

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ МЕЖВИДОВАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ
АРГАСОВЫХ КЛЕЩЕЙ ORNITHODOROS PAPILLIPES,
O. TARTAKOVSKYI И O. VERRUCOSUS (ARGASIDAE, IXODOIDEA)

Ю. С. Балашов

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

При экспериментальной гибридизации трех видов клещей-орнитодорин от скрещиваний *O. verrucosus* с *O. papillipes* или с *O. tartakovskyi* получены самцы и самки гибридного F_1 , которые были стерильными при скрещиваниях между собой и с родительскими видами. При скрещиваниях самок *O. papillipes* с самцами *O. tartakovskyi* получено фертильное F_1 , но плодовитость гибридов была значительно ниже, чем у родительских видов. При скрещиваниях самок *O. tartakovskyi* с самцами двух других видов большинство особей первого вида гибло от повреждений, полученных при спаривании из-за несоответствия размеров мужского и женского совокупительных аппаратов. Генетическая несовместимость исследованных видов проявлялась в полной или частичной гибели гибридных яиц.

Распространение биологической концепции вида в систематике повысило интерес к вопросам репродуктивной изоляции и межвидовой гибридизации у животных (Майр, 1968; Шварц, 1969; Anderson, 1953; Cousin, 1967; Remington, 1968). В связи с трудностями обнаружения и сравнительной редкостью межвидовых гибридов в природе удобным методом оценки потенциальных способностей к скрещиванию между близкими видами или популяциями неопределенного таксономического ранга стала экспериментальная гибридизация. Наряду с расширением возможностей для решения сугубо таксономических проблем этот метод позволяет оценить степень генетической несовместимости и родственные связи в группах близких видов.

Успешность применения экспериментальной межвидовой гибридизации для этих целей продемонстрирована на примере клопов-триатомид (Ryckman, 1962; Usinger, Wygodzinsky a. Ryckman, 1966), мух-дрозофил (Ehrman, 1962), бабочек рода *Papilio* (Shigeru, 1967) и некоторых других групп животных. Этот метод, однако, возможен лишь в тех группах животных, где отсутствуют морфофизиологические барьеры для спаривания и нет абсолютной генетической несовместимости между исследуемыми видами. В связи с отмеченными ограничениями значительный интерес представляет сравнительное изучение способности к межвидовым скрещиваниям у возможно более широкого круга объектов.

К числу животных, удобных для исследования проблем экспериментальной межвидовой гибридизации, принадлежат иксодойдные клещи (надсем. *Ixodoidea*). Среди иксодовых клещей (сем. *Ixodidae*) методом экспериментальных скрещиваний исследована самостоятельность нескольких видов в родах *Hyalomma* и *Rhipicephalus* (Первомайский, 1951, 1959; Swilich a. Hadani, 1963, 1966). При межвидовых скрещиваниях этих клещей репродуктивная изоляция проявляется в откладке стерильных и нежизнеспособных яиц самками родительского поколения или же в стерильности гибридов первого поколения (F_1). Значительно реже, как например при скрещивании самок *H. anatolicum* с самцами

H. plumbeum (Первомайский, 1959) или самок *R. sanguineus* с самцами *R. secundus* (Swilich a. Hadani, 1966) было получено плодовитое потомство. В то же время при реципрокных скрещиваниях этих же видов были отложены только стерильные яйца. На основании этих опытов был сделан вывод о видовой самостоятельности исследованных видов иксодид, которая наряду с морфологическими и экологическими особенностями проявлялась также и в генетической изоляции.

У аргасовых клещей (сем. *Argasidae*) экспериментальная гибридизация проведена с несколькими видами р. *Ornithodoros*. При скрещивании близких видов *O. coniceps* и *O. capensis*, относимых к подроду *Alectorobius*, гибридное потомство F_1 было фертильным, но процент гибели гибридных яиц был в несколько раз больше, чем у родительских видов (Панова, 1967). Генетические барьеры, препятствующие интрогрессии, были выявлены при скрещивании «крупной» и «мелкой» форм *O. erraticus* из стран Северной Африки и Ближнего Востока, хотя таксономический ранг использованных для скрещиваний популяций клещей остается неясным (Chabaud, 1954).

Наряду с фактами несомненной репродуктивной изоляции между близкими видами орнитодорин приводятся и данные о фертильности потомства при скрещиваниях некоторых видов. К сожалению, в последних работах констатируется лишь факт фертильности гибридов, но не приводятся какие-либо цифровые материалы об их плодовитости и о проценте вылупления личинок из гибридных яиц.

При экспериментальном скрещивании самок североамериканских *O. parkeri* с самцами *O. turicata* гибриды F_1 дали потомство при возвратных скрещиваниях с *O. turicata* (Davis, 1942). Пospelова-Штрoм (1950, 1953) сообщает, что виды подрода *Pavlovskyella* (*O. papillipes*, *O. tartakovskyi*, *O. cholodkovskyi* и *O. verrucosus*) могут скрещиваться в лабораторных условиях, давая плодовитое потомство. От гибридов F_1 были получены еще 2 поколения как при размножении внутри гибридных линий, так и при их скрещивании с родительскими видами. Вместе с тем отмечается нерегулярность яйцекладки и вылупления личинок после межвидовых скрещиваний.

В природе достоверные случаи интрогрессии у близких видов аргасид или находки межвидовых гибридов неизвестны, хотя клещи разных видов в отдельных случаях могут встречаться в одних и тех же микробиотопах.

Из рассмотренных материалов видно, что иксодоидные клещи при межвидовых скрещиваниях обнаруживают различную степень генетической несовместимости, а строение их копулятивного аппарата не препятствует межвидовым спариваниям. Удобными объектами для гибридизации оказались аргасовые клещи и особенно виды р. *Ornithodoros*. Последние достаточно подробно изучены как в таксономическом (Филиппова, 1966), так и в кариологическом (Горощенко, 1962; Oliver, 1966) отношениях, легко разводятся в лабораторных условиях и во многих случаях дают потомство или же откладывают яйца после межвидовых скрещиваний.

Цель настоящего исследования — выяснение способности к межвидовым скрещиваниям у клещей-орнитодорин с целью выяснения особенностей репродуктивной изоляции и функционирования межвидовых изолирующих механизмов у этих животных.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В настоящем сообщении приводятся данные о результатах скрещивания трех видов подрода *Pavlovskyella* Posp.-Shtr. — *O. papillipes* Bir., *O. tartakovskyi* Ol. и *O. verrucosus* Sass. et Fen. Видовая самостоятельность этих клещей не подвергается сомнению, но вместе с тем у них сохранились многие общие морфологические и кариологические особенности. Кариотипы у этих видов весьма сходны ($2n=16$) и представлены 5 парами коротких и 3 парами более длинных хромосом, из которых у самцов одна пара

гетероморфна (XV) (Горощенко, 1962; Филиппова и Горощенко, 1967). *O. papillipes* и *O. tartakovskyi* распространены в республиках Средней Азии и на юге Казахстана, а также в Иране и странах Ближнего Востока. Несмотря на совпадение значительной части ареалов, эти 2 вида биотопически изолированы. Случаи совместного обитания этих клещей в одних и тех же норах редки и отмечены лишь в предгорных районах Таджикистана, Узбекистана и западной Туркмении (Поспелова-Штрот, 1953; Кузубаева, 1961; наши наблюдения). *O. verrucosus* аллопатричен по отношению к 2 первым видам и встречается на территории СССР в Закавказье, на Северном Кавказе и на юге Украины и Молдавии. За пределами СССР его распространение не изучено, но не исключена возможность контакта между этими 3 видами на территории Ирана.

В опытах использованы лабораторные культуры клещей следующего происхождения: *O. papillipes* и *O. tartakovskyi* от особей, собранных в окрестностях г. Ура-Тюбе в северном Таджикистане; *O. verrucosus* от особей, собранных в известняковых террасах по р. Ингулец в Херсонской области. Для скрещиваний брали только заведомо девственных самок, полученных при индивидуальном содержании нимф старших возрастов. Самцы клещей в опытах были от нимф III стадии, самки *O. tartakovskyi* от нимф III, а *O. papillipes* и *O. verrucosus* от нимф III и IV стадий. Особи, предназначенные для скрещивания, сразу же после питания рассаживались попарно, так что в каждой опытной партии было около 30 самок. Контролем служили партии клещей родительских видов. Для каждой партии клещей учитывали количество самок, погибших в первые 3 месяца, не приступив к яйцекладке, количество особей, отложивших яйца, среднее число яиц на 1 яйцекладущую самку, количество кладок, из которых вылупились личинки, и процент вылупления личинок от общего числа отложенных яиц. Клещей содержали при температуре 27° и кормили на белых мышах (личинок), золотистых хомячках и морских свинках (нимф и взрослых) с интервалами в 1—2 месяца.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

После помещения недавно напивавшихся самцов и самок разных видов в пробирки, где клещи находились в тесном контакте, спаривание наблюдалось с первых часов опыта и заканчивалось уже в первые 1—2 суток. В такие же сроки обычно происходит копуляция и у клещей одного вида. Доказательством успешности спариваний служило прикрепление к половому отверстию самки наружной оболочки сперматофора. Кроме того, у трех исследованных видов никогда не наблюдалась откладка яиц девственными самками, так что яйцекладка после их совместного нахождения с самцами может также служить косвенным доказательством спаривания. Последствия межвидовых скрещиваний в зависимости от видовой принадлежности партнеров были различными (табл. 1).

Г и б р и д и з а ц и я *O. verrucosus* с *O. papillipes*. При скрещивании самок *O. verrucosus* с самцами *O. papillipes* яйца отложили лишь 53% от общего числа самок и на одну яйцекладущую особь приходилось 104 яйца. Вылупление личинок произошло в 75% кладок и из 46% отложенных яиц. Самки, не приступившие к яйцекладке, также получили сперматофоры. Они оставались живыми в течение года после спаривания (срок наблюдений), но так и не отложили яиц, несмотря на повторное подкармливание и подсадку к ним новых самцов.

При реципрокном скрещивании этих видов к яйцекладке приступили 93% самок *O. papillipes*, отложивших в среднем 131 яйцо. Личинки вылупились в 93% кладок и из 58% отложенных яиц. Личинки, полученные в обоих типах скрещиваний, были вполне жизнеспособными. Они нормально питались на белых мышах, линяли в нимф и из последних были выведены гибридные самки и самцы при соотношениях полов 1.21 и 0.96 (табл. 2). Отклонения от 1 в данном случае, как и в других опытах, объясняются сравнительно небольшим числом гибридных особей. В то же время

Т а б л и ц а 1
Результаты межвидовых скрещиваний клещей рода *Ornithodoros*

Вид клещей		Самки				Число кладок, давших личинок	Вылупление личинок (в %) от общего числа яиц
самки	самцы	всего в опыте	погибли в 1-е 3 месяца	отложили яйца	среднее число яиц на 1 особь		
<i>O. verrucosus</i>	<i>O. papillipes</i>	30	0	16	104	12	46
<i>O. papillipes</i>	<i>O. verrucosus</i>	30	0	28	131	25	58
<i>O. verrucosus</i>	<i>O. tartakovskiy</i>	30	0	18	98	18	33
<i>O. tartakovskiy</i>	<i>O. verrucosus</i>	22	14	8	123	2	0.8
<i>O. papillipes</i> от нимф IV	<i>O. tartakovskiy</i>	30	0	30	187	30	30
<i>O. papillipes</i> от нимф III	<i>O. tartakovskiy</i>	28	0	28	163	28	61
<i>O. tartakovskiy</i>	<i>O. papillipes</i>	44	36	8	73	2	17
<i>O. papillipes</i>	<i>O. papillipes</i>	30	0	30	175	30	97
<i>O. verrucosus</i>	<i>O. verrucosus</i>	30	1	29	119	29	95
<i>O. tartakovskiy</i>	<i>O. tartakovskiy</i>	30	0	30	143	30	93

присутствие в потомстве обеих полов подтверждает факт оплодотворения яиц одного вида спермиями другого, так как при партеногенетическом развитии потомство иксодойдных клещей состоит из одних самок.

Гибридные самцы и самки от скрещиваний *O. verrucosus* с *O. papillipes* были стерильны как при внутригибридных, так и при возвратных скрещиваниях с особями родительских видов. В различных вариантах опытов с этими гибридами также наблюдалось спаривание клещей и откладка яиц у части самок. Отложенные яйца вскоре гибли и, как правило, не давали личинок (табл. 3). Исключение составило лишь скрещивание гибридных самок с самцами *O. verrucosus*, когда из 1057 отложенных яиц вылупились 6 личинок. Последние были нежизнеспособными, отказались питаться и вскоре погибли.

Т а б л и ц а 2
Соотношение полов в первом гибридном поколении при межвидовых скрещиваниях клещей рода *Ornithodoros*

Вид клещей родительского поколения		Гибридное поколение		
самки	самцы	абсолютное число		самки : самцы
		самок	самцов	
<i>O. papillipes</i>	<i>O. papillipes</i>	1670	1621	1.03
<i>O. verrucosus</i>	<i>O. verrucosus</i>	926	937	0.99
<i>O. tartakovskiy</i>	<i>O. tartakovskiy</i>	1131	1183	0.96
<i>O. verrucosus</i>	<i>O. papillipes</i>	91	75	1.21
<i>O. papillipes</i>	<i>O. verrucosus</i>	232	243	0.96
<i>O. verrucosus</i>	<i>O. tartakovskiy</i>	144	188	0.77
<i>O. papillipes</i>	<i>O. tartakovskiy</i>	277	396	0.70
<i>O. tartakovskiy</i>	<i>O. papillipes</i>	34	8	4.25

Количество яиц в кладках от внутригибридных и возвратных скрещиваний значительно варьировало, а часть самок вообще не приступала к яйцекладке (табл. 3). Гибриды от скрещиваний самок *O. verrucosus* с самцами *O. papillipes* в различных вариантах опытов откладывали близкое к норме число яиц, а гибриды от реципрокных скрещиваний по яйцевой продуктивности значительно уступали родительским видам.

Гибель яиц в опытных сериях не может быть объяснена неблагоприятными для развития внешними условиями и, несомненно, была обусловлена их гибридным происхождением. В контроле яйца родительских видов находились в идентичных условиях, но смертность их не превышала нескольких процентов (табл. 1).

Т а б л и ц а 3
Плодовитость гибридов первого поколения от скрещиваний
O. verrucosus с *O. papillipes* и *O. tartakovskiy*

Родительское поколение	Скрещивания гибридов		Число самок		Среднее число яиц в кладке	Вылупление личинок (в %)
	самки	самцы	всего в опыте	отложили яйца		
Самки	Гибридные	Гибридные	10	1	47	0
<i>O. verrucosus</i>	Гибридные	<i>O. verrucosus</i>	8	8	132	0.6
×	Гибридные	<i>O. papillipes</i>	9	6	153	0
Самцы	<i>O. papillipes</i>	Гибридные	10	2	140	0
<i>O. papillipes</i>	<i>O. verrucosus</i>	Гибридные	10	10	92	0
Самки	Гибридные	Гибридные	8	2	73	0
<i>O. papillipes</i>	Гибридные	<i>O. verrucosus</i>	10	6	43	0
×	Гибридные	<i>O. papillipes</i>	10	8	87	0
Самцы	<i>O. papillipes</i>	Гибридные	10	8	143	0
<i>O. verrucosus</i>	<i>O. verrucosus</i>	Гибридные	12	9	61	0
Самки	Гибридные	Гибридные	10	2	40	0
<i>O. verrucosus</i>	Гибридные	<i>O. tartakovskiy</i>	10	0	0	0
×	Гибридные	<i>O. verrucosus</i>	10	4	155	0
Самцы	<i>O. tartakovskiy</i>	Гибридные	10	6	70	0
<i>O. tartakovskiy</i>	<i>O. verrucosus</i>	Гибридные	8	6	59	0

Г и б р и д и з а ц и я *O. verrucosus* с *O. tartakovskiy*. При скрещивании самок *O. verrucosus* с самцами *O. tartakovskiy* яйца отложили 60% клещей, личинки вылупились во всех кладках, но лишь из 33% отложенных яиц. В 1 кладке было в среднем 98 яиц, что несколько меньше нормального для *O. verrucosus* (табл. 1). Самки, не отложившие яиц, оставались живыми более года. Оне не приступили к яйцекладке несмотря на повторное кровососание и подсадку к ним новых самцов *O. tartakovskiy*. Гибридные личинки были жизнеспособны и от них получены самки и самцы в соотношении 0.77 (табл. 2).

При реципрокном скрещивании большая часть самок *O. tartakovskiy* погибла из-за механических повреждений и разрывов внутренних органов, полученных во время спаривания с самцами *O. verrucosus*. У погибших клещей в большинстве случаев отмечено покраснение ног, происходящее при разрывах стенки кишечника и поступлении находящейся в нем крови в гемоцель. Немногие выжившие самки отложили в среднем по 123 яйца, но вылупление личинок произошло только в 2 кладках, 99.2% отложенных яиц погибли, а несколько вылупившихся личинок были нежизнеспособны и отказались питаться (табл. 1).

Гибриды от самок *O. verrucosus* и самцов *O. tartakovskiy* были стерильными при внутригибридных и возвратных скрещиваниях. В различных возможных типах скрещиваний с гибридами в большинстве случаев отмечена откладка яиц, но кладки были меньше нормальных и все яйца высыхали, не дав личинок (табл. 3).

Г и б р и д и з а ц и я *O. papillipes* с *O. tartakovskiy*. Скрещивание самок *O. tartakovskiy* даже с наиболее мелкими самцами *O. papillipes* в большинстве случаев безрезультатно вследствие гибели клещей первого вида вскоре после спаривания. Гибель самок была, как и в случае их спаривания с самцами *O. verrucosus*, вызвана разрывами внутренних органов при копуляции вследствие значительного несоответствия размеров мужского и женского копулятивных аппаратов.

Немногие выжившие после спаривания самки *O. tartakovskiy* отложили в среднем по 73 яйца, что было значительно меньше нормального для материнского вида (табл. 1). Личинки вылупились в 2 кладках и от 17%

отложенных яиц. Многие из личинок отказались питаться, так что в данном типе скрещиваний удалось получить всего 34 гибридных самки и 8 самцов (табл. 2). Несмотря на малую численность гибридного поколения, очень сильное уменьшение количества особей гетерогаметного пола, который у аргазид представлен самцами, вероятно, можно объяснить генетическими факторами, а не случайным отклонением. Однако для окончательного решения этого вопроса требуются специальные исследования.

Гибридные особи были стерильны в любых типах скрещиваний. После спаривания их между собой или с самками и самцами родительских видов часто наблюдалась откладка яиц, но никогда не было вылупления личинок.

Т а б л и ц а 4
Плодовитость гибридов первого поколения от скрещиваний самок *O. papillipes* с самцами *O. tartakovskiy*

Скрещивания гибридов		Количество самок			Среднее число яиц в кладке	Число кладок, давших личинок	Вылупление личинок (в %)
самки	самцы	всего в опыте	отложили яйца	погибли			
Гибридные	Гибридные	10	10	0	192	6	29
Гибридные	<i>O. papillipes</i>	10	8	0	178	4	22
Гибридные	<i>O. tartakovskiy</i>	10	10	0	204	2	17
<i>O. papillipes</i>	Гибридные	10	10	0	181	10	34
<i>O. tartakovskiy</i>	Гибридные	10	3	7	106	0	0

Наиболее успешным оказалось скрещивание самок *O. papillipes* с самцами *O. tartakovskiy*. В двух вариантах опытов самки клещей, происшедшие от нимф III и IV стадий, отложили нормальное количество яиц, и в дальнейшем во всех кладках произошло вылупление личинок. Однако гибель на фазе яйца, как и в предыдущих опытах, была очень высокой (39 и 70%). Гибридные личинки были жизнеспособны, нормально питались на белых мышах и от них было получено большое количество самок и самцов с соотношением полов 0.7 (табл. 1 и 2).

В отличие от остальных вариантов межвидовых скрещиваний гибриды первого поколения от самок *O. papillipes* и самцов *O. tartakovskiy* оказались фертильными как при скрещиваниях между собой, так и с родительскими видами (табл. 4). Исключением был лишь случай скрещивания самок *O. tartakovskiy* с гибридными самцами, где 7 самок погибло от повреждений при спаривании, а в трех кладках оставшихся в живых не было вылупления личинок. В остальных 4 вариантах скрещиваний было получено большое количество жизнеспособных личинок, развившихся в самцов и самок. Последние также были фертильными. Однако несмотря на получение второго гибридного поколения, несомненно что межвидовые гибриды были генетически дефектны. Последнее обнаружилось в очень высокой гибели яиц, полученных от скрещиваний гибридов между собой или с родительскими видами (от 66 до 83%).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты экспериментальной гибридизации трех близких видов клещей-орнитодорин подрода *Pavlovskyella* не вызывают сомнения в существовании между ними генетической несовместимости. При скрещивании *O. verrucosus* с *O. papillipes* или *O. tartakovskiy* она проявляется в полной стерильности гибридов первого поколения, что исключает возможность интрогрессии у этих клещей в природе. У *O. papillipes* и *O. tartakovskiy* генетическая несовместимость лишь частичная. Гибридное потомство этих клещей фертильно, хотя по плодовитости значительно уступает

родительским видам. По-видимому, хорошо сбалансированные генотипы этих видов клещей при объединении в гибридном потомстве дают менее совершенные комбинации. Дефектность последних проявляется в различных нарушениях морфофизиологических процессов развития и связанной с ними высокой смертности яиц. Можно предположить, что и выжившие клещи гибридного происхождения менее жизнеспособны по сравнению с родительскими особями и не могут выжить в естественных условиях.

Наши опыты не подтверждают данные Поспеловой-Штром (1950, 1953) о легкости скрещивания и плодовитости межвидовых гибридов в подроде *Pavlovskyella*. Еще менее убедительным кажется мнение того же автора о возможности существования гибридных популяций *O. papillipes* и *O. tartakovskyi* в природе. До сих пор, несмотря на массовые сборы этих клещей, никем не описаны их естественные гибриды. Существование популяций с уклоняющимися или промежуточными признаками гораздо проще объяснить весьма высокой внутривидовой изменчивостью, а не процессами межвидовой интрогрессии.

Природные популяции трех исследованных видов клещей, несомненно, репродуктивно изолированы. В то же время степень генетической несовместимости между ними оказалась неодинаковой. *O. papillipes* и *O. tartakovskyi*, судя по фертильности их гибридного потомства, ближе друг к другу, чем каждый из них к *O. verrucosus*. Первые 2 вида симпатричны, так что отсутствие между ними интрогрессии возможно при наличии совершенных изолирующих механизмов. Репродуктивная изоляция, по-видимому, в рассматриваемом случае поддерживается экологическими и этологическими механизмами. Последние предотвращают нежелательное для видов расхождение гамет на создание нежизнеспособного гибридного потомства.

Мы разделяем мнение, что генетическая несовместимость не является первичным механизмом генетической изоляции, а возникает в процессе уже далеко зашедшего эволюционного обособления видов, их прогрессирующей морфофизиологической и биохимической дифференцировки. У исследованных видов генетическая несовместимость выступает в роли изолирующего механизма лишь в крайнем случае, когда «не срабатывают» экологические и этологические механизмы межвидовой репродуктивной изоляции. Подобная ситуация, в частности, искусственно создается при межвидовой экспериментальной гибридизации.

Представляет интерес обнаруженное в наших опытах отсутствие корреляции между морфологическим сходством кариотипов клещей и их способностью давать межвидовые гибриды. При одинаковом числе хромозом среди исследованных видов р. *Ornithodoros* кариотипы *O. verrucosus* и *O. tartakovskyi* обладают большим морфологическим сходством между собой, чем с *O. papillipes*, тогда как при их скрещивании результаты оказываются противоположными. Последнее, как нам кажется, требует определенной осторожности при оценке филогенетических отношений близких видов на основании одного морфологического сравнения кариотипов без параллельного генетического анализа методом скрещиваний.

ВЫВОДЫ

1. От клещей *O. verrucosus* при скрещиваниях с *O. papillipes* и *O. tartakovskyi* были получены самцы и самки гибридного F_1 , которые оказались стерильными при внутригибридных и возвратных скрещиваниях.
2. Самцы и самки гибридного F_1 от скрещивания самок *O. papillipes* с самцами *O. tartakovskyi* были фертильны, но плодовитость их значительно ниже, чем у родительских видов.
3. Межвидовая генетическая несовместимость проявлялась в зависимости от типов скрещиваний в полной или частичной гибели яиц гибридного происхождения.

4. При скрещиваниях мелких самок *O. tartakovskyi* со значительно превышающих их размерами тела самцами *O. verrucosus* или *O. papillipes* большая часть особей первого вида гибла от повреждений, полученных во время спаривания.

5. Предполагается, что природные популяции исследованных видов клещей-орнитодорин репродуктивно изолированы благодаря совместному действию нескольких типов изолирующих механизмов.

Л и т е р а т у р а

- Г о р о ш е н к о Ю. Л. 1962. Кариотипы аргасовых клещей фауны СССР в связи с их систематикой. Цитол., 4 (2) : 137—149.
- К у з ы б а е в а Х. 1961. Материалы по заселенности нор клещами — переносчиками клещевого возвратного тифа в Голодной степи. Узбекск. биол. журн., 5 : 78—82.
- М а й р Э. 1968. Зоологический вид и эволюция. Изд. «Мир», М. : 1—598.
- П а н о в а И. В. 1967. Об экспериментальной гибридизации клещей подрода *Alectrolobius* (Argasidae, Ixodoidea). Паразитол., 1 (6) : 495—501.
- П е р в о м а й с к и й Г. С. 1951. Межвидовая гибридизация иксодовых клещей в экспериментальных условиях. В кн.: Доклады на третьих ежегодных чтениях памяти Н. А. Холодковского. Изд. АН СССР, М.—Л. : 17—27.
- П е р в о м а й с к и й Г. С. 1959. Экспериментальная гибридизация Ixodoidea (Acarina). Сообщение II. В кн.: Доклады на девятом и десятом ежегодных чтениях памяти Н. А. Холодковского. Изд. АН СССР, М.—Л. : 29—38.
- П о с п е л о в а - Ш т р о м М. В. 1950. Гибридизация у клещей семейства Argasidae. Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 19 (6) : 514—519.
- П о с п е л о в а - Ш т р о м М. В. 1953. Клещи-орнитодорины и их эпидемиологическое значение. Медгиз, М. : 1—236.
- Ф и л и п п о в а Н. А. 1966. Аргасовые клещи (Argasidae). Фауна СССР. Паукообразные. Изд. «Наука», М.—Л. : 1—251.
- Ф и л и п п о в а Н. А. и Г о р о ш е н к о Ю. Л. 1966. Данные сравнительной морфологии и кариологии в обосновании различных таксономических единиц у аргасовых клещей. В сб.: Первое акарологическое совещание. Тез. докл. Изд. «Наука», М.—Л. : 217—218.
- Ш в а р ц С. С. 1969. Эволюционная экология животных. Тр. Инст. экол. растений и животных, Свердловск, 65 : 1—200.
- A n d e r s o n E. 1953. Introgressive hybridization. Biol. rev., 28 (4) : 280—307.
- C h a b a u d A. G. 1954. L'Ornithodoros erraticus (Lucas, 1849) multiplicité des races. Ann. parasitol. hum. et comp., 29 (1—2) : 89—130.
- C o u s i n G. 1967. Quelques points de vue sur l'hybridization chez les animaux. Bull. soc. zool. France, 92 (2) : 441—485.
- C w i l i c h R. and H a d a n i A. 1963. Interspecific hybridization of ticks of the genus Hyalomma. Acta tropica, 20 (2) : 178—180.
- C w i l i c h R. a. H a d a n i A. 1966. Experiments on interspecific hybridization in the genera Rhipicephalus and Hyalomma. Proc. 1 intern. congr. parasitol., II, Rome : 1038—1039.
- D a v i s G. E. 1942. Species unity or plurality of the relapsing fever spirochetes. Publ. Amer. assoc. advan. science, 18 : 41—47.
- E h r m a n L. 1962. Hybrid sterility as an isolating mechanism in the genus Drosophila. Quart. rev. biol., 37 (4) : 279—302.
- O l i v e r J. H. 1967. Cytogenetics of Acarines. В кн.: Genetics of insect vectors of diseases. Amsterdam—London—N. Y., Elsevier Publ. comp. : 417—439.
- R e m i n g t o n C. L. 1968. Suture zones of hybrid interaction between recently joined biotas. Evol. biology, 2 : 321—428.
- R y c k m a n R. E. 1962. Biosystematics and hosts of the Triatoma protracta complex in North America (Hemiptera: Reduviidae). Univ. Californ. Publ. Entomol., 27 (2) : 93—240.
- S h i g e r u A. A. 1967. Taxonomic study of genus Papilio through interspecific hybridization (Lepidoptera). Bull. Nat. inst. scien. India, 34 : 60—70.
- U s i n g e r R. L., W y g o d z i n s k y P. a. R y c k m a n R. E. 1966. The biosystematics of Triatominae. Ann. rev. entomol., 11 : 309—330.

EXPERIMENTAL INTERSPECIFIC HYBRIDIZATION
BETWEEN ORNITHODOROS PAPILLIPES, O. TARTAKOVSKYI
AND O. VERRUCOSUS

Ju. S. Balashov

S U M M A R Y

Interspecific hybridization was conducted experimentally between *O. papillipes*, *O. tartakovskyi* and *O. verrucosus* whose parental individuals had been collected in northern Tajikistan (2 first species) and southern Ukraina. The crossing of *O. verrucosus* with *O. papillipes* and *O. tartakovskyi* yielded sterile progeny. Females of *O. papillipes* being crossed with males of *O. tartakovskyi* gave fertile hybrid F₁. The fecundity of the latter in intrahybrid and back crossings was much lower as compared with parental species. In crossing females of *O. tartakovskyi* with males of *O. verrucosus* and *O. papillipes* most of individuals of the former died from mechanical damage caused by the disproportion of genitalia in mating. Genetical incompatibility was recognized depending on the type of crossing in complete or partial death of eggs of hybrid origin. It was suggested that natural populations of allied species of the genus *Ornithodoros* are isolated reproductively due to the joint action of various isolating mechanisms.
