

УДК 576.895.421 : 591.4

© 1991

КОРРЕЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОМЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ У ЧЕТЫРЕХ ВИДОВ ИКСОДОВЫХ КЛЕЩЕЙ (IXODIDAE)

О. В. Волцит

Проведен корреляционный анализ 10 морфометрических признаков у 3 видов рода *Dermacentor* и *Ixodes persulcatus* отдельно для каждой фазы и пола. Всего вычислено 900 коэффициентов корреляции. Показано, что половые различия в размерах органов твердого скелета возникают за счет независимого развития признаков внутри женской линии: чем менее жесткие связи между признаками, тем по большему количеству признаков проявляются половые различия. На основании сопоставления коэффициентов корреляции и вариации обсуждается функциональное значение признаков.

Проведенный нами (Волцит, 1991) анализ аллометрических кривых у 3 видов рода *Dermacentor*: *D. nuttalli*, *D. niveus*, *D. ushakovae* и у *Ixodes persulcatus* не дал ответа на вопрос, за счет чего возникают в онтогенезе различия в размерах особей разных полов. В многочисленных работах, посвященных аллометрии у позвоночных животных, указывается, что чаще всего индивидуальные, популяционные и даже видовые морфологические различия возникают как следствие разницы скоростей роста частей и органов организма (Мина, Клевезаль, 1976; Паавер, 1976). Гетерономный рост частей организма отличается по константам роста: размерам закладки, скорости роста, длительности роста. При этом в онтогенезе изменяется не только абсолютная и относительная величина признаков и степень их вариабельности, но также и взаимосвязь с другими признаками. Во многих работах показано, что зачастую гетерономный рост разных органов нарушает корреляции между их размерами (Колосова, 1973; Паавер, 1976).

Поскольку в применении к иксодовым клещам мы не можем судить ни о скорости роста как такового, ни о его длительности, а с помощью аллометрических кривых лишь фиксируем изменения относительных размеров органов после линьки (Волцит, 1991), был проведен корреляционный анализ признаков для выяснения способов возникновения половых различий в размерах. Путем сопоставления коэффициентов корреляции и вариации признаков предполагалось выявить наиболее стабильные и независимые признаки, которые обычно считаются наиболее функционально значимыми (Берг, 1964; Яблоков, 1987).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Морфометрический анализ проведен на всех фазах у 3 видов рода *Dermacentor* и у *Ixodes persulcatus*. Для каждого вида проанализирована изменчивость 10 признаков в 5 группах: личинки, нимфы женские, нимфы мужские, самки и самцы. Методика изучения изменения признаков последовательно от фазы к фазе на одной выборке особей описана ранее (Волцит,

1991). Обработка статистических данных проведена по стандартной методике. Всего вычислено 900 коэффициентов корреляции. Внутри каждой однородной (вид, фаза развития, пол) группы для каждого признака вычислены средние значения коэффициента корреляции. При этом суммировались не абсолютные значения коэффициентов корреляции, а значения с их знаком. Поскольку в данном случае отрицательные коэффициенты близки к нулю, такой способ позволяет погасить близкие к нулю коэффициенты с противоположными знаками и тем самым резче выявить отсутствие корреляции (Берг, 1964).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Сначала была предпринята попытка выявить корреляционные плеяды. С одной стороны, они вроде бы и существуют, поскольку у всех видов на каждой фазе выявляются признаки, связанные между собой самыми высокими для данной группы коэффициентами. С другой стороны, анализ признаков, образующих плеяды, показал, что они настолько разные не только у разных видов, но и внутри одного вида на разных фазах и у разных полов, что почти нет возможности найти одинаковые связи при сравнении однородных групп. Невозможно найти и какое-то приемлемое функциональное объяснение этим «плеядам». Видимо, это объясняется тем, что все взятые нами для анализа признаки принадлежат к одной корреляционной плеяде. Как считает Берг (1964), предпосылку для возникновения корреляционных плеяд создает специализация функций. Выбранные нами признаки — размеры скутума, гнатосомы и ее придатков, размер I лапки и медиального шипа на I коксах — характеризуют органы, которые все вместе обеспечивают продвижение клеща в шерсти хозяина, закрепление на теле хозяина и процесс кровососания (Померанцев, 1937, 1948), т. е. совместно обеспечивают комплекс взаимосвязанных функций. В связи с этим интересно сравнение степени изменчивости изученных морфологических признаков с точки зрения их относительной функциональной важности. Коэффициент вариации признака обычно связывают с его влиянием на функциональную значимость данного органа (Берг, 1964; Яблоков, 1987). Яблоков предложил сопоставлять изменчивость размерных признаков, сравнивая их положение в потоке изменчивости. При этом на график наносятся значения коэффициентов вариации всех сравниваемых признаков, ранжированных по абсолютной величине среднего арифметического значения. Образуется определенная зона разброса значений, называемая потоком изменчивости. Положение признака в потоке изменчивости указывает на его относительную функциональную важность. Наиболее функционально важные признаки располагаются на нижней границе потока изменчивости, высокоизменчивые признаки оказываются функционально менее важными. На рис. 1—4 приведены потоки изменчивости для всех фаз изученных видов, из которых видно, что у личинок всех видов наименее изменчивые признаки в основном совпадают: ширина гнатосомы, длина гнатосомы, длина и ширина скутума, длина пальп у видов *Dermacentor* и длина гипостома у *I. persulcatus*. Такое сходство, видимо, объясняется сходством паразитических связей личинок: личинки всех этих видов питаются обычно на мелких млекопитающих. Интересно сравнение данных, полученных нами при анализе изменчивости особей из потомства одной самки, с аналогичными данными по изменчивости тех же структур в выборках из природных популяций. Так, у личинок *I. persulcatus* в выборках из 6 географических точек наименее изменчивыми признаками оказались также длина и ширина гнатосомы, длина гипостома и длина I лапки (Филиппова, Другова, 1985). У личинок *D. marginatus*, *D. niveus* и *D. ushakovae* из природных популяций коэффициенты вариации длины скутума, ширины гнатосомы также оказались наименьшими (Филиппова и др., 1986; Филиппова, Панова, 1988). У этих видов, однако, могут

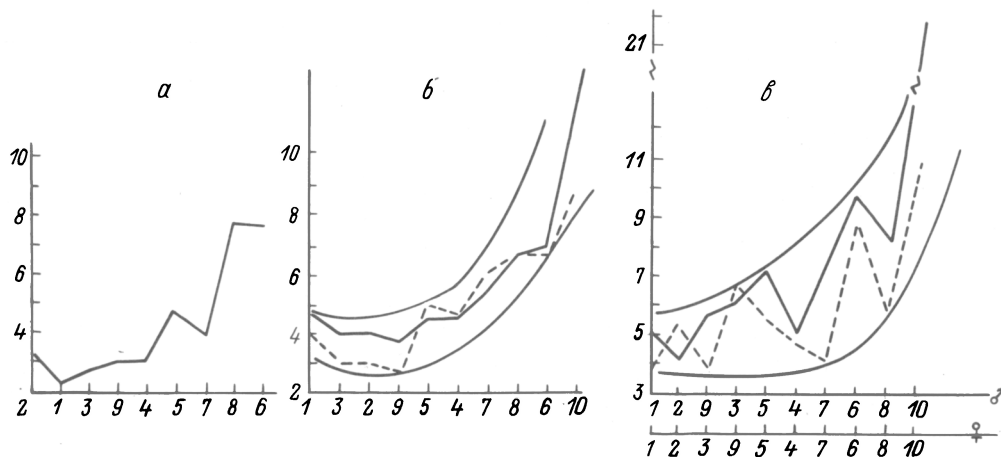


Рис. 1. Потoki изменчивости морфометрических признаков *Ixodes persulcatus*.

a — личинки; *b* — нимфы; *v* — имаго, сплошная линия — самцы, штриховая — самки; по оси ординат — коэффициент вариации (%); по оси абсцисс — номера признаков: 1 — длина скутума, 2 — ширина скутума, 3 — длина гнатосомы, 4 — ширина гнатосомы, 5 — длина II—III члеников пальп, 6 — ширина пальп, 7 — длина гипостома, 8 — ширина гипостома, 9 — длина I лапки, 10 — длина медиального шипа I коксы.

Fig. 1. Flows of variability of morphometric characters in *Ixodes persulcatus*.

наблюдаться значительные отличия в степени изменчивости одной и той же структуры у популяций из разных географических точек.

На нимфальной фазе *I. persulcatus* наименее изменчивые признаки совпадают у особей разных полов (рис. 1): длина гнатосомы, ширина гнатосомы, ширина скутума, длина I лапки. У нимф *I. persulcatus* из разных точек ареала наименьшие коэффициенты вариации наблюдались также для длины и ширины гнатосомы и длины I лапки (Филиппова, Другова, 1985). С одной стороны, это можно объяснить, видимо, одинаковым типом питания нимф обоих полов, с другой стороны, понятно, почему эти признаки оказываются более функционально значимыми. При паразитировании на млекопитающих с густым мехом тело клещей приобретает обтекаемую форму и хоботок становится

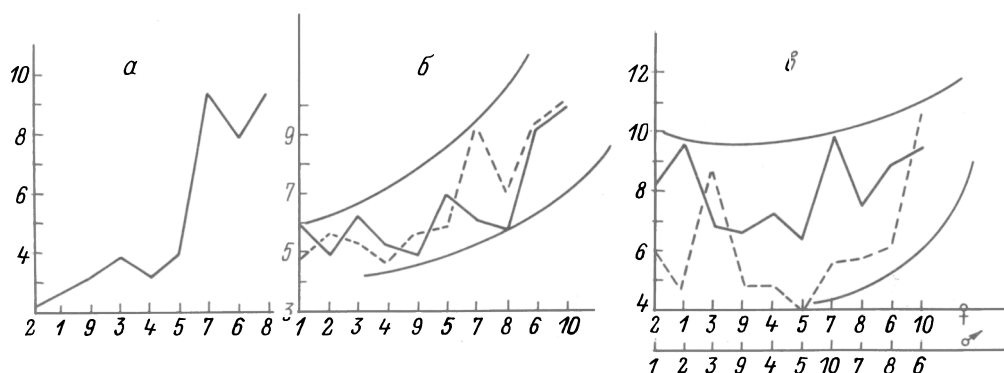


Рис. 2. Потoki изменчивости морфометрических признаков *Dermacentor niveus*.

Обозначения такие же, как на рис. 1.

Fig. 2. Flows of variability of morphometric characters in *Dermacentor niveus*.

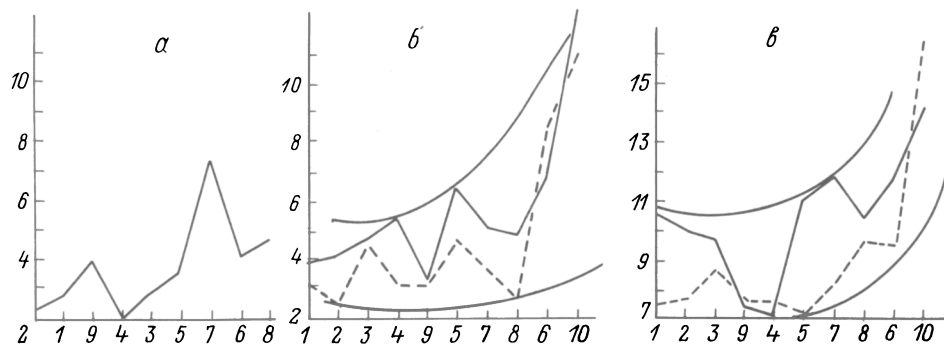


Рис. 3. Потоки изменчивости морфометрических признаков *Dermacentor ushakovae*.
Обозначения такие же, как на рис. 1.

Fig. 3. Flows of variability of morphometric characters in *Dermacentor ushakovae*

длинным (Померанцев, 1948). У самок *I. persulcatus*, помимо указанных, менее изменчивыми еще оказываются ширина гипостома и длина пальп, а у самцов, наоборот, — слабо изменчивых признаков становится меньше, что можно объяснить обычной афагией самцов этого вида.

У изученных видов *Dermacentor* у женских нимф наименее изменчивыми оказываются ширина гнатосомы, длина пальп, ширина гипостома (рис. 2—4). Ширина гнатосомы и длина пальп также слабо изменчивы и у взрослых самок. Очевидно, что ширина гнатосомы нимф рода *Dermacentor* имеет существенное значение для закрепления клеща в шерсти хозяина: зажимание волос происходит между передними выступами I кокс и боковыми выступами гнатосомы (Померанцев, 1937, 1948). У взрослых *Dermacentor* гнатосома не имеет боковых выступов, функция их переходит к дорсальным корнуа и аурикулам, что требует жесткой подгонки этого механизма, т. е. малой вариабельности ширины гнатосомы. Длина пальп, видимо, имеет существенное значение в придании хоботку более заостренной формы. У мужских особей *Dermacentor* изменчивость рассмотренных признаков выше и у нимф, и у взрослых клещей, однако наименее изменчивыми остаются те же признаки — длина и ширина гнатосомы. Имеющиеся данные по изменчивости размеров

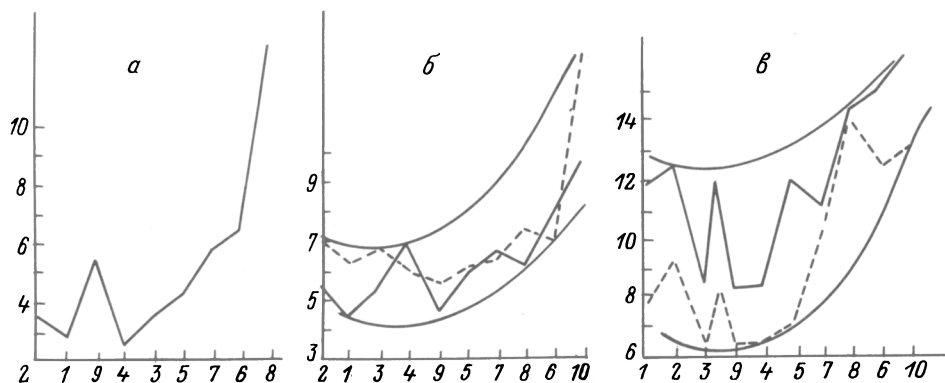


Рис. 4. Потоки изменчивости морфометрических признаков *Dermacentor nuttalli*.
Обозначения такие же, как на рис. 1.

Fig. 4. Flows of variability of morphometric characters in *Dermacentor nuttalli*.

скутума, гнатосомы, лапки I у нимф *D. niveus* из природных популяций (Филиппова и др., 1981) показывают, что наименее вариабельными оказываются также длина и ширина гнатосомы и длина I лапки.

Наиболее изменчивый признак на всех фазах развития у всех изученных видов — длина медиального шипа I коксы. С одной стороны, это объясняется крайне малыми размерами этого органа по сравнению с другими. Известно, что вариабельность органов с меньшими размерами всегда выше, чему дается объяснение в статье Егорова (1969). С другой стороны, возможно, это определяется тем, что рассматриваемый признак подвергается отбору только в связи с одной функцией (с помощью шипов на I коксах осуществляется закрепление в шерсти хозяина), тогда как остальные рассмотренные органы участвуют в целом комплексе функций.

Как считает Берг (1964), в тех случаях, когда отбор осуществляется многими функциями, каждая из которых требует своего размера и своей меры стабильности, признаки связаны между собой корреляциями средней жесткости, что в основном мы и наблюдаем у изученных видов. Так, если бы наиболее функционально важные признаки, т. е. слабо изменчивые, выполняли бы свои строго специфические функции, это привело бы к жесткому стабилизирующему отбору по этим признакам и выработало бы их независимость, т. е. малые коэффициенты корреляции. Однако те признаки, которые были отмечены как наименее изменчивые, связаны с другими средними или даже относительно большими коэффициентами корреляции (рис. 5), что подтверждает их совместное и взаимосвязанное участие в комплексе функций. Одновременное сопоставление коэффициентов корреляции и вариации рассмотренных признаков выявило еще одну интересную особенность. На рис. 5 в виде скаттер-диаграммы приведены средние значения коэффициентов корреляции каждого признака у личинок, нимф разных полов и половозрелых самцов и самок в соответствии с коэффициентами вариации этих признаков. Как видно из рис. 5, коэффициенты корреляции признаков у личинок всех видов *Dermacentor* близки к нулю и образуют довольно компактные группы в области низких значений коэффициентов вариации. Исключение составляет только 10-й признак, о чем уже было сказано раньше. Коэффициенты корреляции признаков мужских нимф за небольшим исключением у всех видов *Dermacentor* также лежат в одной области: $0.25 < r < 0.55$ и $3\% < cv < 8\%$. Однако в расположении коэффициентов корреляции у женских нимф наблюдаются существенные различия между видами (рис. 5). Так, у *D. nuttalli* коэффициенты корреляции женских нимф очень высокие ($0.55 < r < 0.80$), у *D. ushakovae* — очень низкие ($0.1 < r < 0.4$) и даже ниже, чем у мужских нимф, а у *D. niveus* — промежуточные, и область их расположения на скаттер-диаграмме полностью совпадает с областью расположения коэффициентов корреляции мужских нимф. Интересно сопоставление этих различий со степенью проявления полового диморфизма у нимф этих видов. Так, у нимф *D. nuttalli* половые различия обнаружены лишь по одному признаку, у нимф *D. niveus* — по двум и у нимф *D. ushakovae* — по трем (Волцит, 1991), т. е. чем ниже коэффициенты корреляции признаков у женских нимф при том, что у мужских нимф они остаются стабильными, тем по большему количеству признаков проявляются половые различия.

На половозрелой фазе виды *Dermacentor* располагаются в ряд в несколько ином порядке. Так, у *D. nuttalli* и *D. ushakovae* коэффициенты корреляции признаков самцов и самок расположены довольно высоко, области их расположения частично перекрываются (рис. 5). Половой диморфизм у взрослых особей *D. nuttalli* наблюдается по 4 изученным признакам, у *D. ushakovae* — по 5. У самцов *D. nuttalli* коэффициенты корреляции могут быть даже в среднем чуть ниже, чем у *D. ushakovae*, видимо, как бы компенсируя очень жесткие связи на нимфальной фазе, чтобы стало возможным различное развитие сам-

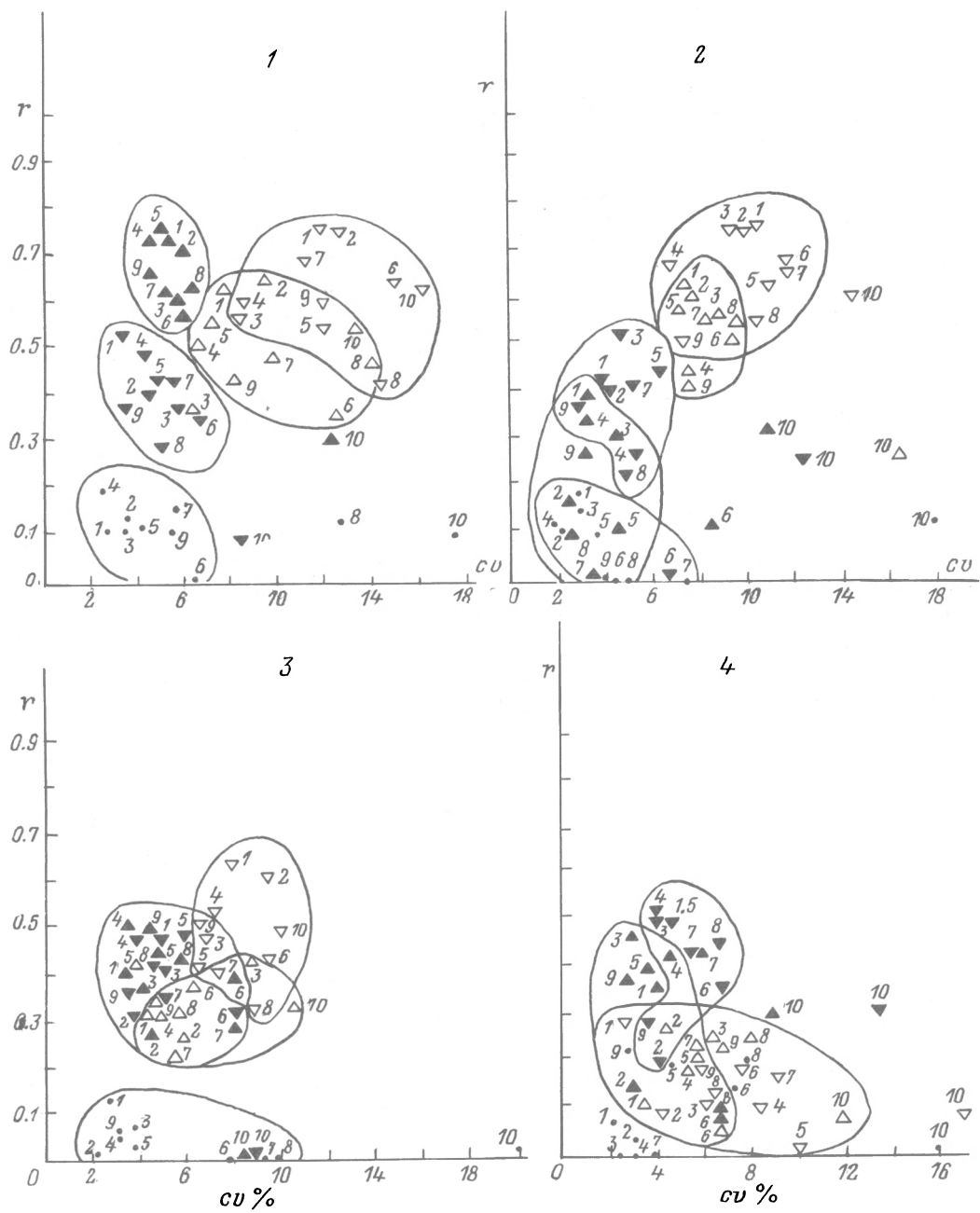


Рис. 5. Соотношение коэффициентов корреляции (r) и коэффициентов вариации (cv %) морфометрических признаков.

1 — *D. nuttalli*; 2 — *D. ushakovae*; 3 — *D. niveus*; 4 — *Ixodes persulcatus*. Точки — признаки личинок; темные треугольники вершиной вверх — женские нимфы, вершиной вниз — мужские нимфы, светлые треугольники вершиной вверх — самки, вершиной вниз — самцы. Номера признаков см. на рис. 1.

Fig. 5. Flows of relation between correlation coefficients (r) and variability coefficients (cv %) of morphometric characters.

цов и самок. У *D. niveus* половой диморфизм на взрослой фазе отмечен по 7 признакам, и коэффициенты корреляции у самцов и самок здесь много ниже (рис. 5).

Таким образом, получается, что разница в размерах органов твердого скелета у нимф и взрослых клещей разных полов достигается за счет независимого (раскоррелированного) развития признаков у женских особей. В мужской линии развития на соответствующих фазах у изученных видов рода *Dermacentor* коэффициенты корреляции признаков близки и постоянно возрастают от фазы к фазе. В то же время изменчивость признаков у мужских особей значительно выше, чем у женских, и на нимфальной, и на взрослой фазах. Как показано в работе Берг (1964), чем шире размах изменчивости признака и чем большими коэффициентами корреляции связаны размеры признака с размерами организма, тем менее эффективен отбор по данному признаку. В нашем случае слабая эффективность отбора по размерным признакам у самцов рода *Dermacentor* легко объяснима их типом питания. У женских особей, наоборот: коэффициенты корреляции у взрослых самок могут быть даже ниже, чем у нимф. Это свидетельствует о возрастании давления отбора на размеры органов твердого скелета самок от фазы к фазе, что связано с их гипертрофическим питанием.

Рассмотрим теперь корреляционные связи признаков *I. persulcatus*. Коэффициенты корреляции у личинок этого вида в среднем чуть выше, чем у личинок рода *Dermacentor* (рис. 5). Коэффициенты корреляции мужских нимф расположены в тех же пределах, что и у рода *Dermacentor*. Коэффициенты корреляции женских нимф довольно сильно разбросаны, но в основном расположены ниже, чем у мужских, сходно с *D. ushakovae*. Напомним, что нимфы разных полов *I. persulcatus* достоверно отличаются по всем 10 признакам. Интересно, что коэффициенты корреляции у взрослых как самок, так и самцов этого вида ниже, чем у нимф, и расположены на уровне таковых личинок, только коэффициенты вариации у взрослых особей выше. Это соответствует тому, что половые различия у имаго *I. persulcatus* также проявляются по всем признакам. Основное отличие от видов рода *Dermacentor* состоит в том, что у половозрелых самцов коэффициенты корреляции также значительно ниже, чем у нимф. Это, видимо, говорит о том, что у *I. persulcatus* в отличие от *Dermacentor* размеры органов твердого скелета подвергаются отбору, только не в связи с функцией питания и закрепления на хозяине, а в связи с их участием в процессе копуляции. Средние значения коэффициентов корреляции признаков у взрослых клещей всех видов отражают, как уже было сказано, компромисс между разнонаправленными действиями отбора по нескольким функциям. Сами по себе половые различия в размерах тела и органов твердого скелета у нимф иксодовых клещей, очевидно, неадаптивны, так как тип питания нимф разных полов абсолютно не отличается. Здесь наблюдается как бы преадаптация к половозрелой фазе, где морфологические отличия, безусловно, являются адаптациями.

Список литературы

- Берг Р. Л. Корреляционные плеяды и стабилизирующий отбор // Применение математических методов в биологии. Вып. 3. Л., 1964. С. 23—60.
- Волцит О. В. Относительное изменение величины органов твердого скелета в онтогенезе некоторых видов иксодовых клещей // Паразитология. 1991. Т. 25, вып. 2. С. 138—146.
- Егоров Ю. Е. Диапазон изменчивости и его связь с абсолютной величиной признака и формообразовательными процессами // Журн. общ. биол. 1969. Т. 30, № 6. С. 658—663.
- Колосова Л. Д. К вопросу о дивергенции корреляционных плеяд (на примере 12 видов веролик) // Журн. общ. биол. 1973. Т. 34, № 1. С. 58—65.
- Мина М. В., Клевезаль Г. А. Рост животных. М., 1976. 291 с.
- Павер К. Л. Вопросы синтетического подхода к биоморфологии. Таллинн, 1976. 256 с.

- Померанцев Б. И. О паразитических адаптациях у Ixodoidea (Acarina) // Изв. АН СССР. 1937. № 4. С. 1423—1436.
- Померанцев Б. И. К построению системы Ixodoidea // Паразитол. сб. Л. 1948. Т. 9. С. 13—38.
- Филиппова Н. А., Панова И. В., Гребенюк Р. В. К диагностике видов рода *Dermacentor* Koch Средней Азии по нимфальной фазе (Ixodidae) // Паразитология. 1981. Т. 15, вып. 5. С. 441—450.
- Филиппова Н. А., Другова Е. В. Индивидуальная изменчивость // Таежный клещ. Л.: Наука, 1985. С. 173—174.
- Филиппова Н. А., Панова И. В., Гребенюк Р. В. К диагностике видов рода *Dermacentor* Koch Средней Азии по личиночной фазе (Ixodidae) // Паразитология. 1986. Т. 20, вып. 2. С. 89—98.
- Филиппова Н. А., Панова И. В. Описание личинки и нимфы иксодового клеща *Dermacentor ushakovae* // Паразитология. 1988. Т. 22, вып. 2. С. 122—132.
- Яблоков А. В. Популяционная биология. М., 1987. 303 с.

Зоологический музей МГУ

Поступила 10.04.1990

THE CORRELATION VARIABILITY OF THE MORPHOMETRIC CHARACTERS
OF FOUR SPECIES OF THE TICKS (IXODIDAE)

O. V. Voltzit

Key words: Ixodidae, correlation coefficient, sexual dimorphism, male and female nymphs

S U M M A R Y

Correlation analysis of 10 characters was run in three species of *Dermacentor*, *D. nuttalli*, *D. ushakovae*, *D. niveus*, and in *Ixodes persulcatus*, separately for each phase and sex. Correlation coefficients are very low in larvae of all species. In male nymphs correlation coefficients are on the same level in all species while the correlation coefficient level in female nymphs reflects the degree of independence of the development of characters. This defines the degree of manifestation of sexual dimorphism at the nymphal phase: the more rigid the connections between the characters, the less number of characters shows sexual differences. At the phase of imago the lowest correlation coefficients are in *I. persulcatus*. This species displays most distinct differences in the morphology of females and males. On the basis of comparison of correlation and variability coefficients the functional role of the characters is discussed.
