

УДК 576.895.421 : 591.477.11

© 1993

**ВЕНТРАЛЬНЫЙ СКЕЛЕТ
САМЦА ИКСОДОВЫХ КЛЕЩЕЙ ПОДСЕМЕЙСТВА AMBLYOMMINEAE,
ЕГО ЭВОЛЮЦИЯ И ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ СИСТЕМАТИКИ**

Н. А. Филиппова

Проведено сравнительное изучение вентрального скелета идиосомы самца и топографии прикрепления дорсовентральной мускулатуры к вентральной стенке идиосомы в задней ее половине. Выявлено 2 типа эволюционных преобразований этих систем, которым в таксономическом плане соответствуют 2 трибы в составе единого подсем. *Amblyomminaе*.

Настоящая статья посвящена строению вентрального скелета самца подсем. *Amblyomminaе* Banks, 1907 в объеме всех родов и примерно 60 % подродов мировой фауны (в том числе почти всех палеарктических). При высокой степени изученности морфологии этого подсемейства сравнительный анализ вентрального скелета самца проведен лишь в цикле работ Померанцева (1936, 1947, 1950). При этом сам автор исследовал в основном род *Rhipicephalus* Koch, 1844, тогда как данные о скелете других родов заимствованы им из таксономической литературы; вопрос о мускулатуре, связанной с вентральным скелетом, практически не рассматривается.

Работы, содержащие сведения о дорсовентральной мускулатуре (Ruser, 1933; Yalvac, 1939) касаются строения мышц, включая способы их прикрепления, и лишь в общей форме топографии. Сообщается, что у нимфы и самки дорсолатеральные мышцы прикрепляются попарно с помощью сухожилий к бороздам скутума и растяжимых покровов. При этом у нимфальной фазы дистальный отдел сухожилий достигает поверхностных слоев кутикулы, а у самки — лишь более глубоких, склеротизованных ее слоев. Однако в обоих случаях места прикрепления выявляются с помощью гистологических красителей. Мускулатура идиосомы самца не рассматривается.

Вентральный скелет идиосомы самца наиболее многообразен в задней ее половине, в околоанальной области. О скелете именно этой области и пойдет речь ниже.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом послужили коллекции и культуры живых клещей Зоологического института РАН. Вентральная стенка идиосомы изучена как на тотальных спиртовых экземплярах в падающем свете микроскопа, так и заделанная в жидкость Фора—Берлезе — в проходящем свете. Второй способ позволил обнаружить твердые элементы покровов в тех случаях, когда они имеют нечеткие границы, малые размеры, незначительную степень склеротизации и неподвижно спаяны с растяжимой кутикулой, а поэтому часто неразличимы на тотальных экземплярах, например при определении материала в падающем свете стереоскопического микроскопа.

Топография прикрепления дорсовентральных мышц изучена путем вскрытия как свежееанестезированных, так и фиксированных 70-градусным спиртом коллекционных экземпляров. Препарирование мышц велось под стереоскопическим микроскопом путем поперечных срезов бритвой от заднего конца идиосомы вперед. Маркерами уровней срезов служили границы между фестонами, определенные уровни борозд и щитков с вентральной стороны и определенные уровни заднесрединной, заднебоковых и краевых борозд — с дорсальной. Толщина среза составляла 0.2—0.3 мм, т. е. от заднего уровня до пересечения анальной и генитальной борозд делалось 5—8 срезов. Прикрепление каждой пары пучков отмечалось на индивидуальных для каждого экземпляра схемах вентральной и дорсальной поверхностей идиосомы на миллиметровой бумаге в масштабе 1 : 50; расстояние между срезами на каждой схеме составляло около 1 см, что вполне достаточно для поставленной задачи. Поскольку для препаровки мышц был использован массовый материал, то число повторностей определялось достижением стабильной картины прикрепления. Как правило, было достаточно 5—8 экз. по каждому виду, подвергнутому вскрытию. Однако следует отметить, что препаровка мышц у спиртовых экземпляров, насчитывающих десятилетия хранения (в нашем случае некоторые тропические виды родов *Amblyomma* Koch, 1844 и *Aronomma* Neum., 1899), затруднительна.

В дополнение к вскрытиям топография прикрепления мускулатуры прослежена по точечности в местах спайки сухожилий с покровами на свежееизготовленных препаратах в жидкости Фора—Берлезе. Однако прежде чем воспользоваться широко этим методом на экземплярах из одних и тех же выборок было подтверждено соответствие топографии прикреплений, прослеженной визуально при вскрытии, и топографии более светлых, чем фон покровов точек — мест спаек сухожилий с покровами.

На тотальных спиртовых экземплярах вентральный скелет прослежен в объеме практически всей фауны Палеарктики, а также на обширных коллекционных материалах мировой фауны. Данные о скелете отсутствующих в коллекции ЗИН РАН представителей тропических родов *Margaropus* Karsch, 1897, *Cosmiomma* Schulze, 1919, *Rhipicentor* Nutt. et Warb., 1908 включены по литературе (Arthur, 1960, и др.).

Приводим список видов, изученных путем вскрытий (В) и на микроскопических препаратах (М).

Список видов

List of species examined by means of dissection (B) and studied in microslides (M)

<i>Haemaphysalis</i>	(<i>Allocerea</i>) <i>inermis</i> Bir., 1895	B, M
	(<i>Allophysalis</i>) <i>pospelovashtromae</i> Hoog., 1966	M
	» <i>kopetdaghica</i> Kerbabaev, 1962	M
	(<i>Aboimimalis</i>) <i>punctata</i> Can. et Fanz., 1878	B, M
	(<i>Herpetobia</i>) <i>sulcata</i> Can. et Fanz., 1877	B, M
	» <i>nepalensis</i> Hoog., 1962	M
	(<i>Haemaphysalis</i>) <i>concinna</i> Koch, 1844	M
	» <i>japonica douglasi</i> Nutt. et Warb., 1915	M
	» <i>kutchensis</i> Hoog., Trapido, 1963	M
	(<i>Ornithophysalis</i>) <i>pavlovskiyi</i> Posp.-Shtr., 1935	M
	(<i>Rhipistoma</i>) <i>erinacei taurica</i> Posp.-Shtr., 1940	M
	» <i>turanica</i> Posp.-Shtr., 1940	M
	(<i>Kaiseriana</i>) <i>longicornis</i> Neum., 1901	M
	(<i>Segalia</i>) <i>parva</i> (Neum., 1897)	M
	<i>Amblyomma</i>	<i>helvolvum</i> Koch, 1844
<i>americanum</i> (L., 1758)		M
<i>integrum</i> Karsch, 1879		M
sp. (с буйвола, Ю. Африка)		B, M
<i>Aronomma</i>	<i>komodoense</i> Oud., 1929	M
	sp.	B, M

<i>Dermacentor</i>	(<i>Serdjukovia</i>)	<i>marginatus</i> (Sulz., 1776)	М
	»	<i>ushakovae</i> Fil. et Pan., 1987	В, М
	»	<i>silvarum</i> Ol., 1931	М
	(<i>Dermacentor</i>)	<i>reticulatus</i> (Fabr., 1894)	М
	(<i>Asiacentor</i>)	<i>montanus</i> Fil. et Pan., 1974	М
	»	<i>pavlovskiji</i> Ol., 1927	М
<i>Anomalohimalaya</i>	<i>lotozkyi</i> Fil. et Pan., 1978		М
<i>Hyalomma</i>	(<i>Euhyalomma</i>)	<i>anatolicum</i> Koch, 1844	М
	»	<i>marginatum</i> Koch, 1844	В, М
	»	<i>dromedarii</i> Koch, 1844	М
	»	<i>detritum</i> Schulze, 1919	В, М
	(<i>Hyalomma</i>)	<i>aegyptium</i> (L., 1758)	М
<i>Rhipicephalus</i>	(<i>Rhipicephalus</i>)	<i>sanguineus</i> (Latr., 1806)	М
	»	<i>turanicus</i> Pom. et Matik., 1940	В, М
	»	<i>rossicus</i> Jak. et Kohl-Jak., 1911	М
	»	<i>pumilio</i> Schulze, 1935	М
	»	<i>schulzei</i> Ol., 1929	М
	»	<i>leporis</i> Pom., 1946	М
	(<i>Digineus</i>)	<i>bursa</i> Can. et Fanz., 1877	М
	(<i>Lamellicauda</i>)	<i>pulchellus</i> (Gerst., 1873)	М
	(<i>Hyperaspidion</i>)	<i>armatus</i> Poc., 1900	М
<i>Boophilus</i> (<i>Boophilus</i>)	<i>annulatus</i> (Say, 1821)		В, М

НАРУЖНЫЙ ВЕНТРАЛЬНЫЙ СКЕЛЕТ ЗАДНЕЙ ПОЛОВИНЫ ИДИОСОМЫ САМЦА И ВОЗМОЖНЫЕ ПУТИ ЕГО ЭВОЛЮЦИИ

Твердые покровы вентральной поверхности задней половины идиосомы самца подсем. *Amblyommina*e редуцированы в той или иной степени. В зависимости от степени и характера редукции наблюдается несколько типов вентрального скелета или он полностью отсутствует.

Номенклатура твердых покровов и борозд, о которых пойдет речь ниже, приведена на рисунках. При этом надо иметь в виду, что схематические рис. 1—4 преследуют лишь одну цель: показать только типы вентрального скелета; на схематических рис. 5 и 6 пропорции задней половины идиосомы и топография борозд соответствуют типу скелета.

Примитивным следует признать выявленный еще Шульце (Schulze, 1925) тип скелета *Haemaphysalis (Allocerea) inermis*, при котором площадь твердых покровов наибольшая, а дифференциация их наименьшая (рис. 1, 1'). Вокруг ануса имеется непарный анальный щит, в постанальной области расположены парные крупные щиты. Остальная площадь вентральной поверхности покрыта довольно крупными твердыми бляшками. Ветви генитальной борозды заканчиваются, достигая переднелатеральных частей парных постанальных щитов. Вдоль ветвей генитальной борозды лежат почти сплошные склеротизованные полосы. Анальная борозда (как дуговидный, так и непарный постанальный ее отделы) выражена и покрыта цепочкой мелких щитков и бляшек. На фестонах вентрально также имеются небольшие щитки. Характерно, что все щиты, мелкие щитки и бляшки нерегулярной формы проявляют нарушение симметрии, края их неровные. Некоторые бляшки частично слиты с щитами, т. е. видна начальная стадия фрагментации крупных щитов по краям; некоторые бляшки слиты друг с другом в островки, топография и контуры которых показывают, где произошло их отделение от крупных щитов.

Из описанного варианта вентрального скелета (назовем его условно вариант «*Allocerea*») легко выводятся все остальные, обнаруженные нами в подсем. *Amblyommina*e.

Прежде всего надо констатировать, что анализ еще 8 палеарктических подродов рода *Haemaphysalis* Koch, 1844 выявил последовательные стадии редукции, проходившей путем распада более крупных щитов на мелкие щитки и бляшки и постепенное уменьшение площади последних вплоть до почти полного исчезновения. Можно выделить 3 стадии редукции, которым в таксо-

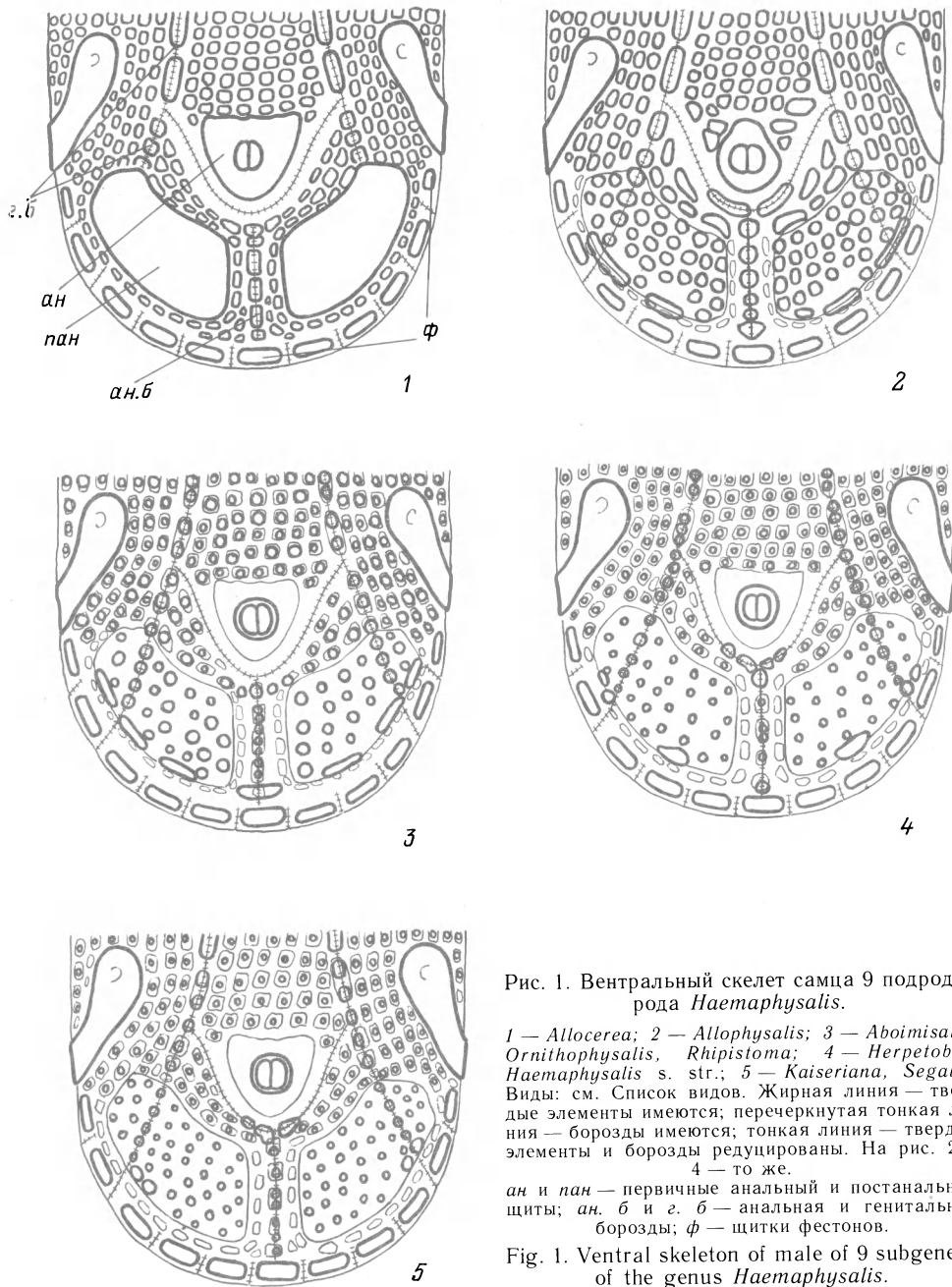


Рис. 1. Вентральный скелет самца 9 подродов рода *Haemaphysalis*.

1 — *Allocerea*; 2 — *Allophysalis*; 3 — *Aboimialis*, *Ornithophysalis*, *Rhipistoma*; 4 — *Herpetobia*, *Haemaphysalis* s. str.; 5 — *Kaiseriana*, *Segalia*. Виды: см. Список видов. Жирная линия — твердые элементы имеются; перечеркнутая тонкая линия — борозды имеются; тонкая линия — твердые элементы и борозды редуцированы. На рис. 2—4 — то же.

ан и пан — первичные анальный и постанальные щиты; ан. б и г. б — анальная и генитальная борозды; ф — щитки фестонов.

Fig. 1. Ventral skeleton of male of 9 subgenera of the genus *Haemaphysalis*.

номическом плане соответствуют отдельные подроды или группы подродов. В пределах изученного материала наибольший хиатус наблюдается между описанным выше вентральным скелетом подрода *Allocerea* (рис. 1, 1) и всеми остальными подродами (рис. 1, 2—5).

Ближе всего к варианту «*Allocerea*» находится такая стадия редукции (рис. 1, 2), когда первичный непарный анальный щит уменьшается за счет отделения малых щитков и бляшек, а первичные парные постанальные щиты

распадаются полностью также на малые щитки и бляшки. Продольные парные цепи мелких щитков имеются вдоль ветвей генитальной борозды, достигающих здесь границы отхождения II и III краевых фестонов (т. е. заднего конца идиосомы), а непарная цепь — вдоль непарного отдела непарной борозды. Поперечные парные цепи мелких щитков прослеживаются вдоль заднего края бывших постанальных щитов. За исключением упомянутых щитков, большая часть их несет щетинки, погруженные сенсиллы или выводные протоки дермальных желез. Описанный вариант вентрального скелета обнаружен в подроде *Allophysalis* Hoogstraal, 1959 (виды, на основании которых описаны данный и следующие ниже варианты, см. Список видов).

Можно сделать предположение о существовании в прошлом стадии, промежуточной между описанными. Не исключено также существование промежуточной стадии у неизученных рецентных видов: или большей степени редукции в подроде *Allocerea* или меньшей степени редукции в подроде *Allophysalis*.

Переход от строения вентрального скелета, свойственного подроде *Allophysalis*, к следующей стадии не столь резкий. Следующая стадия (рис. 1, 3, 4) характеризуется редукцией непарного анального щита до кольцевого окружения ануса, заметным уменьшением размеров всех малых щитков и бляшек, распадением удлинённых щитков вдоль ветвей генитальной и анальной борозд на множественные бляшки и их уменьшение по сравнению с таковыми подрода *Allophysalis*, а также сокращением площади щитков вдоль заднего края бывших постанальных щитов. Такое состояние свойственно подродам *Aboimialis* Dias, 1963, *Ornithophysalis* Hoog. et. Wasse!, 1973, *Rhipistoma* Koch, 1844 (рис. 1, 3), *Herpetobia* Can., 1890, *Haemaphysalis* s. str. (рис. 1, 4).

На стадии почти полного исчезновения находится вентральный скелет самца в подродах *Kaiseriana* Dias, 1963 и *Segalia* Dias, 1968 (рис. 1, 5).

Таким образом, при данном типе преобразований, выявленном в пределах рода *Haemaphysalis*, прослеживаются последовательные стадии редукции. При этом твердые элементы, независимо от величины, неподвижно спаяны с растяжимой кутикулой.

Для изученных представителей рода *Amblyomma*,¹ паразитирующих на млекопитающих или широком круге хозяев, характерны (рис. 2, 1, 2) утрата первичного непарного анального щита и распад первичных парных постанальных щитов на 2 пары варьирующих по площади щитков, одна из которых расположена вдоль задних частей генитальной борозды, другая — впереди IV пары фестонов.² Вдоль ветвей генитальной борозды впереди от бывших первичных постанальных щитов имеются цепи продольных склеритов. Непарная ветвь анальной борозды на всем протяжении покрыта сплошным щитком, отделенным (рис. 2, 1, 2) или слившимся (*Am. integrum*) с щитком VI непарного фестона. Сохраняются щитки фестонов. Исключение среди исследованных нами видов этого рода представляет паразитирующий на рептилиях вид *Am. helvolcum*, у которого вентральный скелет редуцирован полностью. При всех вариантах редукции скелета ветви генитальной борозды достигают границы II и III фестонов.

Если допустить, что исходным для рода *Amblyomma* было состояние вентрального скелета, близкое к варианту «*Allocerea*», то по признаку площади твердых элементов наибольший разрыв в сравнительном ряду имеет место (как и у рода *Haemaphysalis*) на первых этапах редукции: между исходным состоянием и наблюдаемым у *Am. variegatum* (рис. 2, 1) и *Am. integrum*. Тогда

¹ Внутриродовая систематика обширного рода *Amblyomma* (более 100 видов) практически не разработана. Подродовой состав фауны мира с описанием нескольких новых подродев приведен только в одной публикации (Dias, 1963). Однако автор ограничился лишь указанием типовых видов, не рассматривая состав подродев в целом.

² Отсчет фестонов спереди назад.

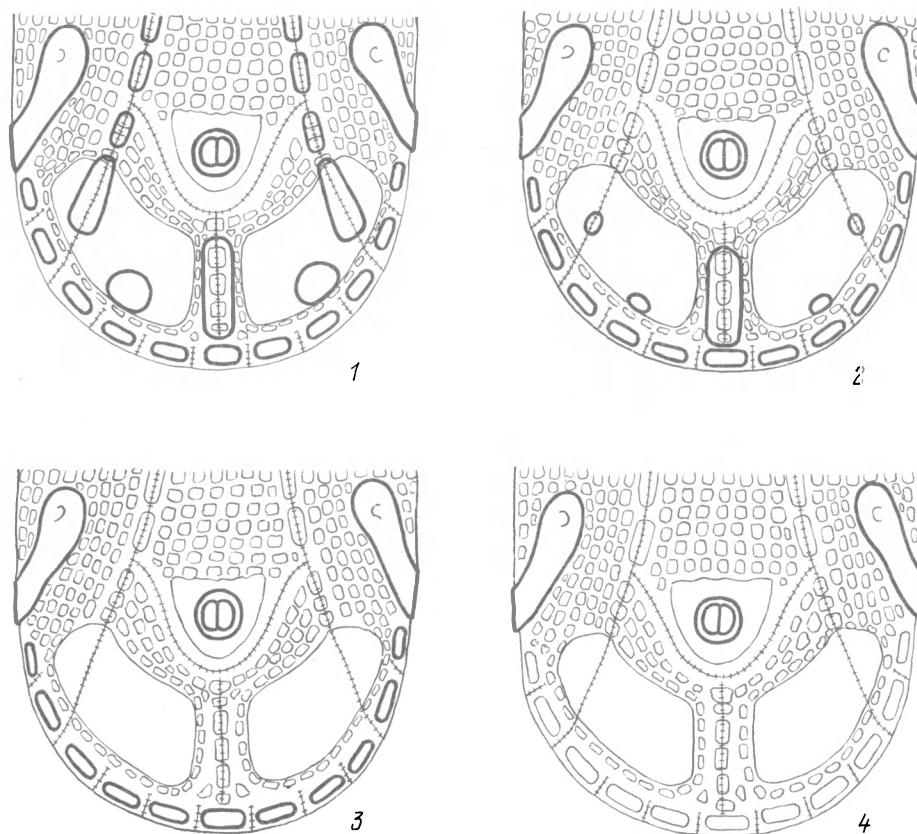


Рис. 2. Вентральный скелет самца родов *Amblyomma* (1, 2), *Dermacentor* (3), *Aponomma* и *Anomalohimalaya* (4).
 Fig. 2. Ventral skeleton of male of the genera *Amblyomma* (1, 2), *Dermacentor* (3), *Aponomma* and *Anomalohimalaya* (4).

как путь к полной редукции более постепенный (рис. 2, 2; *Am. americanum*). Конечно, здесь надо сделать скидку, во-первых, на ограниченность изученного материала и, во-вторых, на отсутствие возможности оценить варианты скелета с таксономической и (затем) эволюционной точек зрения из-за отсутствия соответствующих данных по этому практически внепалеарктическому роду.

Полная редукция вентрального скелета свойственна изученным представителям следующих родов: *Aponomma*, *Dermacentor* Koch, 1844, *Anomalohimalaya* Hoog., Kaiser et Mitchell, 1970. Можно предполагать, что она свойственна роду *Rhipicentor*.

Иной тип преобразований и оформления вентрального скелета характеризуется расколом первичных постанальных щитов варианта «*Allocerea*» по линии задних частей генитальной борозды и образованием двух (аданальные и акцессорные) или более пар четко оформленных щитков соответственно медиальнее и латеральнее ветвей генитальной борозды (рис. 3 и 4).

Если оценивать преобразования по признаку площади твердых покровов, то стадия состояния последних у некоторых рецентных видов и подродов довольно близка к варианту «*Allocerea*» (рис. 3, 1, 3). Но во всех случаях щитки имеют видовые или групповые форму и число, четко отграничены от растяжимой кутикулы, задние края щитков, как правило, образуют «карманы»

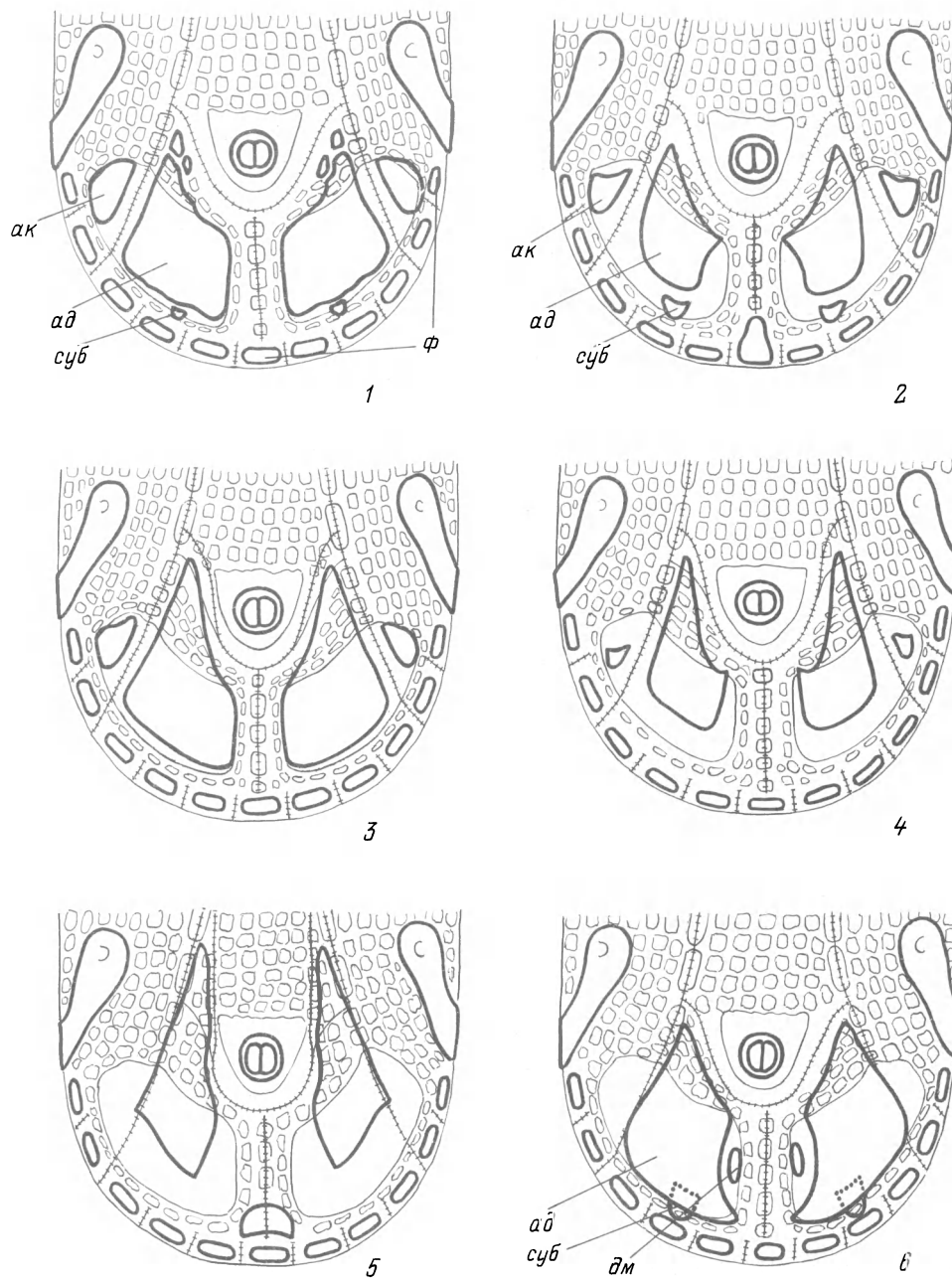


Рис. 3. Вентральный скелет самца 2 подродов рода *Hyalomma* и 4 подродов рода *Rhipicephalus*.
 1 — *Hyalomma* s. str.; 2 — *Euhyalomma*; 3 — *Digineus*; 4 — *Rhipicephalus* s. str.; 5 — *Lamellicauda*; 6 —
Hyperaspidon. Первичное положение анальной борозды показано тонкой линией.
 ад — аданальные; ак — аксессуарные; дм — добавочные медиальные, суб — субанальные щитки.
 Остальные обозначения, как на рис. 1.

Fig. 3. Ventral skeleton of male of 2 subgenera of the genus *Hyalomma* and 4 subgenera of the genus *Rhipicephalus*.

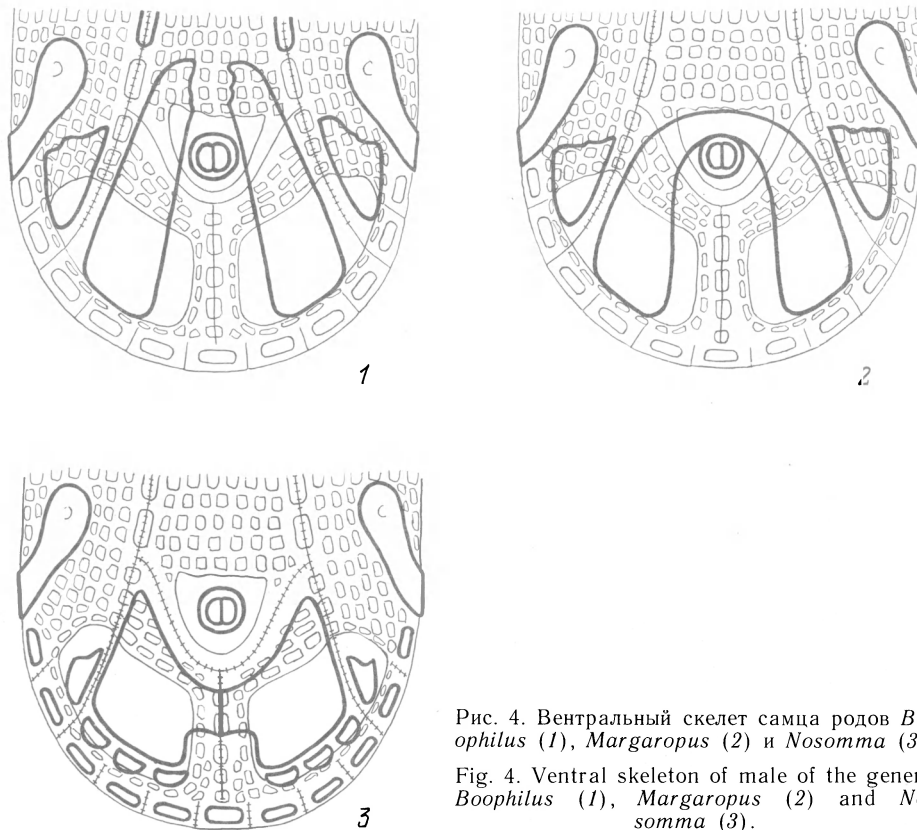


Рис. 4. Вентральный скелет самца родов *Boophilus* (1), *Margaropus* (2) и *Nosomma* (3).

Fig. 4. Ventral skeleton of male of the genera *Boophilus* (1), *Margaropus* (2) and *Nosomma* (3).

и полуподвижно соединены с растяжимой кутикулой за счет ее складок, что позволяет щиткам отходить вниз от вентральной поверхности идиосомы.

Анализ обширной литературы по внешней морфологии и особенно таксономической, в которой представлены форма и число вентральных щитков самца в родах *Rhipicephalus*, *Hyalomma* Koch, 1844, *Cosmiomma*, *Boophilus* Curtiце, 1891, *Margaropus*, *Nosomma* Schulze, 1919, наряду со специально переисследованным материалом (см. Список видов), убеждают нас в том, что представленные на рис. 3 и 4 варианты вентрального скелета практически исчерпывают набор, топографию, форму и площадь твердых элементов задней половины идиосомы названных родов.

В перечисленной группе родов нет столь выраженной, как у предыдущей группы, почти линейной направленности утраты скелета, особенно постепенной на последних этапах. Тенденция к редукции свойственна, наоборот, состоянию скелета, близкому к исходному. Вместе с этим прослеживается тенденция и к увеличению площади твердых элементов и даже к их полимеризации. Парные группы щитков, например, *Hyalomma* s. str. по площади и топографии почти точно соответствуют расколу единых парных постанальных щитов варианта «*Allocerea*» (рис. 3, 1). Все остальные варианты легко сопоставимы с приведенными. В под родах *Euhyalomma* Fil., 1984 (рис. 3, 2) и *Hyalommima* Schulze, 1919 идет уменьшение площади аданальных и аксессуарных щитков, а у последнего под рода еще и редуцированы субанальные щитки. У большинства представителей рода *Rhipicephalus* также редуцированы субанальные щитки. У под рода *Digineus* Rom., 1936 (рис. 3, 3) состояние аданальных и аксессуарных щитков близко к таковому *Hyalomma* s. str. У всех палеарктических предста-

вителей подрода *Rhipicephalus* s. str. площадь тех и других сокращена (рис. 3, 4), а аданальные щитки несколько разрастаются и сдвигаются вперед, что влечет изменение формы и топографии дуги анальной борозды. В двух других подродах рода *Rhipicephalus* аксессуарные щитки редуцированы. При этом у подрода *Hyperaspidium* Rom., 1936 выражены субанальные щитки (что другим подродам этого рода несвойственно), а также имеются маленькие добавочные щитки медиальнее аданальных (рис. 3, 6). У подрода *Lamellicauda* Rom., 1936 остались только аданальные щитки, которые сильно разрослись вперед, что сопровождается изменением формы и топографии дуги анальной борозды, но на конце непарной ветви анальной борозды, перед срединным фестонем имеется непарный щиток (рис. 3, 5). Согласно данным литературы (Arthur, 1960) только аданальные щитки сохранились у рода *Cosmiomma*.

Монотипический тропический род *Nosomma*, исследованный нами по спиртовому экземпляру (рис. 4, 3), имеет вентральный скелет, близкий к таковому подрода *Hyalomma* s. str. Модификации сводятся к разрастанию в медиальном направлении аданальных щитков и частичному слиянию их позади ануса, а также к умножению субанальных щитков до 3 пар.

Сильное разрастание в переднем направлении как аданальных (тенденция к чему наблюдается и у рода *Rhipicephalus*), так и аксессуарных щитков, при редукции субанальных щитков и всех щитков краевых фестонов, а также утрате внешнего проявления анальной борозды и границ между фестонами, характерно для родов *Boophilus* и *Margaropus* (рис. 4, 1, 2). В роде *Margaropus* может иметь место еще и соединение передних частей аданальных щитков впереди ануса.

Подводя итоги вариациям вентрального скелета, объединяемым типом раскола первичных парных постанальных щитков по линии ветвей генитальной борозды, а также стабильностью формы и состава склеритов у видов или подродов, приходим к выводу, что в пределах описанных преобразований прослеживаются две основные тенденции. Одна из них характеризуется некоторым сокращением площади вплоть до полной редукции аксессуарных и субанальных щитков, но при этом аданальные щитки всегда остаются достаточно крупными, четко оформленными и нередко разрастаются вперед (роды *Hyalomma*, *Rhipicephalus*). Другая тенденция, наоборот, характеризуется увеличением площади, как аданальных (особенно), так и аксессуарных щитков (роды *Boophilus*, *Margaropus*), а иногда еще и умножением числа парных субанальных щитков (род *Nosomma*).

Какие бы эволюционные ряды мы не строили по признаку изменения вентрального скелета, совершенно ясно, что в обсуждаемой группе родов нет постепенного перехода к исчезновению скелета: хотя бы аданальные щитки всегда полноценные. Увеличение площади твердого скелета наблюдается в родах, для которых доказан вторичный, специализированный характер совокупности биологических и морфологических свойств (*Boophilus*, *Margaropus*).

ТОПОГРАФИЯ ДОРСОВЕНТРАЛЬНОЙ МУСКУЛАТУРЫ И ЕЕ ЗАВИСИМОСТЬ ОТ ОСОБЕННОСТЕЙ ВЕНТРАЛЬНОГО СКЕЛЕТА

Изучение топографии прикрепления дорсовентральной мускулатуры в связи с особенностями вентрального скелета самца проведено в 2 направлениях. Во-первых, изучена топография прикрепления пучков к вентральной стенке. Во-вторых, топография прикрепления каждого из пучков к дорсальной стенке, что позволило гомологизировать пучки, их цепи или группы в случаях различий вентральной топографии, обусловленной различиями твердого скелета, топографии и выраженностью борозд, пропорциями идиосомы.

Многообразная на первый взгляд топография прикрепления мышц к вентральной стенке идиосомы поддается упорядочению на фоне сравнительно-

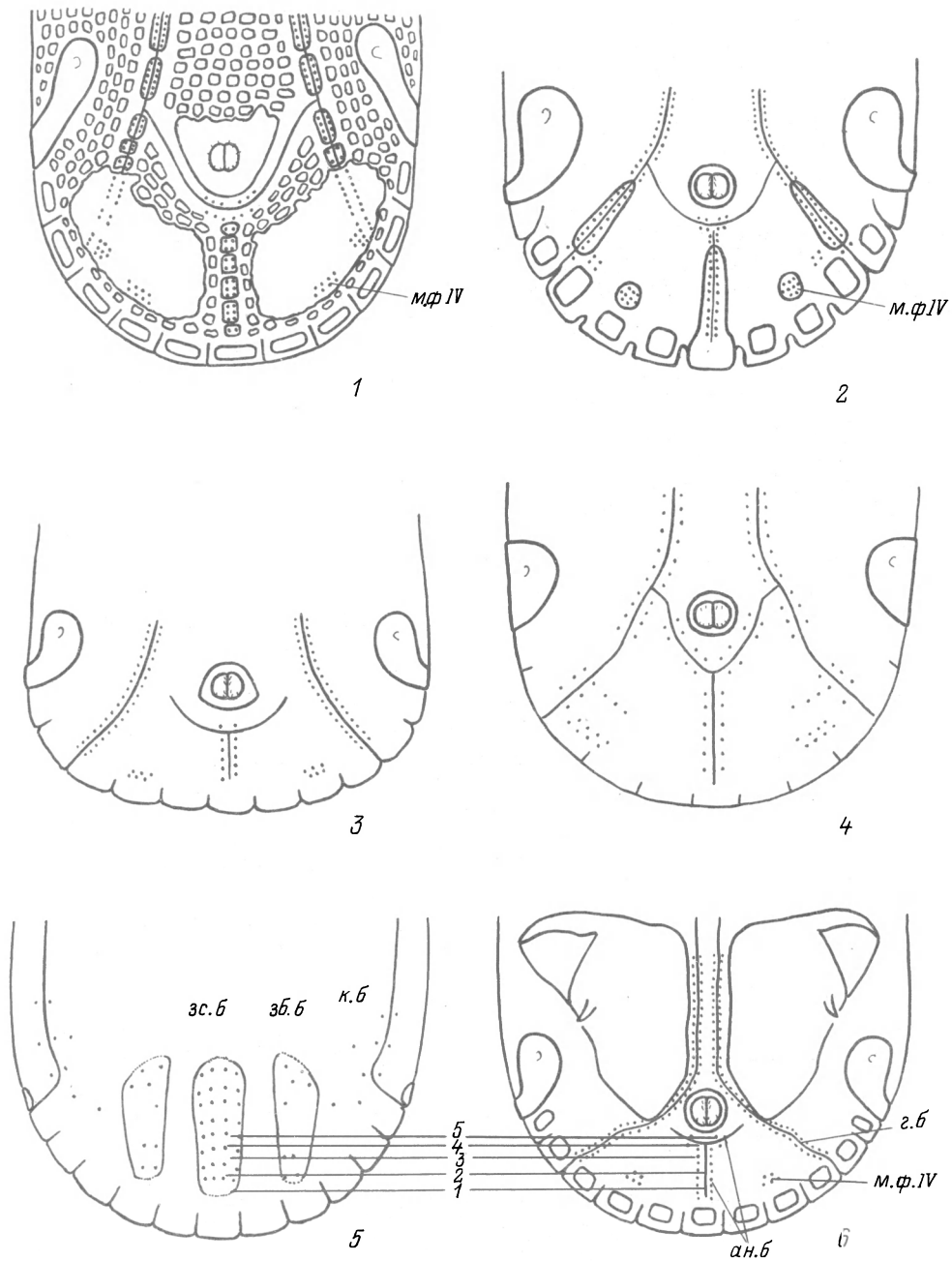


Рис. 5. Топография прикрепления дорсовентральной мускулатуры к вентральной стенке идиосома самца родов *Haemaphysalis* (1), *Amblyomma* (2), *Aponomma* (3), *Anomalohimalaya* (4) и к дорсальной и вентральной стенкам рода *Dermacentor* (5, 6).

Места прикрепления показаны точками; на рис. 6 — то же. 1—5 — уровни поперечных разрезов через идиосому, представленные на рис. 7, 1—5.

зб. б, зс. б и к. б — заднебоковые, заднесрединная и краевые борозды; м. ф IV — прикрепления мышц впереди IV фестонов.

Остальные обозначения, как на рис. 1.

Fig. 5. Topography of attachment of dorsoventral musculature to the ventral wall of idiosoma of male in the genera *Haemaphysalis* (1), *Amblyomma* (2), *Aponomma* (3), *Anomalohimalaya* (4) and to the dorsal and ventral walls of the genus *Dermacentor* (5, 6).

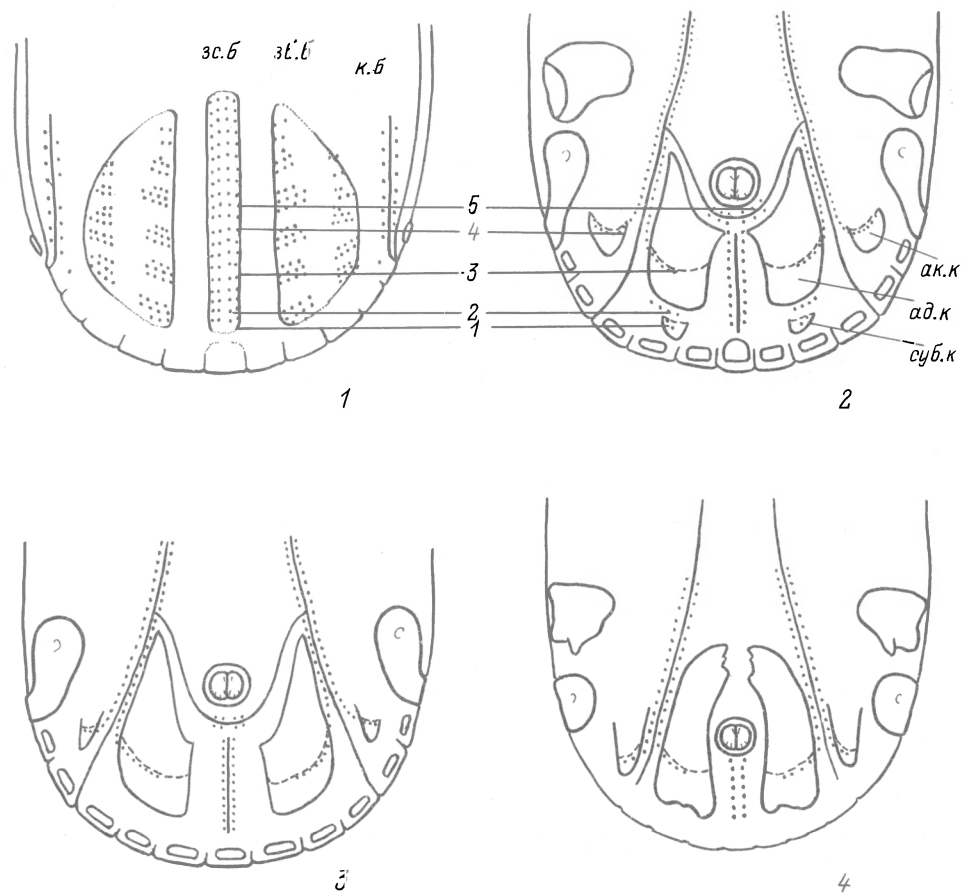


Рис. 6. Топография прикрепления дорсовентральной мускулатуры к дорсальной и вентральной стенкам идиосомы самца рода *Hyalomma* (1, 2) и к вентральной стенке — родов *Rhipicephalus* (3) и *Boophilus* (4).

1—5 — уровни поперечных разрезов через идиосому, представленные на рис. 8, 1—5.

ад. к, ак. к, суб. к — «карманы» щитков: аданальных, аксессуарных, субанальных.

Остальные обозначения, как на рис. 5.

Fig. 6. Topography of attachment of dorsoventral musculature to the dorsal and ventral walls of idiosoma of male in the genus *Hyalomma* (1, 2) and to the ventral wall in the genera *Rhipicephalus* (3) and *Boophilus* (4).

морфологических рядов вентрального скелета и сводится к 2 основным типам. Первый тип характеризуется непрерывными цепями прикрепления пучков вдоль задних отделов ветвей генитальной борозды, медиально и латерально по отношению к ветвям борозды, вплоть до границы между II и III фестонами. Он свойствен родам *Haemaphysalis*, *Amblyomma*, *Aponomma*, *Dermacentor* и *Anomalohimalaya* (рис. 5, 7). У *H. (Allocerea) inermis*, где ветви генитальной борозды кончаются перед постанальными щитами, цепи пучков прикрепляются к этим щитам, пересекая их спереди назад и достигая границы между II и III фестонами (рис. 5, 1). Возле концов цепей медиально имеются скопления пучков. Мощные также парные скопления пучков имеются по заднему краю этих щитов, впереди IV фестонов. При частичной или полной редукции первичных постанальных щитов цепи пучков вдоль ветвей генитальной борозды продолжают достигать границы между II и III фестонами, а парные группы пучков впереди

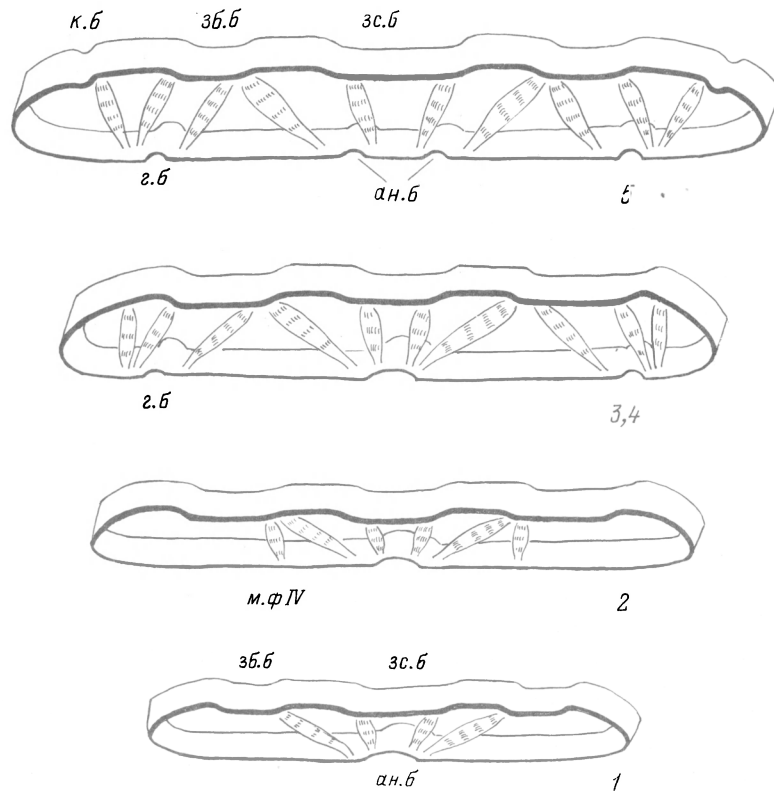


Рис. 7. Поперечные разрезы через идиосому самца *Dermacentor ushakovae* и направления основных пучков дорсовентральной мускулатуры.

Уровни: 1 и 2 — позади и на уровне прикрепления пучков мышц м. ф IV, 3 и 4 — задней части генитальной борозды, 5 — дуги анальной борозды. Обозначения, как на рис. 1 и 5.

Fig. 7. Cross-sections of idiosoma of male *Dermacentor ushakovae* and directions of main dorsoventral musculature.

IV фестонов сохраняются независимо от степени редукции твердых элементов (рис. 5, 2—4, 6). В тех случаях, когда имеются достаточно крупные дериваты первичных щитов (некоторые подроды рода *Haemaphysalis*, представители рода *Amblyomma*, паразитирующие на млекопитающих), пучки мышц прикрепляются к ним (рис. 5, 2).

Иная топография прикрепления дорсовентральной мускулатуры вдоль задних отделов ветвей генитальной борозды свойственна родам *Hyalomma*, *Rhipicephalus*, *Voophilus*, имеющим систему полуподвижных парных щитков (рис. 6, 8). Здесь на уровне передних $\frac{2}{3}$ аданальных щитков цепи пучков прикрепляются изначально к растяжимой кутикуле независимо от развития вентрального скелета, так как твердые элементы отодвинуты от собственно борозды медиально и латерально. Второе отличие состоит в том, что цепи пучков мышц не достигают краевых фестонов, а на уровне задней трети аданальных щитков раздваиваются и расходятся почти под прямым углом: медиальные ветви прикрепляются к аданальным щиткам по верхнему краю «карманов», а латеральные — к аксессуарным щиткам, также по верхнему краю «карманов». Путем препаровки установлено, что пучки мышц, образующие непрерывные цепи вдоль задних отделов генитальной борозды, медиально от нее у *Haemaphysalis punctata* и *D. ushakovae*, с одной стороны и пучки, прикрепляющиеся к «кар-

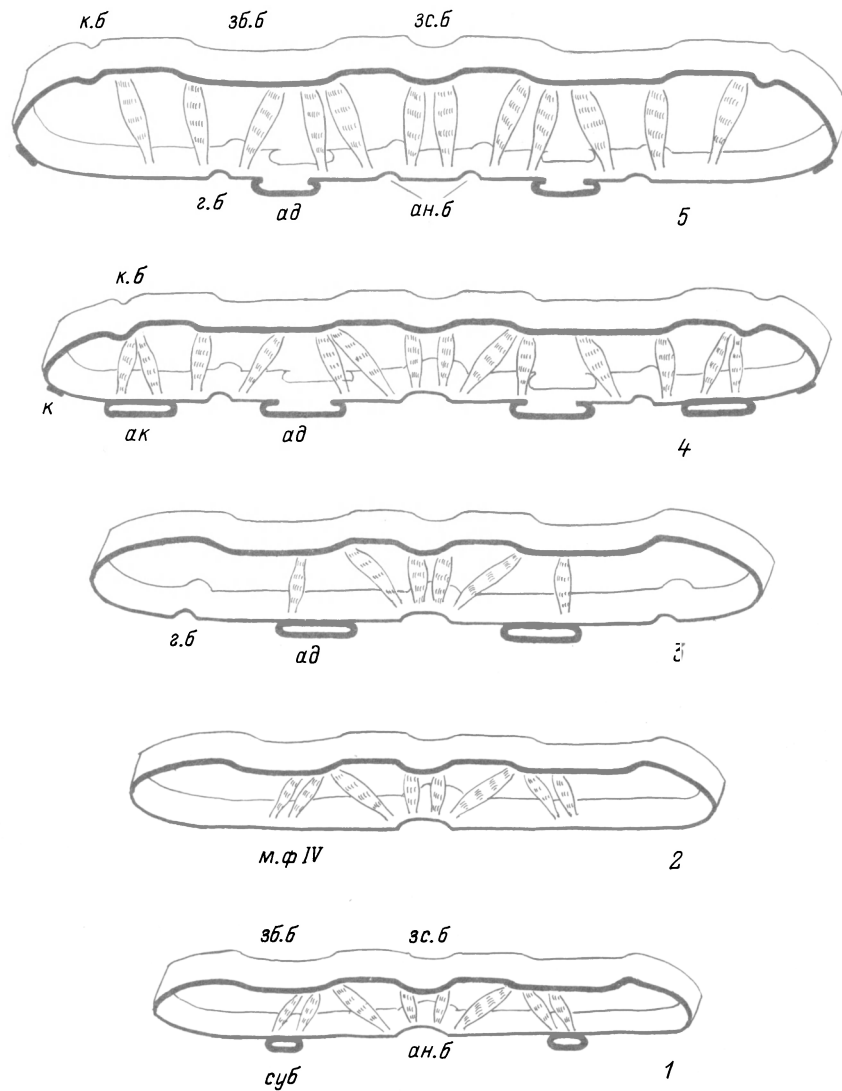


Рис. 8. Поперечные разрезы через идиосому самца *Hyalomma detritum* и направления основных пучков дорсовентральной мускулатуры.

Уровни: 1 — верхнего края «кармана» субанальных щитков, 2 — прикрепления пучков мышц м. ф IV; 3 — верхнего края «кармана» аданальных щитков и задней части генитальной борозды, 4 — верхнего края «кармана» аксессуарных щитков, 5 — передней трети аданальных щитков и дуги аданальной борозды. Обозначения, как на рис. 1 и 5.

Fig. 8. Cross-sections of idiosoma of male *Hyalomma detritum* and directions of main dorsoventral musculature.

манам» аданальных щитков у *Hyalomma detritum*, *H. plumbeum*, *R. turanicus*, *B. annulatus* — с другой, дорсально имеют равнозначную топографию. Они прикрепляются к среднемедиальной полосе заднебоковых борозд. Цепи пучков латеральнее задних отделов генитальной борозды у первой группы видов и цепи пучков, связанные с «карманами» аксессуарных щитков у второй, дорсально прикрепляются равно к латеральной полосе заднебоковых борозд и к краевым бороздам медиально (рис. 7, 3, 4; 8, 3, 4).

У разных видов рода *Hyalomma* впереди IV фестонов прослеживаются мощные скопления мышц, лишь частично связанные с верхним краем «карманов» субанальных щитков (рис. 6, 2). В родах *Rhipicephalus* и *Voophilus* аналогичных по топографии пучков не удалось отдифференцировать от пучков, связанных с IV фестонами. Возможно, что из-за редукции субанальных щитков у этих родов первые пучки ослаблены, а в силу малых размеров объектов те и другие пучки сближены.

Вообще в пределах каждого из двух типов топографии прикрепления мышц возле концевых отделов генитальной борозды наблюдается широкий диапазон изменчивости количества пучков в цепях или скоплениях, мощности мышц, что нельзя отразить на мелкомасштабных схемах.

Топография прикреплений мышц, связанных с анальной бороздой, достаточно стабильна у всего подсемейства. У рода *Voophilus*, у которого анальная борозда внешне не проявлена, вдоль непарного отростка прикрепляются нормальные цепи пучков (рис. 6, 4), нечеткая выраженность пучков на месте дуги компенсируется очень мощными пучками, связанными с анальным клапаном.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По строению вентрального скелета идиосомы самца и распределению прикрепления сухожилий дорсовентральных мышц роды подсем. *Amblyommini*ae объединяются в 2 группы, различия между которыми выявляются наиболее значимо при анализе возможных путей эволюции данных систем органов. В первой группе склеротизация вентральных покровов не имеет четкого наружного оформления, в процессе эволюции происходит уменьшение площади первичных щитов по периферии, а также их распадение на малые щитки, наиболее долго сохраняющиеся в местах прикрепления мускулатуры и также не проявляющие четкого наружного оформления и неподвижно впаянные в растяжимые покровы. Принадлежность к этой группе «бесщитковых» родов подтверждается сохранением у последних типа распределения прикрепления дорсовентральных мышц, свойственного наиболее примитивному представителю группы — *H. (Allocerea) inermis*. Косвенным показателем принадлежности бесщитковых родов к этой группе служит постепенный переход к полной редукции вентрального скелета, прослеженный в родах *Haemaphysalis* и *Amblyomma*.

Вся вторая группа родов характеризуется наружным оформлением системы вентральных щитков околоанальной области, формированием «карманов» в задней их части и полуподвижным соединением с растяжимыми покровами. Щитки постоянны по числу и форме у видов или надвидовых таксономических групп. С особенностями строения положения щитков связан и своеобразный тип распределения дорсовентральных мышц.

Каждой из этих групп родов мы придаем ранг триб. Первая группа составляет трибу *Amblyommini* Banks, 1907 и включает роды *Haemaphysalis*, *Amblyomma*, *Aponomma*, *Dermacentor*, *Rhipicentor* и *Anomalohimalaya*. Вторая группа составляет трибу *Rhipicephalini* Banks, 1907 и включает роды *Hyalomma*, *Rhipicephalus*, *Cosmiomma*, *Voophilus*, *Margaropus*.

Классификации подсем. *Amblyommini*ae посвящено большое количество публикаций, данные которых противоречивы, и их критический обзор невозможно осуществить в рамках настоящей статьи. Он требует рассмотрения мотивировок авторов, основанных на других системах органов и привлечения новых материалов, поэтому будет осуществлен в самостоятельной публикации.

Эволюционные аспекты новых данных по вентральному скелету самца имеют значение и для решения вопросов внутривидовой систематики. Прослеженные направления эволюции вентрального скелета самца палеарктических подродов рода *Haemaphysalis* во многом соответствуют данным Хугстраала и Хугстраала и Кима о направлениях эволюции и филогении в пределах этого

рода (Hoogstraal, 1965; Hoogstraal, Kim, 1985). Авторы в основном базировались на изучении гнатосомы и ее преобразований в онтогенезе, а также на оценке связей с систематическими группами прокормителей, при этом они имели дело с более широким кругом видов среди подродов, свойственных Палеарктике. Такие подходы привели авторов к выводам о наиболее примитивном характере подрода *Allocerea* и несколько более продвинутом — подродов *Allophysalis* и *Aboimisalis*. Подрод *Herpetobia* рассматривается ими как связующее звено между названными подкладами и группой еще более продвинутых, к которой из числа палеарктических отнесены *Ornithophysalis*, *Haemaphysalis* s. str., *Kaiseriana*, *Segalia*, *Rhipistoma*. Как видим, приведенная выше оценка редукции вентрального скелета в качестве прогрессивных для рода *Haemaphysalis* преобразований (см. Список видов; рис. 1) совпадает с оценкой направления эволюции этого рода, вытекающей из сравнительно-онтогенетического анализа гнатосомы.

Список литературы

- Померанцев Б. И. К морфологии рода *Rhipicephalus* Koch в связи с построением натуральной классификации Ixodoidea // Паразитол. сб. ЗИН АН СССР. 1936. Т. 6. С. 5—36.
- Померанцев Б. И. К построению системы Ixodoidea (Acarina, Parasitiformes) // Паразитол. сб. ЗИН АН СССР. 1947. Т. 9. С. 13—38.
- Померанцев Б. И. Иксодовые клещи (Ixodidae). 1950. 223 с. (Фауна СССР. Паукообразные. Т. IV, вып. 2).
- Arthur D. R. Ticks. A monograph of the Ixodoidea. Vol. 5. Cambridge, 1960. 250 p.
- Dias T. S. Contribuição para o estudo da sistemática dos Acaros da subordem Ixodidae Banks, 1844. I: Família Ixodidae Murray, 1877 // Mem. Est. Mus. Zool. Univ. Coimbra. 1963a. N 285. P. 1—34.
- Hoogstraal H. Phylogeny of *Haemaphysalis* ticks // Proc. 12th Int. Congr. Entomol. (London, 1964), 1965. P. 760—761.
- Hoogstraal H., Kim K. Tick and Mammal Coevolution, with Emphasis on *Haemaphysalis* // Coevolution of parasitic arthropods and mammals. 1985. Chap. 10, p. 505—568.
- Ruser M. Beiträge zur Kenntnis der Chitins und der Musculatur der Zecken (Ixodidae) // Z. Morph. u. Ökol. Tiere. 1933. Bd 27, H 2. S. 199—261.
- Schulze P. Beiträge zur Kenntnis der Zecken Europas // Sitzber. Ges. Naturforschender Freunde zu Berlin. 1925. S. 109—126.
- Yalvac S. Histologische Untersuchungen über die Entwicklung des Zecken adultus in der Nymphe // Morph. u. Ökol. Tiere. 1939. Bd 35, H 4. S. 535—585.

ЗИН РАН, Санкт-Петербург

Поступила 30.08.1992

VENTRAL SKELETON OF MALE OF IXODID TICKS OF THE SUBFAMILY AMBLYOMMINAE, ITS EVOLUTION AND ROLE FOR SUPERGENERIC TAXONOMY

N. A. Filippova

Key words: Ixodidae, Amblyomminae, ventral skeleton of male

SUMMARY

A comparative study of the ventral skeleton of idiosoma of male of the subfamily Amblyomminae was carried out. Much prominence was given to the hind half of idiosoma: great diversity of the composition, shape, size and topography of integumentary hard elements. A comparative study of the topography of dorsoventral musculature attachment to the ventral wall of idiosoma in its hind half was carried out, too. The structure of skeleton with the largest area and least differentiation, should be considered most primitive; in this case all hard elements have no distinct species or group form and are attached rigidly to the extensible cuticle. Such structure is characteristic of *Haemaphysalis* (*Allocerea*) *inermis* which has primary unpaired anal and paired postanal shields occupying nearly the whole ventral surface of the hind half of idiosoma (fig. 1, 1). This variant suggests the other ones characteristic of the subfamily Amblyomminae. Two types of evolutionary transformations of hard ventral integuments of male have been revealed. One type represents a successive process of skeleton reduction through disintegration of primary shields into numerous small ones and decrease of their sizes and number up to their complete disappearance (figs. 1, 2). Hard elements are preserved for

the most long time on hind branches of the genital groove. Continuous chains of bundles of dorso-ventral musculature, running along hind branches of the genital groove, are attached to hard elements and reach the posterior end of idiosoma between scallops II and III (fig. 5). In *H. (Allocerea) inermis* muscles are attached to the primary paired postanal shields, and where a partial skeleton reduction took place — to derivatives of these shields. The shields or their derivatives have no species or group form, are asymmetrical and attached rigidly to extensible integuments; the number of derivative sclerites varies much. A complete reduction of the ventral skeleton marks the top of this evolutionary trend. In this case the topography of musculature attachment is preserved (fig. 5). During evolutionary transformations of the other type the primary postanal shields along the line of hind branches of the genital groove broke into adanal and accessory ones, and their medial and lateral divergence took place (figs. 3, 4). Later on, in some recent genera the skeleton underwent a partial reduction at the expense of the decrease of the above shields in area, or complete disappearance of the accessory ones (figs. 3, 2; 4—6). On the contrary, in the other genera the area of hard integuments enlarged on account of the growth or increase in the number of shields (fig. 4). If the transformations are estimated by the character of hard integuments area, then their initial stage is close to the area in *H. (Allocerea) inermis* (figs. 3, 1, 3). But this type of transformations lacks a complete reduction of ventral skeleton. The topography of attachment of the bundles of dorso-ventral musculature to the ventral wall of idiosoma is characterized by the branching from the genital groove to adanal and accessory shields and the bundles do not reach marginal scallops (fig. 6). All the shields have a distinct species or group form and number; the connection with extensible integuments is semimobile.

The two types evolutionary transformations of the ventral skeleton of idiosoma in male with characteristic topography of musculature attachment enable us to place two tribes in the subfamily Amblyomminae Banks, 1907. The tribe Amblyommini Banks, 1907 includes the genera *Haemaphysalis* Koch, 1844, *Amblyomma* Koch, 1844, *Aponomma* Neum., 1899, *Anomalohimalaya* Hoog., Kaser et Mitch., 1970, *Dermacentor* Koch, 1844, *Rhipicentor* Nutt. et Warb., 1908. The tribe Rhipicephalini Banks, 1907 includes the genera *Rhipicephalus* Koch, 1844, *Hyalomma* Koch, 1844, *Cosmiomma* Schulze, 1919, *Nosomma* Schulze, 1919, *Boophilus* Cur., 1891, *Margaropus* Karsch., 1897.