и основал упомянутый выше рукописный каталог надсем. Ixodoidea.

Огромную роль в создании коллекции сыграли несколько поколений зоологов и паразитологов ЗИН РАН, оставивших ценнейшее наследство в виде экспедиционных сборов, а также Определителей и других таксономи-

ческих публикаций, особенно А. А. Бируля (1895), Е. Н. Павловский (1929, 1955), Н. О. Оленев (1931), Б. И. Померанцев (1950, посмертно), Г. В. Сердюкова (1956).

Многие сотрудники Лаборатории паразитологии ЗИН РАН (в составе оформившегося в 1934 г. Отдела паразитологии, а с 1977 — самостоятельной) внесли вклад в коллекцию, в их числе Ю. С. Балашов, Д. И. Благовещенский, К. А. Бреев, С. О. Высоцкая, В. Б. Дубинин, С. А. Леонович, С. Г. Медведев, И. В. Панова, Е. Ф. Соснина, А. А. Стекольников, А. Б. Шатров. Сотрудники ЗИН РАН других специальностей (особенно И. М. Кержнер, С. Г. Лепнева, Г. С. Медведев, В. В. Попов, Л. А. Портенко и др.) также внесли вклад в коллекцию иксодоидных клещей. Благодаря чувству долга к познанию разнообразия животного мира планеты многие путешественники и естествоиспытатели конца XIX—начала XX в., в их числе А. П. Богданов, Ю. Вагнер, Е. Джунковский, О. Гримм, Н. С. Гумилев, Н. А. Зарудный, Г. Кайзерлинг, П. К. Козлов, В. И. Мочульский, Г. Н. Потанин, Н. М. Пржевальский, К. Сатуниин, Н. А. Северцов, А. П. Семенов-Тянь-Шанский, С. П. Трубевцкой, Б. А. Федченко, А. Н. Формозов, П. Ю. Шмидт, В. Н. Шнитников, Л. И. Шренк и многие другие внесли также вклад в коллекцию иксодоидных клещей. Помимо того, что их имена зафиксированы в каталогах и таксономических публикациях, нельзя не отметить фактов вхождения сборов многих из названных лиц в золотой фонд типовых материалов коллекции ЗИН РАН (Филиппова, 2008б).

Уже на первых этапах создания коллекции иксодоидей в нее стали поступать экземпляры от зарубежных музеев и специалистов-систематиков. В каталоге датированы началом XX в. поступления от ведущих систематиков мира — Бенкса (N. Banks, США, Смитсоновский институт), Нейманна (L. G. Neumann, Франция), Наттэлла (G. H. Nuttall, Англия, Британский музей); в 1920—1930-е годы осуществлялся обмен Н. О. Оленева с Шульцем (P. Schulze, Германия).

Период пополнения коллекции до середины 1950-х годов можно охарактеризовать как накопительный пассивный — коллекция формировалась путем сборов в природе преимущественно половозрелой фазы. Естественно, что описания видов, определители, представления о морфологии и классификации в этот период базировались только на половозрелой фазе. Подобная ситуация в отмеченный период существовала и при формировании зарубежных коллекций.

Характеристика типовых материалов. В коллекции хранятся голотипы, лектотипы, неотипы и паратипы 80 таксонов видового и подвидового рангов аргасовых и иксодовых клещей фауны России, сопредельных и более удаленных территорий. Основные фактические и литературные сведения о них приведены в каталоге (Филиппова, 2008б).

О некоторых причинах новых требований к коллекции аргасовых и иксодовых клещей. Открытие еще в начале прошлого века переноса аргасовыми клещами возбудителей клещевого возвратного тифа на обширных южных территориях бывшего Советского Союза и переноса иксодовыми клещами возбудителя клещевого энцефалита на всем протяжении лесных зон, особенно Российской Федерации, а также установление феномена природной очаговости этих и многих других трансмиссивных болезней, возбудители которых также передаются человеку и животным иксодоидными клещами (Павловский, 1929, 1939, 1944, 1946), высветили недостаточность знаний в области систематики облигатно кровососущих на всех фазах развития видов семейств Ixodidae и Argasidae.

Необходимость всестороннего изучения иксодоидных клещей в качестве переносчиков многих групп возбудителей опасных и особоопасных болезней человека и животных потребовала проведение таксономических ревизий на новом уровне. Прежде всего следовало детально изучить видовой состав фауны бывшего СССР и сопредельных территорий, разобраться в видах, продолжавших носить сборный характер из-за трудностей дифференцировать близкородственные виды (среди которых имелись переносчики), и обеспечить возможность определять виды по любой активной фазе онтогенеза в любой точке видовой ареала с учетом разных форм изменчивости. Такой подход позволял сделать акцент на дифференциальную диагностику близких видов и на этой основе изучать любые вопросы, связанные с аргасовыми и иксодовыми клещами.

Пассивного подхода к накоплению коллекционного материала для изучения вопросов фауны и систематики, а также любых других направлений исследований, касающихся иксодоидей, согласно новым жизненным запросам оказалось не достаточно. Для более глубоких исследований вопросов систематики как основы для всестороннего изучения иксодоидных клещей требовалась разработка стратегии накопления коллекционного материала.

УНИКАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ КОЛЛЕКЦИИ ИКСОДОИДНЫХ КЛЕЩЕЙ ЗИН РАН

Уникальность коллекции определяется ее научным содержанием как следствием стратегии ее целенаправленного формирования при непосредственном участии автора данной статьи. Согласно задачам спланированных многолетних последовательных исследований вопросов систематики надсем. *Ixodoidea*, стратегия накопления коллекционных материалов, начиная с 1956 г., объединила параллельно методы поэтапных долгосрочных сборов в природе и лабораторного культивирования видов. В результате получены географические серии с достаточно полным охватом видовых ареалов, представленные всеми активными фазами онтогенеза как из природы, так и выведенными в лаборатории от предварительно точно определенных родителей. Такой коллекционный материал охватывает все виды наиболее опасных переносчиков и многие другие с территории России и бывших Союзных республик и представляет один из наиболее существенных пунктов уникальности коллекции. В особых случаях личинки, нимфы и имаго в экспедиционных условиях сразу докармливались на естественном хозяине или на белых мышах. Преимагинальные фазы доводились до линьки соответственно на нимфальную или половозрелую фазы, а последняя давала яйцекладку и личинок. Таким образом, восполнялись недостающие фазы и обеспечивались изучение морфологии и точная идентификация неполовозрелых фаз из природных сборов. Данная тактика позволила обеспечить невозможное ранее точное определение всех фаз онтогенеза видов из труднодоступных территорий ареалов, например, в высокогорьях Западного Памира, Тянь-Шаня, Закавказья, а также получить половозрелую фазу видов, паразитирующую на малодоступных хозяевах, например, горных копытных, некоторых видах птиц и т. д. Такими методами получен коллекционный материал по большей части видов семейств Argasidae и Ixodidae — не только с обширными ареалами и высокой численностью, но и редких в теплоумеренной Палеарктике.

В результате коллекция характеризуется следующими показателями.
1. Представлены все виды фауны России и сопредельных территорий.

2. Массовые виды аргасовых клещей представлены личинкой, всеми возрастными (1—6) нимфальной фазы и обоими полами, прошедшими разное число возрастов нимфальной фазы. 3. Все виды иксодовых клещей (за исключением единичных очень редких) представлены обоими полами, нимфальной и личиночной фазами, т. е. 4 морфологически разнородными единицами активного отрезка онтогенеза, существенно отличающимися морфологически. 4. В обоих семействах виды с достаточно высокой численностью и обширной протяженностью ареалов представлены географическими сериями из разных по природным условиям и геохронологии точек ареала, содержащими у аргасид личинку, все возраста нимфальной фазы и оба пола, прошедшие все варианты количества возрастов нимфальной фазы, а у иксодид — оба пола и обе преимагинальные фазы. 5. Имеются представительные специальные проведенные сборы из зон сообитания близкородственных видов. 6. По всем видам, описанным с территории бывшего СССР и ряда сопредельных территорий, коллекция содержит типовые материалы.

КРУГ ФУНДАМЕНТАЛЬНЫХ ВОПРОСОВ ИЗУЧЕНИЯ ИКСОДОИДНЫХ КЛЕЩЕЙ, РЕШЕННЫХ НА БАЗЕ КОЛЛЕКЦИИ ЗИН РАН

Видовой состав. Пополнение видového состава коллекции ЗИН РАН ниже оценивается прежде всего в объеме фауны бывшего СССР и сопредельных территорий не только потому, что это осуществлено в таком объеме, было и остается необходимым для любых зоологических и паразитологических аспектов изучения иксодоидных клещей. Такой объем необходим для решения вопросов, касающихся иксодоидных клещей как компонентов паразитарной системы природных очагов многих опасных и особоопасных болезней.

Сем. Argasidae насчитывает в Палеарктике менее 40 видов, сосредоточенных преимущественно в южных широтах. Из 3 родов, представленных на интересующей нас территории, виды родов *Ornithodoros* Koch, 1844 и *Alveoniasus* Schulze, 1941 достигают 47° с. ш., а паразиты диких птиц рода *Argas* Latreille, 1796 — 50° с. ш. До 1956 г. в фауне бывшего СССР числилось 9 видов сем. Argasidae: 2 из подсем. Argasinae и 7 из подсем. Ornithodorinae. С 1956 по 1970 г. семейство пополнилось 4 вновь описанными (по всем фазам) видами рода *Argas* и 4 новыми для данной фауны видами обоих подсемейств, что не изменилось поныне (Филиппова, 1966; Филиппова, Чунихин, 1969; Чунихин, Филиппова, 1970).

Нельзя не отметить инициативы академ. Е. Н. Павловского в создании коллекции аргасовых клещей и развернутых на ее базе автором данной статьи всесторонних исследований морфологии, систематики, циклов развития, ареалов, связей с хозяевами и возбудителями. Эти исследования в течение 10 лет повседневно поддерживались Е. Н. Павловским, включая создание посвященного аргасовым клещам тома «Фауны СССР» (Филиппова, 1966).

Сем. Ixodidae насчитывает в Палеарктике порядка 130—140 видов. До 1956 г. на территории бывшего СССР числилось 6 родов, в их числе 5 подродов и 55 видов, определение которых было возможно только по половозрелой фазе, а некоторых — по одному из полов (Померанцев, 1950; Сердюкова, 1956). В настоящее время на этой территории насчитывается 7 родов, в их числе 28 подродов и 101 вид: 94 вида описаны по всем фазам, для 3 редких — неизвестна личинка, 4 вида описаны (с труднодоступных окраинных

территорий) каждый по единичным находкам только самки (Филиппова, 1977, 1997; Филиппова, Панова, 1988; Апанаскевич, 2003; Apanaskevich, Norak, 2008).

Сравнительная морфология активных фаз онтогенеза как основа для таксономии, реконструкции эволюции и филогении. Коллекция аргазид, сформированная по описанной выше методике, позволила впервые детально изучить морфологию всех фаз, в том числе личинки с коротким и длительным периодами питания, всех возрастов (до 6) нимфальной фазы, каждого из полов, прошедших возможный для данного вида диапазон числа возрастов нимфальной фазы.

Коллекция иксодид, представленная исчерпывающим для фауны России и почти исчерпывающим для фауны Палеарктики видовым составом преимущественно в объеме всех активных фаз онтогенеза и широким охватом видовых ареалов, позволила впервые углубленно изучить морфологию в сравнительном плане как по ходу онтогенеза (личинка—нимфа—самка и самец), так и по иерархии таксономических рангов в объеме Палеарктики: от вида до подрода, рода, трибы, подсемейства и семейства, а также внутривидовых рангов.

Внутривидовая таксономическая структура. Базовыми данными для последующего изучения фундаментальных и прикладных вопросов, связанных с иксодоидными клещами, послужили исследования, позволившие установить точные морфологические границы между видами по любой активной фазе вне зависимости от географического положения в обширном ареале с разнообразными геохронологическими характеристиками и рецентными условиями обитания. Для этого поэтапно был использован весь арсенал упомянутых выше методов накопления требующегося коллекционного материала.

Культивирование в лаборатории способствовало доказательной видовой привязке преимагинальных фаз, но не только. Оно обеспечило выявление у аргасовых клещей морфологических критериев возрастов нимфальной фазы (которая в зависимости от сочетания видовой принадлежности, будущего пола и условий развития проходит, как выяснилось, от 1 до 6 возрастов) и дальнейшую адекватную дифференциацию видов по нимфальной фазе.

Для видов иксодовых клещей с обширным распространением наличие в коллекции серий представительных совокупностей особей из ряда географических точек видовых ареалов, одновременно содержащих все активные фазы онтогенеза, позволило выявить чрезвычайно широкий диапазон индивидуальной изменчивости любой фазы любого вида; выявить наиболее стабильные признаки для таксонов видовой группы и на этой основе впервые осуществить изучение географической изменчивости. Такой материал позволил также открыть и описать примерно у 1/3 палеарктических видов (независимо от положения совокупности особей в ареале) столь сложную форму изменчивости, как морфологические инверсии в онтогенезе, формирующую видовой признак, охватывающий одновременно все активные фазы (Филиппова, 2007).

Что касается индивидуальной изменчивости, то сочетание экспедиционных сборов, сопровождаемое фиксацией условий обитания и реконструкцией геохронологии формирования данной территории ареала, а также вариации параметров при лабораторном культивировании позволили установить некоторые ее причины.

Так, например, самый широкий диапазон изменчивости рисунка конскутума самца вида-переносчика *Dermacentor marginatus* (Sulzer, 1776) на Север-

ном Кавказе (по сравнению с другими точками ареала рисунок здесь не поддается ранжированию: практически каждая особь — своеобразный вариант) мы связываем с наиболее многочисленными, территориально и геохронологически разнородными (по сравнению с другими точками ареала) источниками послеледникового восстановления ареала (Филиппова, 2004). У данного и ряда близких ему видов (подрод *Serdjukovia* Dias, 1963) степень изменчивости рисунка конскутума самца в сторону ослабления наряду со степенью уменьшения размера особи зависят от физиологического фактора — степени насыщения нимфы. Варианты рисунка самца — важный дифференциальный признак для близких видов данного подрода. Не учтенная данная форма изменчивости неоднократно служила основой для ошибочного описания «новых» видов (синонимия см. в: Филиппова, 1997).

Необычайно широкий диапазон изменчивости перитремы самца вида-переносчика *D. nuttalli* Olenov, 1929 (также ведущего дифференциального признака для видов подрода *Serdjukovia*) в Зайсанской котловине (Филиппова, 1997) находит объяснение в сочетании высокого фона радиации — естественной и индуцированной близостью атомных полигонов. Изучение разнообразных вариантов географической изменчивости стало возможным и впервые было осуществлено в масштабе всей территории ареалов массовых видов только на основании исчерпывающе представленного фазами и полами активного отрезка онтогенеза таких видов в коллекции ЗИН РАН. Результаты исследования этого вопроса у видов как с вариантами пастбищного, так и гнездово-норного типами подстерегания, с разными типами ареалов по рецентным и геохронологическим показателям, с разными способами видообразования дают, по-видимому, полное представление о вариантах внутривидовой таксономической структуры палеарктических видов и в значительной мере ее причинах для каждого варианта (Филиппова, 2007).

Накопленные за десятилетия материалы коллекции видов с обширными ареалами (и высоким потенциалом в качестве переносчиков возбудителей опасных и особоопасных болезней) содержат представительные географические совокупности, включающие все 4 морфологические разности активной части онтогенеза: личинку, нимфу, самку и самца. Такие совокупности охватывают до 12 точек с территории видového ареала с разными рецентными природными условиями и разными геохронологическими показателями. В дополнение по каждому виду с обширным ареалом имеются и изучены неполные географические совокупности (у которых выпадает одна из преимагинальных фаз, один из полов или их сочетание). Такой коллекционный материал позволил применить к изучению географической изменчивости сравнительно-онтогенетический метод с привлечением широкого круга морфологических признаков — структурных, мерных, счетных, включая структуры ультрамалых размеров, изученные с помощью растрового микроскопа, особенно для преимагинальных фаз. Представительность выборок в коллекции обеспечила возможность применения методов математической статистики. В результате впервые для фауны Палеарктики обоснованы варианты таксономической структуры видов-переносчиков с обширными ареалами и высокой численностью (Филиппова, 2007).

У ряда видов иксодовых клещей успели сформироваться географические подвиды, различающиеся не только статистически на основе морфометрических показателей, но и по структурным признакам на половозрелой фазе и нередко на одной или обеих неполовозрелых фазах. Степень внутривидовой таксономической дифференциации, рассматриваемая нами в качестве под-

видовой, находится в соответствии с природно-территориальной и геохронологической дифференциацией конкретного видového ареала и особенностями его формирования (Филиппова, 2007).

Однако большая часть видов, успевших завоевать обширные ареалы, характеризуется не столь четкой морфологической дифференциацией в зависимости от географии. Географические совокупности внутри видов и подвидов, различающиеся статистически на основании морфометрии, мы рассматриваем в качестве морфотипов (Филиппова, 2007). Такой вариант внутривидовой структуры свойствен в том числе и самым опасным видам-переносчикам возбудителей клещевого энцефалита и клещевого боррелиоза (болезни Лайма) *Ixodes ricinus* L, 1758 и *I. persulcatus* Schulze, 1930.

Интеркалярное таксономическое объединение «группа видов». На коллекционных материалах ЗИН РАН впервые установлено значение интеркалярного таксономического ранга «группа видов» для выявления коэволюции видов-переносчиков и видов (геновидов, штаммов) возбудителей (Филиппова, 1969, 1990, 2008а). Так, установленные на сравнительно-онтогенетической основе интеркалярные объединения близких видов внутри подродов — «группы видов» оказались эволюционно связанными с близкородственными видами возбудителей. Например:, виды группы *I. persulcatus* — основные переносчики группы вирусов рода *Flavovirus*, вызывающих клещевые энцефалиты, а также спирохет рода *Borrelia*, вызывающих иксодовый клещевой боррелиоз (Болезнь Лайма).

Вопросы классификации. В результате таксономической ревизии разработаны классификации семейств Argasidae (Филиппова, 1966) и Ixodidae (Филиппова, 1977, 1997) с учетом внутренней морфологии половозрелой фазы и наружной морфологии всех активных фаз онтогенеза.

КРУГ ПРИКЛАДНЫХ АСПЕКТОВ ИЗУЧЕНИЯ ИКСОДОИДНЫХ КЛЕЩЕЙ, РЕШЕННЫХ НА БАЗЕ КОЛЛЕКЦИИ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА РАН

Определители по всем фазам в объеме фауны бывшего СССР и сопредельных территорий. По мере пополнения коллекции ЗИН РАН на ее базе описывались новые виды и создавались Определители иксодоидных клещей в объеме фауны СССР и сопредельных территорий. В период отмеченного выше пассивного накопления коллекционного материала (с. 363) новоописания и Определители охватывали половозрелую фазу (Оленев, 1930; Померанцев, 1950; Павловский, 1955; Сердюкова, 1956). Особое место занимает монография Б. И. Померанцева (1950, посмертно), включающая кроме ключей исчерпывающую для того периода информацию об образе жизни и распространении 55 видов иксодид. Эти публикации создали возможность осуществить описанную выше (с. 364) стратегию активного формирования коллекции с учетом ее функции для решения фундаментальных и прикладных вопросов систематики иксодоидных клещей. Совокупность коллекционных материалов позволила довести видовой состав в объеме фауны бывшего СССР до 118 видов, создать монографии, содержащие Определители по всем активным фазам онтогенеза, сведения о типах паразитизма, видových ареалах, биотопических и трофических связях, циклах развития, связях с возбудителями (Филиппова, 1966, 1977, 1997).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Коллекция ЗИН РАН как основа изучения природноочаговых аспектов систематики и диапазона жизнедеятельности иксодидных клещей. Коллекция позволила сосредоточить внимание в том числе на разностороннем изучении видов-переносчиков патогенных вирусов, риккетсий, бактерий, вызывающих такие природноочаговые болезни, как клещевые энцефалиты, риккетсиозы, боррелиозы, эрлихиозы и др. Прежде всего следует отметить диапазон и те результаты исследований в области систематики, которые позволяют не только точно идентифицировать близкие виды переносчиков по любой фазе, но и привязывать изучение вопросов переноса возбудителя к внутривидовым таксономическим особенностям переносчика в данной географической точке. В плане природной очаговости результаты, изложенные в разделах «Круг фундаментальных вопросов...» и «Прикладные аспекты...», приобретают все большую актуальность по мере развивающегося изучения молекулярными методами внутривидового таксономического разнообразия многих групп возбудителей опасных заболеваний в зависимости от таксономии и географии переносчика, что зачастую определяет клиническую форму и степень опасности заболевания (Чаусов и др., 2009: см. в этом выпуске с. 374).

Без доказательной базы коллекции ЗИН РАН не могли бы быть обоснованы гипотезы о таксономических и геохронологических причинах неравнозначности связей возбудитель—переносчик в пределах ареала последнего, высказанные нами для таких широко распространённых и опасных переносчиков, как *I. ricinus*, *I. persulcatus*, *I. pavlovskyi*.

Коллекция ЗИН РАН стала основой для выявления коэволюционных связей между названными и некоторыми другими видами, а также таксономическими группами близких видов-переносчиков и таксономическими группами близких видов (геновидов, штаммов) патогенов в Палеарктике (Филиппова, 1969: группа *I. persulcatus* и возбудители КЭ, 1990: группа *I. persulcatus* и возбудители ИКБ). Анализ коэволюционных связей видов группы *I. persulcatus* и геновидов боррелий группы *B. burgdorferi*, а также материалы по геохронологии ареалов переносчиков, реконструированные на базе коллекционных материалов ЗИН РАН (Филиппова, 1990), послужили основой для гипотезы об эволюции и формировании ареалов боррелий группы *B. burgdorferi* (Коренберг, 1996).

Обширные географические серии в коллекции по видам-переносчикам позволили без ущерба для продолжения разработки вопросов систематики провести некоторые исследования, требующие расчленения особей и изготовления специальных препаратов отдельных органов. Например, чтобы расшифровать механизм прекопуляционной изоляции и доказать невозможность скрещивания близкородственных видов-переносчиков *I. persulcatus* (вирусы, боррелии) и *I. pavlovskyi* (вирусы, боррелии) в зонах их сообитания, потребовалось изготовление препаратов для изучения морфологии и морфометрии отчленённых органов, участвующих в копуляции, при этом были задействованы представительные географические выборки из обширной области сообитания (Филиппова, 2001, 2002).

Документированная коллекцией ревизия видового состава позволила пересмотреть и кардинально расширить представления об ареалах, внести существенные уточнения в ареалы видов-переносчиков, выявить обширные зоны перекрытия ареалов близкородственных видов, связи с био-

топами и хозяевами, расширить представления об ареалах видов, считавшихся редкими.

Данные о зонах симпатрии близких видов-переносчиков стали основой для расшифровки прекопулятивных механизмов репродуктивной изоляции на основе морфологических, хозяйственных, биотопических и сезонных показателей. Выявленные механизмы репродуктивной изоляции конкретных видов-переносчиков объясняют возможность их тесного сообитания — в одном биотопе с использованием общего экологического и таксономического круга хозяев вплоть до одновременного паразитирования близких видов на одной и той же особи прокормителя. Последнее создает прямые предпосылки для обмена возбудителями.

Многолетнее культивирование в лаборатории позволило впервые установить биологические свойства видов-переносчиков, такие как многолетняя продолжительность жизни, автогенное развитие, овампиризм и другие, принципиально важные для понимания циркуляции и длительного сохранения и переносчика, и возбудителя в паразитарных системах природных очагов аргасового клещевого возвратного тифа, а также систематики и диапазона жизнедеятельности иксодидных клещей в целом.

О потенциальных переносчиках, всесторонне представленных в коллекции ЗИН РАН. Обратим внимание на 2 вида, трофически связанные с птицами. В современных условиях, когда появились ранее не известные тяжелые заболевания, связанные с птицами, из числа видов, для которых связи с возбудителями не изучались, следует обратить особое внимание на *Argas vulgaris* Filippova, 1966. Коллекция ЗИН РАН свидетельствует об очень широком распространении этого вида в степной, полупустынной и пустынной зонах (от Восточной Европы, Южной Украины, включая Крым, через Дагестан и Закавказье до Таджикистана и после перерыва 2 пятнами в Забайкалье и Южном Приморье). Вид характеризуется паразитированием на широком таксономическом круге птиц, гнездящихся в грунтовых норах, в лепных, а иногда и древесных гнездах, повсюду достигая высокой численности. Многодневное питание личинки *Argas vulgaris* обеспечивает вынос на этой фазе из гнезд диких птиц в места обитания синантропных птиц, где особи этого вида находят новых прокормителей и могут продолжать развитие. В таких случаях *Argas vulgaris* легко проникает к домашней птице и жилью человека. Поселяясь на чердаках, клещи спускаются ночью в жилые помещения и присасываются к человеку, вызывая зуд и расчесывания, чреватые вторичной инфекцией (Филиппова, 1966).

Другой вид — *Ixodes pavlovskyi*, данные о связях которого с патогенами: боррелиями (Горелова и др., 2001), флявовирусами, вирусом Западный Нил (Москвитина и др., 2008; Чаусов и др., 2009) продолжают расти как в направлении расширения круга патогенов, так и по охвату территорий в пределах России. Весьма обширный, с плиоценовой дизъюнкцией ареал и образ жизни этого вида подробно описаны в цитированных выше наших публикациях, документированных коллекцией ЗИН РАН. Отметим здесь принципиально важные для изучения циркуляции патогенов особенности образа жизни видов *I. pavlovskyi* и *I. persulcatus*. Ареал первого вида, редуцированный не позже плиоцена, почти целиком вписывается в ареал второго вида; численность на некоторых территориях одинаково высокая, с перевесом от одного вида к другому в зависимости от ряда факторов: биотопа, годичной цикличности и т. д. Существенны различия хозяйственных связей. Преимагинальные фазы обоих видов используют в одни и те же сроки одних и тех же хозяев — мелких и средних млекопитающих и птиц из экологической группы, собира-

юшей корм в припочвенном ярусе. Половозрелая фаза *I. pavlovskyi* паразитирует преимущественно на птицах указанной экологической группы, реже — на зайцеобразных. Накапливается информация о присасывании к человеку. Половозрелая фаза *I. persulcatus* паразитирует на крупных и среднего размера млекопитающих. Характеризуется высокой степенью антропофильности (Филиппова, 1976, 2001).

Коллекция и будущие исследования. Однозначно, что значение коллекции ЗИН РАН будет возрастать в силу следующих обстоятельств. Представленное выше научное содержание коллекции, на которое опирается современное изучение не только вопросов систематики, но и переноса патогенов иксодоидными клещами, вряд ли будет восполняться целенаправленно (интенсивные полевые сборы, культивирование в лаборатории). Хотя поступления продолжают (в основном на определение из природных очагов с широкой географией, в том числе из дальнего зарубежья). Широкое представительство сопредельной фауны (бывших Союзных Республик и шире) — необходимый базис для изучения открытых в последние годы новых для фауны России и для науки систем: вид иксодового клеща вид (геновид, штамм) патогена. Как свидетельствует ситуация на сегодняшний день, коллекция и опубликованные результаты исследований на ее основе (приведенные выше далеко не полно из-за лимита объема статьи) будут востребованы — как основа для развития делающих первые шаги исследований биоразнообразия патогенов, для которых иксодовые клещи являются хозяевами и переносчиками.

БЛАГОДАРНОСТИ

Статья подготовлена с использованием коллекции ЗИН РАН (УФК ЗИН рег. № 2-2.20), контракт с Роснаукой № 02.452.11.7031 (2006-РИ-26.0/001/070).

Исследование поддержано Российским фондом фундаментальных исследований (гранты № 06-04-48220 и 09-04-00738а) и Министерством науки Российской Федерации (грант ЕШ-164.2003.4).

Список литературы

- Апанаскевич Д. А. 2003. Дифференциация близкородственных видов *Hyalomma anatolicum* и *H. excavatum* (Acari, Ixodidae) в объеме их ареалов на основании изучения всех фаз жизненного цикла. Паразитология. 37 (4): 259—280.
- Горелова Н. Б., Коренберг Э. И., Филиппова Н. А., Постик Д. 2001. Первая изоляция патогенных для человека бактерий от клещей *Ixodes pavlovskyi* Pom. ДАН. 378 (4): 558—559.
- Коренберг Э. И. 1996. Таксономия, филогенетические связи и области формирования спирохет рода *Borrelia*, передающихся иксодовыми клещами. Успехи соврем. биол. 116 (4): 389—406.
- Москвитина Н. С., Романенко В. Н., Терновой В. А. и др. 2008. Выявление вируса Западного Нила и его генотипирование в иксодовых клещах (Acari: Ixodidae) в Томске и его пригородах. Паразитология. 42 (3): 210—225.
- Оленев Н. О. 1931. Паразитические клещи Ixodoidea фауны СССР. 1—123. (Определители по фауне СССР. Изд. АН СССР. Л. 4).
- Павловский Е. Н. 1929. Клещи *Ornithodoros* в связи с проблемой клещевого тифа вообще и в Средней Азии в частности. Животные паразиты и некоторые паразитарные болезни в Таджикистане. Л.: Изд-во Наркомздрава СССР. 84—122.
- Павловский Е. Н. 1939. О природной очаговости инфекционных и паразитарных болезней. Вестн. АН СССР. 10: 98—108.

- Павловский Е. Н. 1944. Клещевой возвратный тиф. М.: Медгиз. 1—79.
- Павловский Е. Н. 1946. Учение о природной очаговости трансмиссивных болезней человека. Журн. общ. биол. 7 (1): 3—33.
- Павловский Е. Н. 1955. Семейство Argasidae Canestrini — аргасовые клещи или аргазиды. В кн.: Клещи грызунов фауны СССР: 13—21. (Определитель по фауне СССР. Изд. ЗИН АН СССР. Т. 59).
- Померанцев Б. И. 1950. Иксодовые клещи (Ixodidae). Л.: Изд-во АН СССР. 1—224. [Фауна СССР. Паукообразные. 4 (2)].
- Сердюкова Г. В. 1956. Иксодовые клещи фауны СССР. М.; Л. 1—122. (Определители по фауне СССР. 64).
- Филиппова Н. А. 1966. Аргасовые клещи (Argasidae). М.; Л.: Наука. 1—255. [Фауна СССР. Паукообразные. 4 (3)].
- Филиппова Н. А. 1969. Таксономические аспекты изучения клещей рода *Ixodes* Latr. (Parasitiformes, Ixodidae) — переносчиков вирусов клещевого энцефалита. Энтомол. обозр. 48 (3): 676—688.
- Филиппова Н. А. 1977. Иксодовые клещи подсем. Ixodinae. Л.: Наука. 1—396. [Фауна СССР. Паукообразные. 4 (4)].
- Филиппова Н. А. 1990. Таксономические аспекты переноса возбудителя болезни Лайма. Паразитология. 24 (4): 257—267.
- Филиппова Н. А. 1997. Иксодовые клещи подсем. Amblyomminae. СПб.: Наука. 1—436. [Фауна России. Паукообразные. 4 (5)].
- Филиппова Н. А. 2001. Многоступенчатый механизм репродуктивной изоляции близкородственных видов *Ixodes persulcatus* и *I. pavlovskyi* (Ixodidae) в области симпатрии. Паразитология. 35 (5): 361—375.
- Филиппова Н. А. 2002. Место морфологического барьера в механизмах репродуктивной изоляции, действующих в областях симпатрии близкородственных видов *Ixodes persulcatus*—*I. pavlovskyi* и *I. persulcatus*—*I. ricinus* (Ixodidae). Паразитология. 36 (6): 457—468.
- Филиппова Н. А. 2004. Изменчивость рисунка дорсальных покровов идиосомы и других фенотипических признаков как проявление микроэволюции вида *Dermacentor marginatus* (Acari: Ixodidae). Паразитология. 38 (5): 369—387.
- Филиппова Н. А. 2007. Таксономическая внутривидовая дифференциация у иксодовых клещей (Acari: Ixodidae) с позиций морфологической концепции вида. Паразитология. 41 (6): 409—427.
- Филиппова Н. А. 2008а. Особенности рангов род и подрод и интеркалярное объединение группа видов у иксодовых клещей (Acari: Ixodidae). Паразитология. 40(4): 249—263.
- Филиппова Н. А. 2008б. Типовые экземпляры аргасовых и иксодовых клещей (Ixodoidea: Argasidae, Ixodidae) в коллекции Зоологического института Российской Академии Наук (Санкт-Петербург). Энтомол. обозр. 87 (910—922).
- Филиппова Н. А., Панова И. В. 1988. *Ixodes ghilarovi* sp. n. — новый реликтовый вид иксодовых клещей (Ixodoidea, Ixodidae). Тр. Всесоюз. Энтомол. общ-ва. 70: 212—217.
- Филиппова Н. А., Панова И. В. 1996. Каталог типовых экземпляров коллекции Зоологического института РАН. Иксодоидные клещи (Ixodoidea). СПб.: Изд-во ЗИН РАН. 1—28.
- Филиппова Н. А., Чунихин С. П. 1969. Клещ *Argas (Chiropterargas) boueti* Rouband et Colas-Belcour, 1933 (Parasitiformes, Argasidae) — новый вид фауны СССР. Зоол. журн. 48 (9): 1407—1409.
- Чаусов Е. В., Терновой В. А., Протопопова Е. В. и др. 2009. Генетическое разнообразие инфекционных агентов, переносимых клещами в г. Томске и его пригородах. Паразитология. 43 (5): 000—000.
- Чунихин С. П., Филиппова Н. А. 1970. Новый и малоизвестный в фауне СССР вид рода *Argas* Latr. (Ixodoidea, Argasidae). Паразитология. 4 (2): 146—149.
- Apanaskevich D. A., Horak I. I. 2008. The genus *Hyalomma* Koch, 1844: V. Re-evolution of the taxonomic rank of taxa comprising the *H. (Euhyalomma) marginatum* Koch complex of species (Acari: Ixodidae) with redescription of all parasitic stages and notes on biology. Internat. Journ. Acarol. 34 (1): 13—42.
- Birula A. A. 1895. Ixodidae novi parum cognitae Musei Zoologici Academiae Caesareae Scientiarum Petropolitanae. Изв. Российск. императ. акад. наук. 2 (4): 353—364.
- Filippova N. A. 2007. The phenomenon of morphological inversions in the ontogeny of some Palearctic species of Ixodid ticks (Acari: Ixodidae). Internat. Journ. Acarol. 33 (1): 61—72.

- Kerans J. E. 1982. The tick collection (Acarina, Ixodoidea) of the Hon. Nataniel Charles Rhotschild deposited in the Nuttall and general collections of the British Museum (Natural History). Bull. British Mus (Natural History). Zool. Ser. 42 (1): 1–36.
- Keirans J. E. 1984. George Henri Falkiner Nuttall and the Nuttall Tick Catalogue. US Dep Agricult. Miscellaneous Publication N 1438. 1785 c.

COLLECTIN OF IXODOID TICKS IN THE ZOOLOGICAL INSTITUTE
OF RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES: ITS UNIQUE FEATURES AND
SIGNIFICANCE FOR DECODING BASIC AND CONNECTED
WITH THE PROBLEM OF NATURAL FOCI ASPECTS OF TAXONOMY

N. A. Filippova

Key words: Ixodidae, ticks, natural foci, world fauna, collections, systematics, taxonomy.

SUMMARY

Unique features of the collection of ixodoid ticks in the Zoological Institute of Russian Academy of Sciences (St. Petersburg, Russia) are characterized. The collection is stand out against a background of other world's collections by the presence of complete geographic series from whole ranges of species, including all active stages of ontogenesis. The results of basic and applied investigations obtained owing to the characteristics of this collection are summarized briefly. The contribution to the taxonomic investigations of ixodoid ticks connected with the problem of natural foci, based on the collection, is analyzed. Urgent directions of ongoing and future studies based on the collection are considered.