

УДК 576.895.421 : 591

**ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ  
ПОЛОВОЗРЕЛОЙ ФАЗЫ IXODES RICINUS (IXODIDAE)  
В ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ АРЕАЛА**

© Н. А. Филиппова, И. В. Панова

Изучена географическая изменчивость половозрелой фазы европейского лесного клеща *Ixodes ricinus* из 7 географических точек восточной части ареала. У каждого из полов первоначально статистической оценке подвергнуто 30 признаков, из которых для характеристики географической изменчивости отобрано 5 соответствующих у самки и самца морфометрических признаков и 5 их индексов, имеющих достоверные отличия. Степень различия между выборками оценена методом многомерного шкалирования. Все исходные морфометрические данные хранятся в базе данных в ЗИН РАН.

---

Вопросы о географической изменчивости и внутривидовой таксономической структуре европейского лесного клеща *Ixodes ricinus* (L., 1758) остаются открытыми.

Западно-палеарктический дизъюнктивный ареал *I. ricinus* связан в основном с неморальными и осветленными смешанными равнинными и горными лесами. Он охватывает почти всю Европу, оставляя за пределами лишь северные, северо-восточные, юго-западные и юго-восточные ее оконечности; дизъюнктивное пятно имеется в горных лесах Крыма (после перерыва в степной зоне южной Украины), а за пределами восточной границы известны разобщенные единичные находки в основном на южном Урале. Большая дизъюнктивная область (после перерыва в степной зоне: южная Украина – междуречье Дона и Нижней Волги) охватывает соответствующие природные пояса Большого и Малого Кавказа, западную и восточную части Малоазиатского нагорья, Талышские горы, хребты Богровдаг и Эльбурс. Единичные находки известны из Западного Копетдага. Наконец, небольшое дизъюнктивное пятно имеется в горных лесах северо-западной Африки (Филиппова, 1977). Обширный и сложный по рецентным природным условиям и истории формирования ареал, широкий диапазон биотопических связей, географическая смена прокормителей должны обуславливать географическую изменчивость и ее специфику у этого вида.

В настоящее время происходит накопление данных о неоднозначном характере географической изменчивости в ареале и внутривидовой дифференциации у разных видов иксодовых клещей (Филиппова, Другова, 1985; Oliver e. a., 1993; Филиппова и др., 1993, 1995; Hutcheson e. a., 1995; Филиппова, Мусатов, 1996; Hutcheson, Oliver, 1996). В цитированных публикациях мы отмечали, что изучение географической изменчивости у иксодид открывает подступы к расшифровке внутривидовой таксономической дифференциации, которая в свою очередь может обуславливать свойства вида как переносчика.

*I. ricinus* наиболее известен как переносчик возбудителей одной из клинических форм клещевого энцефалита и болезни Лайма. Можно предполагать, что в некоторых частях ареала (например, в Крыму, на Кавказе) его роль в переносе вируса клещевого энцефалита намного менее значительна, чем по ареалу в целом.

Цель настоящей статьи – оценить географическую изменчивость половозрелой фазы европейского лесного клеща в восточной части ареала.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом послужили коллекции Зоологического института РАН (С.-Петербург). Изучено 160 самок, 144 самца из 7 географических точек. Ниже приведен объем изученного материала (буквы после географических названий соответствуют таковым на рис. 1–4 и в таблице).

Восточная часть европейской территории ареала. 25 самок, 25 самцов – Карельский перешеек, окр. г. Приозерск (А); 25 самок, 25 самцов – всхолмленная равнина Северо-Запада России (В); 25 самок, 25 самцов – Беловежская пуца (С); 25 самок, 20 самцов – западный склон Восточных Карпат (700 м над ур. м.) (D). Кавказско-малоазиатская дизъюнктивная территория. 25 самок, 25 самцов – северные отроги Большого Кавказа, Ставропольское плато (500 м над ур. м.) (Е); 17 самок, 10 самцов – северо-восточные отроги Большого Кавказа, долины бассейнов рек Самур (1200 м над ур. м.) и Кусарчай (900 м над ур. м.) (F); 18 самок, 14 самцов – северо-восточный склон Талышских гор (500–700 м над ур. м.) (G). Особи в географических точках А–Е собраны с растительности, в точках D, F, G сняты с животных (напомним, что самцы данного вида не питаются).

Выбор территорий, с которых исследован материал (рис. 1), определился как стремлением охватить части ареала, неоднородные по рецентным условиям обитания и палеогеографическим особенностям, так и наличием материала: не только обоих полов, но и неполовозрелых фаз с одной и той же территории, поскольку предполагается продолжение исследований в этом направлении.

Для каждого из полов первоначально было занесено в базы данных по 30 морфометрических признаков. Измерения производились с помощью стереоскопического микроскопа МБС-1 в падающем свете. Значения всех соответствующих признаков у соответствующих полов перекрываются по всей изученной территории. Признаки, которые проявили большую вариабельность размеров или не показали достоверных различий, а также оказались скоррелированными с перечисленными ниже, были отброшены. Для анализа изменчивости у самок и самцов оставлено 10 признаков: 5 размерных признаков (продольный и поперечный диаметры перитремы, наибольшая ширина основания гнатосомы, длина II и III членков пальп, взятых вместе, наибольшая длина лапки I без коготков), 4 соотношения длины и ширины одного и того же органа (гнатосомы, пальп, лапки I, вершинного конуса лапки I) и 1 сумма (диаметров перитремы).

Статистическая часть исследования выполнена на персональном компьютере IBM PC. Исходная информация хранится в Зоологическом институте РАН в виде баз данных формата DBF. Для оценки изменчивости и сравнения выборок из разных точек ареала *I. ricinus* применялись методы, введенные нами ранее для изучения тех же вопросов у видов *Hyalomma asiaticum* Sch. et Schl., 1929 (Филиппова и др., 1995) и *I. persulcatus* Sch., 1930 (Филиппова, Мусатов, 1996). Первичный статистический анализ проводился при помощи программ, написанных ст. н. сотр. ЗИН РАН, к. б. н. А. Л. Лобановым и позволяющих оценивать значимость отдельных морфометрических признаков, их соотношений или других индексов для

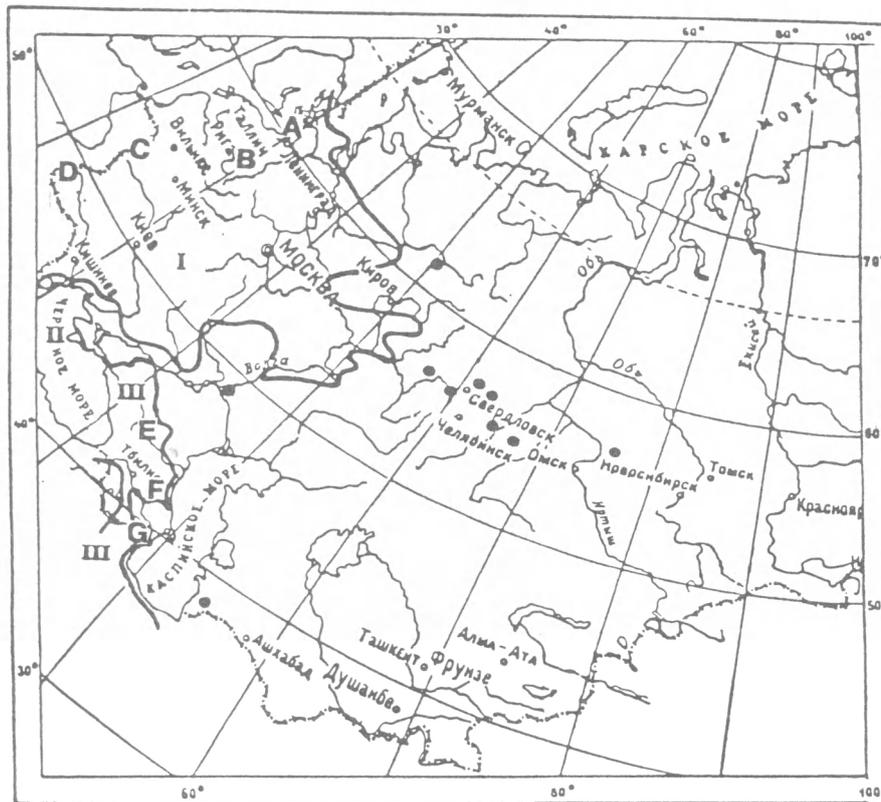


Рис. 1. Восточная часть ареала *Ixodes ricinus* и изученные выборки.

Линия – граница ареала; I – европейская, II – крымская, III – кавказско-малоазиатская дизъюнктивные территории; заштрихованные круги – отдельные находки. Буквенные обозначения соответствуют географическим названиям в разделе „Материал и методы“.

Fig. 1. Eastern part of distribution range of *Ixodes ricinus* and investigated samples.

сравнения выборок. Перечисленные выше 10 признаков в разных комбинациях дают высокую степень достоверности различий между некоторыми выборками, что наглядно отражено на рис. 2 и 3 (для расчета доверительных интервалов принят уровень значимости 95%). Для общей оценки различий выборок был использован метод многомерного шкалирования, которое приводилось при помощи стандартного статистического пакета SYSTAT. В шкалировании задействовано 5 указанных выше размерных признаков. Матрицы евклидовых расстояний между выборками вычислялись по морфометрическим показателям для соответствующих у самки и самца структур при помощи блока CORR этого пакета, и двумерные диаграммы их взаимного расположения – при помощи блока MDS (шкалирование проводилось методом Гуттмана с использованием линейной регрессии). Использованный метод многомерного шкалирования отображает на схеме не количественные меры различия, а лишь относительный порядок различий между объектами (в нашем случае выборками), соответствующий порядку различий на основании совокупности их характеристик; объекты, наиболее похожие на все остальные, располагаются ближе к основанию координат, а наиболее отличающиеся вытесняются на периферию; расстояния между объектами не зависят от направления осей (Терехина, 1986). Поэтому не играет роли не всегда совпадающее положение символов в системе координат на разных схемах.

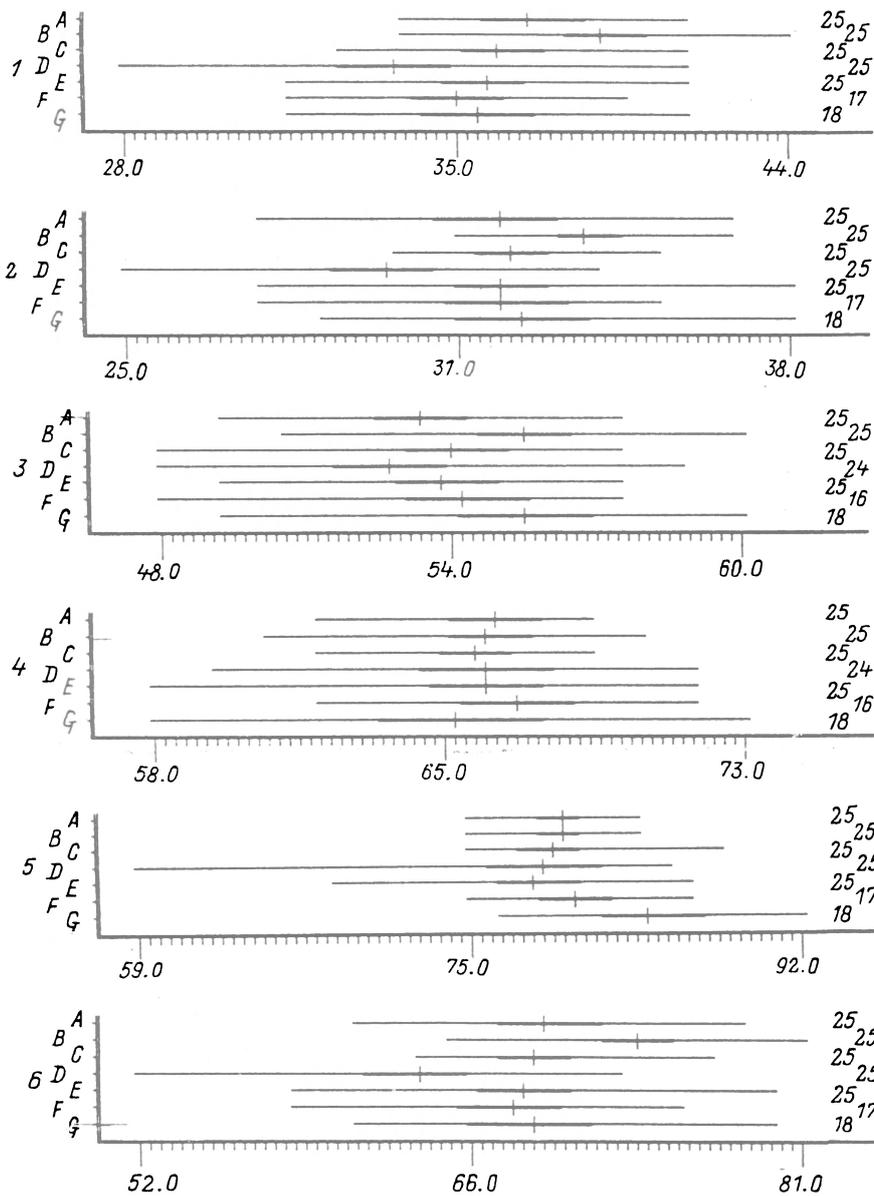


Рис. 2. Изменчивость морфологических признаков самки *Ixodes ricinus*.

1 – продольный, 2 – поперечный диаметр перитремы; 3 – ширина гнатосомы; 4 – длина II–III членков пальца; 5 – длина лапки I; 6 – сумма продольного и поперечного диаметров перитремы; 7 – соотношение длины снизу и ширины гнатосомы; 8 – соотношение длины и ширины II–III членков пальца; 9 – соотношение длины и высоты лапки I; 10 – соотношение длины и высоты вершинного конуса лапки I. Горизонтальная тонкая линия – пределы вариаций, вертикальная тонкая линия – средняя величина, горизонтальная жирная линия – доверительный интервал. По вертикали: слева – выборки, справа – их объем, по горизонтали: 1–6 – размеры в мкм, 7–10 – соотношения.

Fig. 2. Variation of morphological characters of female *Ixodes ricinus*.

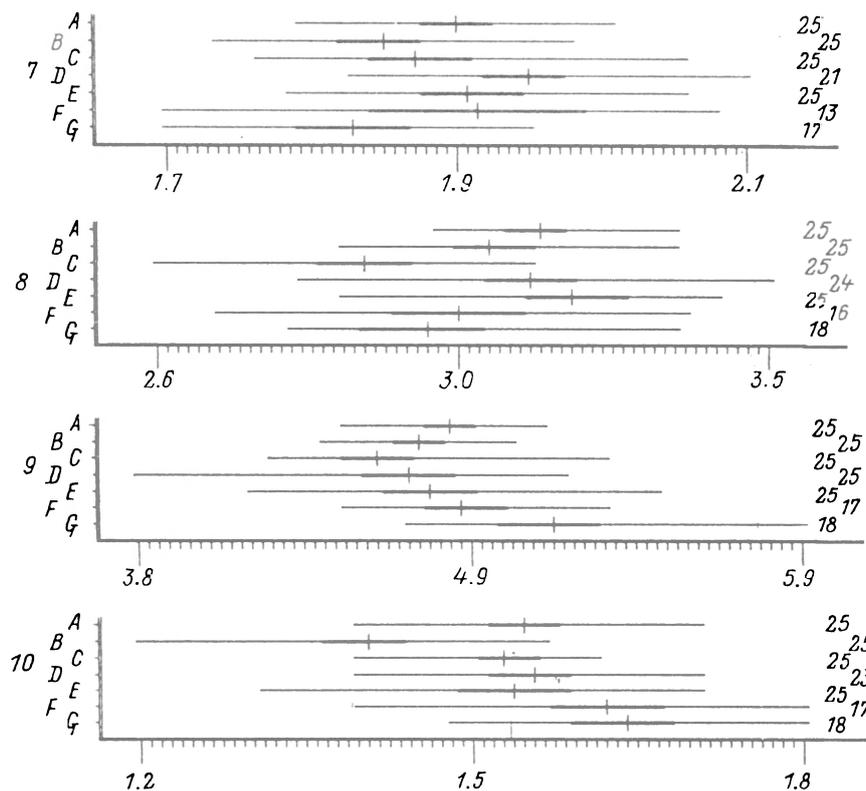


Рис. 2 (продолжение).

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Порядок различий выборок по самке, оцененный методом многомерного шкалирования, показан на рис. 4, 1. Наибольшая степень отличия наблюдается между выборками из Талышских гор (G) и из Восточных Карпат (D), а также – из Восточных Карпат (D) и одной из равнинных с Северо-Востока России (B). Значительны отличия каждой из названных выборок от всех остальных (A, C, E, F), которые образуют группу с малой степенью отличий между выборками. В этой группе две территориально довольно удаленные равнинные европейские выборки – с Карельского перешейка (A) и из Беловежской пуши (C), а две – горные кавказские (E, F).

Многомерное шкалирование данных по самцу показывает во многом сходные с самкой тенденции, но некоторые несоответствия обращают на себя внимание (рис. 4, 2). Усилились отличия выборки из Талышских гор (G) от всех остальных, особенно от кавказских (E, F); все равнинные европейские выборки (A–C) консолидируются в одну группу, а каждая из горных – из Восточных Карпат (D) и обе кавказские (E, F), отличаются от равнинных примерно в одинаковой степени.

Заложенные в методе многомерного шкалирования формальные подходы при требовании соблюдения условия, чтобы сходства или различия между объектами порождались одной закономерностью (в нашем случае – географическим положением выборок в ареале), позволяют оценить порядок различий половозрелой фазы в целом на основе объединенной базы данных соответствующих

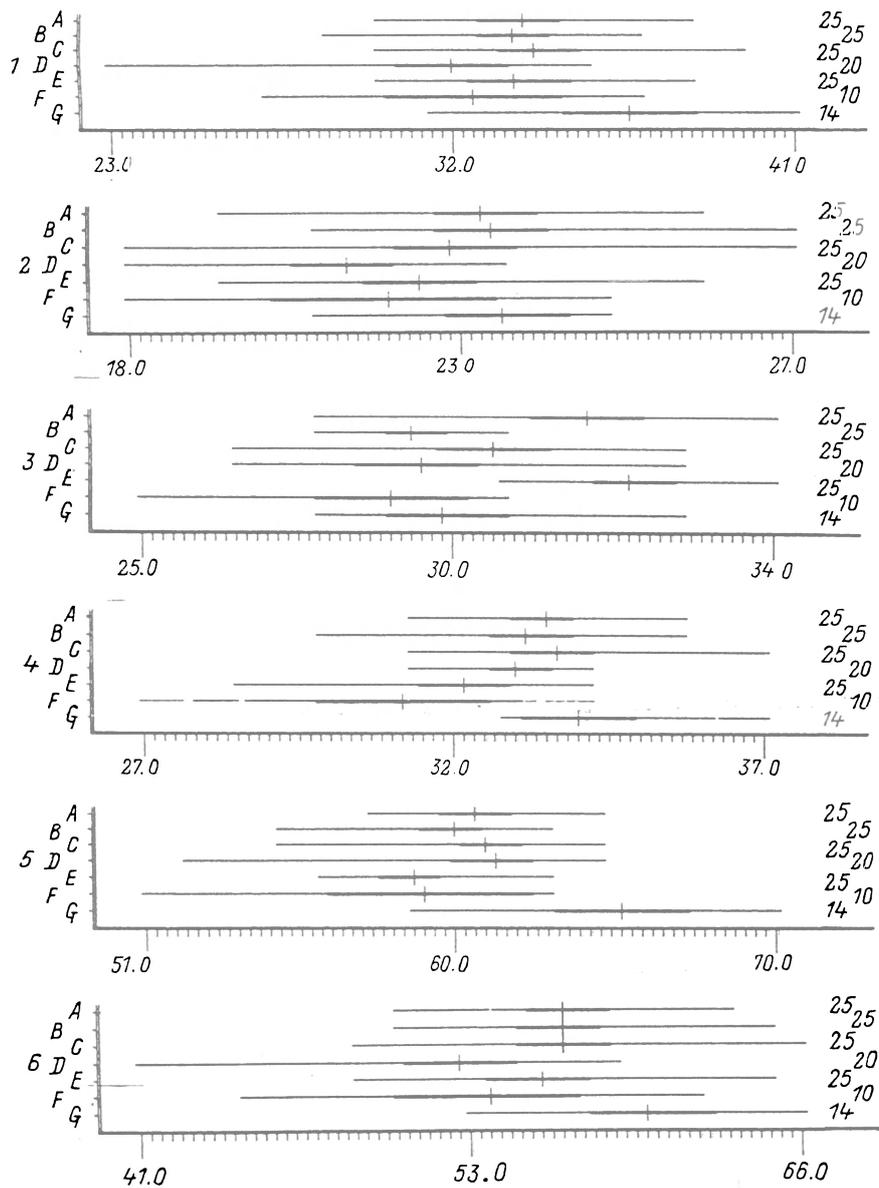


Рис. 3. Изменчивость морфологических признаков самца *Ixodes ricinus*.

Обозначения, как на рис. 2.

Fig. 3. Variation of morphological characters of male *Ixodes ricinus*.

признаков самки и самца (рис. 4, 3). Для уравновешивания влияния полового диморфизма в объединенную базу данных заложено одинаковое число особей у полов. При сохранении рассмотренных выше общих для обоих полов тенденций схема взаимоотношений выборок по порядку различия или сходства стала более четкой: талышские выборки (G) сохранили свое обособленное положение; все выборки с европейских равнин слились в единую группу (A-C), к ним, а также

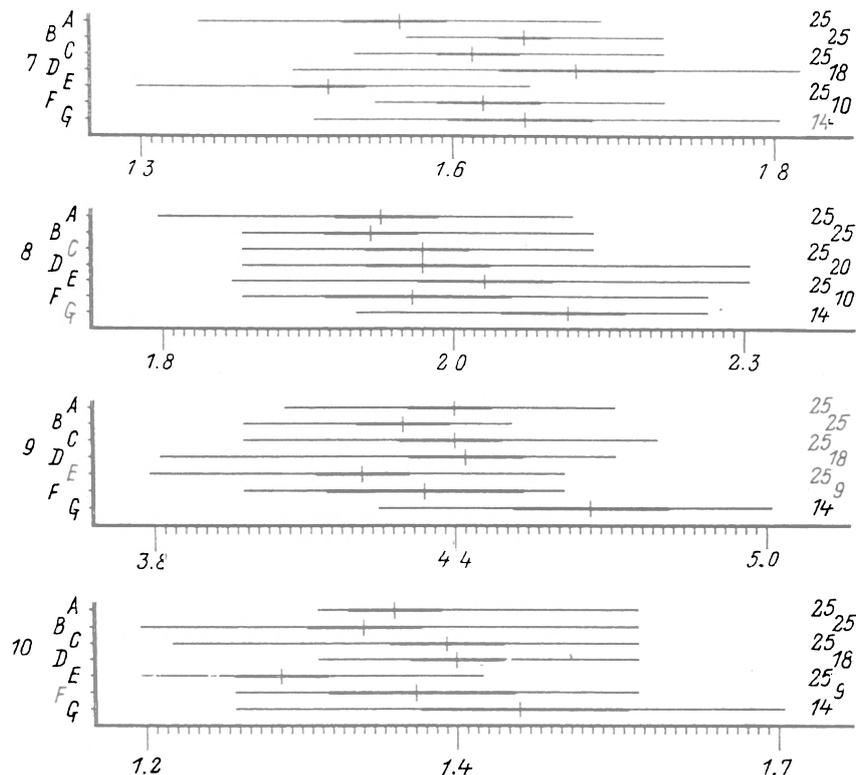


Рис. 3 (продолжение).

между собой, достаточно близки северо-кавказские (E) и восточно-кавказские (F) выборки. Выборки из Восточных Карпат (D) значительно отличаются от равнинных европейских (A–C).

Сопоставим результаты о порядке различий выборок по самке (рис. 4, 1) и самцу (рис. 4, 2) с количеством достоверно отличающихся признаков у сравниваемых попарно выборок раздельно для самки (см. таблицу, над диагональю) и самца (см. таблицу, под диагональю). Цифра перед знаком „+” в таблице соответствует количеству достоверно отличающихся размерных признаков из общего числа тех 5, что задействованы в шкалировании (рис. 2, 1–5; 3, 1–5); цифра после знака „+” соответствует количеству достоверно отличающихся индексов (соотношение или сумма размеров) из общего числа 5, которые не задействованы в шкалировании (рис. 2, 6–10; 3, 6–10). Как видно из таблицы, задействованные и не задействованные в шкалировании признаки показывают, как правило, те же тенденции порядка отличий между выборками, что и пространственные схемы шкалирования. Исключение составляют несколько случаев, например, отсутствие в таблице достоверных отличий по самке между точками F и G, а по самцу – F и B; однако незначительное снижение уровня значимости даст удовлетворительные показатели различия между этими точками (рис. 2, 5, 7, 9 и др.). Различия между выборками, продемонстрированные на рис. 2–4 и в таблице, можно было бы дублировать расчетом коэффициентов достоверности различий по каждому признаку. Однако мы полагаем, что приведенных данных вполне достаточно, к тому же они наглядны и могут быть использованы на практике: таблица показывает, какое число признаков следует ожидать в качестве дифференциальных, а рис. 2 и 3 –

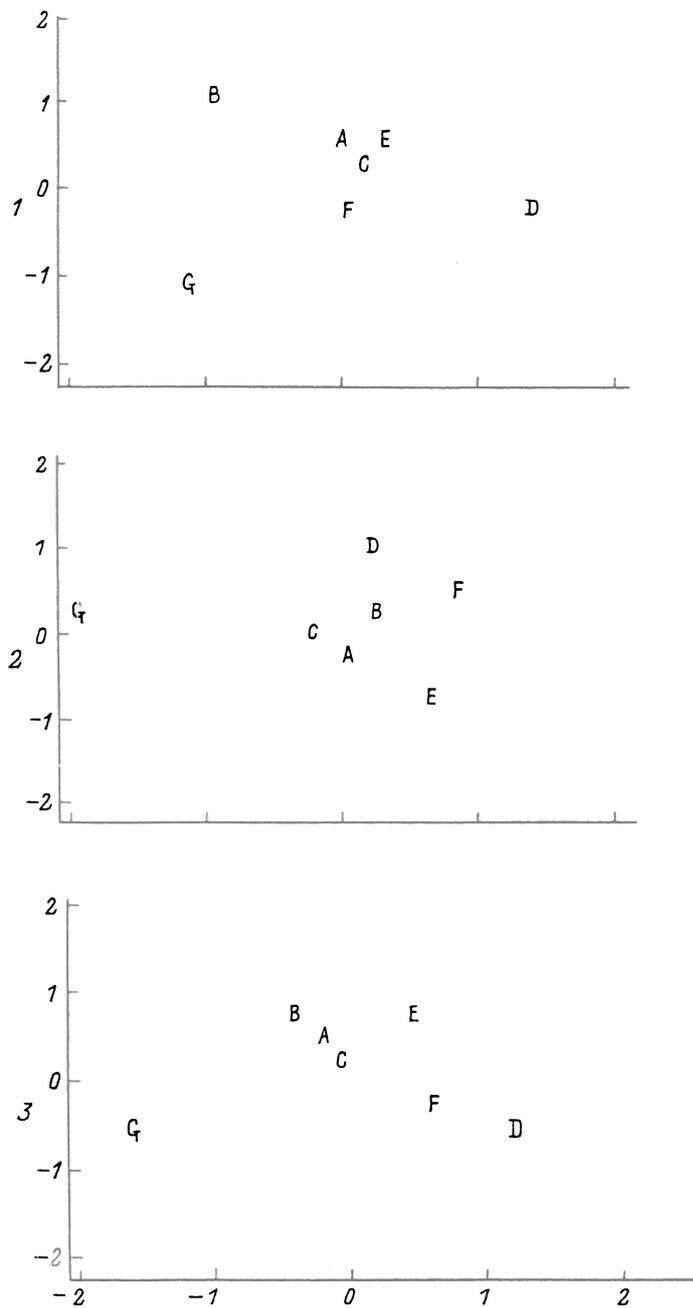


Рис. 4. Результаты многомерного шкалирования.

1 – самка; 2 – самец; 3 – самка + самец. По вертикали и горизонтали – условные шкалы.

Fig. 4. The results of multidimensional scaling.

Количество статистически достоверно различающихся признаков при попарном сравнении выборок по самке (над диагональю) и самцу (под диагональю); объяснение к цифрам см. в разделе „Результаты и обсуждение”

Number of statistically significant characters used for comparing samples in pairs females (above the diagonal) and males (below the diagonal); the figures before sign + indicate number of measured characters from 5 used by multidimensional scaling, the figures after sign + indicate number of rations from 5 unused by scaling

	A	B	C	D	E	F	G
A		2 + 3	0 + 3	2 + 1	0 + 0	0 + 0	1 + 5
B	1 + 2		2 + 3	3 + 3	2 + 3	1 + 2	2 + 3
C	0 + 0	0 + 0		2 + 4	0 + 2	0 + 3	1 + 2
D	2 + 2	1 + 2	1 + 0		1 + 1	1 + 0	3 + 5
E	0 + 3	1 + 3	2 + 3	2 + 3		0 + 1	1 + 5
F	2 + 0	1 + 0	1 + 0	1 + 1	1 + 4		0 + 0
G	1 + 3	1 + 4	0 + 2	2 + 1	4 + 4	1 + 1	

какие это признаки и каковы их значения в каждой географической точке при заданном уровне значимости.

Анализ выборок с позиций особенностей ареала позволяет проследить степень морфологической дифференциации половозрелой фазы. Выше уже отмечалось (с. 378), что у обоих полов параметры всех соответствующих признаков перекрываются практически во всех точках, при этом выборки из Талышских гор имеют наибольшее количество достоверно отличающихся признаков по отношению ко всем остальным точкам. Однако до исследования преимагинальных фаз мы условно относим все пары выборок, которые имеют достоверные отличия по обоим полам, к популяциям с разной степенью дифференциации.

В европейской части ареала большая степень сходства выборок с равнин позволяет считать их принадлежащими к группе очень сходных морфологически популяций, приуроченных к равнинным лиственным и осветленным смешанным лесам Восточной Европы. Естественно предполагать самостоятельность горной популяции из западных отрогов Восточных Карпат, достоверно отличающейся по самке и самцу от более северных равнинных европейских популяций малыми размерами перитремы. В кавказско-малоазиатской дизъюнктивной области просматривается бóльшее сходство обеих кавказских выборок как друг с другом, так и со всеми европейскими, нежели с талышскими. Талышская популяция, обитающая в гирканских предгорных лесах, – наиболее аберрантная на всей изученной территории. Учитывая разобщенность европейской и кавказской территорий ареала и отсутствие вида в широкой степной зоне южной Украины – Предкавказья – южного Поволжья, следует допустить существование кавказских популяций, связанных с предгорными и среднегорными широколиственными лесами северных и северо-восточных отрогов Большого Кавказа и независимых от равнинных европейских популяций.

Таким образом, уже первый анализ географической изменчивости *I. ricinus* выявил в пределах каждой из обширных дизъюнктивных областей ареала дифференциацию между группами популяций или популяциями по достоверно отли-

чающимся морфометрическим признакам одновременно самки и самца. Конкретные характеристики признаков представлены на рис. 2 и 3.

Следует отметить, что популяция из гирканских лесов Талышских гор помимо наибольшего количества статистически достоверно отличающих ее признаков характеризуется наибольшими размерами органов, особенно самок. Наименьшие размеры органов свойственны популяциям с западных склонов Восточных Карпат и северо-восточных отрогов Большого Кавказа, обращенных к Каспию. Выявленные различия могут быть интерпретированы как диапазоном условий обитания, так и географическими преградами и историей формирования природных условий соответствующих частей ареала.

Наиболее крупные размеры талышской популяции могут быть связаны с оптимальными условиями тепла и влаги, которыми характеризуются гирканские леса предгорий северо-восточных склонов (500–700 м над ур. м.) Талышских гор. Наиболее мелкие размеры популяций из Восточных Карпат (700 м над ур. м.) и северо-восточных отрогов Большого Кавказа (900–1200 м над ур. м.) могут быть связаны с менее благоприятными условиями тепла и сезонного распределения влаги.

При интерпретации самого факта и степени выраженности географической изменчивости в связи с палеогеографическими особенностями ареала и природными барьерами между отдельными его территориями следует принимать во внимание некоторые особенности, свойственные как исходным клещам с пастбищным типом подстерегания в целом, так и виду *I. ricinus*. Жизненный цикл длится от 2 до 5 лет в зависимости от теплообеспеченности территории. В течение жизненного цикла клещ проводит на хозяине максимум 25 сут, остальная длительная часть жизни вида протекает в лесной подстилке или хорошо защищенных микропустотах припочвенного яруса мезофильных растительных формаций, соседствующих с лесом. При таких особенностях протекания жизненного цикла формирование ареала шло, по-видимому, вместе с формированием пригодных для обитания клеща и его прокормителей типов растительных формаций (Филиппова, 1973).

Все рассмотренные территории, кроме Талышских гор, в течение четвертичного периода подвергались неоднократным оледенениям и трансгрессиям или сильному влиянию этих процессов, в том числе и в постплейстоценовый период. Природные условия, близкие к современным, сформировались как на Русской равнине, так и в северных и северо-восточных отрогах Большого Кавказа только в Голоцене, согласно разным источникам, сведенным в коллективном атласе-монографии „Палеогеография Европы...”, 1982”, 6–10 тыс. лет тому назад. Следовательно, возраст популяций *I. ricinus* на всех территориях, кроме Талышских гор, соответствует указанным цифрам или несколько меньше, а в течение голоценового периода могло смениться в среднем 1200–5000 поколений. *I. ricinus* имеет по крайней мере плиоценовый возраст, а формирование его первичного ареала было связано с формированием и расцветом неморальной тургайской флоры, и в третичный доледниковый период ареал, по-видимому, достигал Сибири, а на юге смыкался с Кавказом (Филиппова, 1973, 1991).

Голоценовое восстановление ареала в Европе шло на освободившиеся от ледника территории с запада вместе с продвижением биоценозов всех типов широколиственных и осветленных мезофильных смешанных лесов.

Дизъюнкция между европейской и кавказско-малоазиатской областями ареала *I. ricinus* возникла, очевидно, в результате ледниковых и постледниковых разрывов в распространении тургайской флоры. Популяции из отрогов Большого Кавказа по возрасту близки к равнинным европейским. Рецентные условия на Ставропольском плато сформировались после отступления последней трансгрессии Каспия с территории Манычской впадины и окончания влияния позднеплей-

стоценовых оледенений северных склонов Большого Кавказа и Русской равнины (Палеогеография Европы..., 1982). На северо-восточных склонах Большого Кавказа, обращенных к Каспийскому морю, рецентные условия сформировались после завершения четвертичных горнообразовательных процессов на этой территории, а также ослабления влияния как позднеплейстоценового оледенения Большого Кавказа, так и последующего иссушения климата. Голоценовое заселение видом этих территорий могло осуществиться из рефугиумов евксинских лесов Большого Кавказа. Менее вероятен путь проникновения этого мезофильного вида с севера. Отсутствуют какие-либо палеоботанические данные о существовании в голоцене лесных коридоров в степной полосе, разделяющей европейскую и кавказско-малоазиатскую части ареала; подступить к лесным и лесостепным территориям, граничащим на юге с дизъюнктивной степной зоной, *I. ricinus* мог только в конце голоценового расселения на восток и вряд ли в последующий очень короткий период он мог прорваться на Ставропольское плато по очень фрагментарным в степной зоне байрачным лесам и пойменным зарослям.

Особое место занимает популяция из гирканской лесной формации Талышских гор, которые служили рефугиумом элементов третичных флор (Долуханов, 1966). Развиваясь и обитая большую часть жизни в подстилке гирканских лесов, мезофильный *I. ricinus*, по всей вероятности, благополучно просуществовал в Талыше до настоящего времени. В позднем плиоцене-плейстоцене трансгрессии Каспия неоднократно превращали Ленкоранскую низменность и долину Куры в залив, изолирующий Талышские горы от Большого Кавказа. В голоцене на Куринской низменности сформировались сухие степи и полупустыни, ставшие непреодолимой преградой между талышскими популяциями и таковыми из северо-восточных отрогов Большого Кавказа, обращенных к Каспийскому морю.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Имеется возможность сравнить характер географической изменчивости *I. ricinus* с таковым у 3 палеарктических видов сем. Ixodidae, таксономическое положение, типы ареалов и типы паразитизма которых различны: *Haemaphysalis erinacei* Pavesi, 1884 (Филиппова и др., 1993), *Hyalomma asiaticum* – подсем. Amblyominae (Филиппова и др., 1995) и *Ixodes persulcatus* – подсем. Ixodinae (Филиппова, Мусатов, 1996). Все названные виды изучены с практически полным охватом ареалов. Первый вид – гнездово-норный подстерегающий паразит со средиземноморско-туранским типом ареала; второй – пастбищно-норный преследующий паразит, ареал его охватывает аридные территории Передней Азии, Закавказья, Казахстана, Средней и Центральной Азии. У этих видов выделились подвиды, достаточно четко диагностирующиеся по всем активным фазам. На половозрелой фазе дифференциация подвидов выражается в статистически достоверно отличающихся пропорциях органов, что воспринимается глазомерно как форма. У подвидов прослежены достаточно четкие, хотя и сложные, территориальные связи. *I. persulcatus* – пастбищный паразит, пассивно поджидающий хозяина; его восточноевропейско-сибирский борео-монтанный ареал протянулся от Мазурских болот (Польша) и Восточных Карпат до Японского моря, включая Южный Сахалин и Японские острова (Хоккайдо, Хонсю). *I. persulcatus* проявляет другой тип географической изменчивости: несмотря на значительный диапазон природных условий, в которых обитает вид, и сложную историю формирования ареала, пропорции органов остаются повсюду стабильными, а значения всех соответствующих признаков перекрываются. Но для изолированных территорий установлены достоверные различия морфометрических признаков. Четкой клинальной направлен-

ности изменчивости проследить пока не удастся. Однако прослежена следующая тенденция в размерах. Популяции, обитающие в оптимальных для данного вида рецентных гигротермических условиях (черневая тайга юго-западного Алтая, леса уссурийского типа Сихотэ-Алиня), характеризуются наиболее крупными размерами. Указанные территории служили в позднем плиоцене-плейстоцене рефугиумами реликтовых растительных формаций. Популяции, обитающие в условиях дефицита тепла, менее благоприятного сезонного распределения влаги и т. п. (подзоны южной и средней тайги Северо-Запада России, таежные леса средневысотных гор Тянь-Шаня, Западного Саяна), имеют статистически достоверно меньшие размеры. Указанные территории совпадают с послеледниковыми равнинными или молодыми горными ландшафтами.

Таким образом, у *I. ricinus* прослеживаются как аналогия, так и различие с *I. persulcatus*. Аналогия в характере изменчивости половозрелой фазы просматривается в том, что наиболее крупные размеры таких структур, как гнатосома (и ее органы) и лапка I, отражающие общие размеры особей, присущи популяциям, принадлежащим к дериватам плиоценовых биоценозов и обитающим в оптимальных для вида рецентных условиях. Малые размеры присущи молодым голоценовым популяциям высоких широт или горным, обитающим в условиях дефицита тепла, а иногда и влаги. Существенное различие в характере изменчивости половозрелой фазы *I. ricinus* по отношению к *I. persulcatus* выражается в том, что у *I. ricinus* в разных точках ареала достоверно отличаются значения пропорций перитремы, гнатосомы (и ее органов) и лапки I (и ее вершинного конуса), что глазомерно воспринимается как различие формы. Т. е. географическая изменчивость морфологических признаков у половозрелой фазы *I. ricinus* носит более глубокую дифференциацию, чем у *I. persulcatus*.

Географическая изменчивость близкородственного к *I. ricinus* неарктического вида *I. scapularis* Say, 1821 (обитателя неморальных лесов в восточной половине Северной Америки, также переносчика возбудителей болезни Лайма) изучена американскими авторами (Oliver e. a., 1993; Hutcheson e. a., 1995; Hutcheson, Oliver, 1996) с применением иных компьютерных методов для сравнения морфометрических признаков (частично также иных, чем использованы нами). Изменчивость в 8 точках ареала на основании морфометрических признаков была изучена у обоих полов и преимагинальных фаз. Авторы показали, что соответствующие морфометрические признаки перекрываются в ареале, но достоверность различий выборок из разных популяций выявляется статистически. Личиночная и нимфальная фазы проявляют клинальную изменчивость в широтном направлении, а нимфальная фаза – и в долготном. Были проведены также гибридогенный и молекулярный анализы рибосомной ДНК. Репродуктивная изоляция между популяциями не установлена, несмотря на полиморфизм рибосомной ДНК (Norris e. a., 1996).

В отношении клинальной изменчивости хотелось бы отметить следующее. Мы полагаем, что у *I. ricinus* и *I. persulcatus* ее не удалось обнаружить не потому, что у этих видов пока не исследованы в полной мере преимагинальные фазы, а по причине особенностей ареалов этих видов и положению в них выборок. Обширнейшие ареалы этих видов многократно покрывают горные территории (Филиппова, 1973, 1977), и большая часть изученных выборок характеризует горные популяции (Филиппова, Мусатов, 1996; материалы данной статьи). Следовательно, нельзя не учитывать влияния фактора трехмерности (Городков, 1985). А именно: у *I. ricinus* и *I. persulcatus* обширные зональные территории ареалов с градиентом тепла и влаги неоднократно переходят как в широтном, так и в долготном направлениях в горные, где вид обитает в широком диапазоне высот, ориентаций макросклонов, экспозиций местообитаний, т. е. в условиях очень разнонаправленных

градиентов. Надо учитывать и дизъюнктивность ареала *I. ricinus* и всецело горный характер кавказско-малоазиатской его территории.

Таким образом, установленные у *I. ricinus* и *I. persulcatus* типы географической изменчивости находят объяснение в особенностях их ареалов.

Исследование поддержано грантами РФФИ 97-04-50094 и FIRCA, США, № 1 RO3-TW00297-01A1.

#### Список литературы

- Долуханов А. Г. Растительный покров. Кавказ. М.: Наука, 1966. С. 223–256.
- Городков К. Б. Трехмерная климатическая модель потенциального ареала и некоторые ее свойства. I // Энтомол. обозр. 1985. Т. 62, вып. 2. С. 295–310.
- Палеогеография Европы за последние 100 тысяч лет (Атлас-монография. Под ред. И. П. Герасимова, А. А. Величко). М.: Наука, 1982. 155 с.
- Терехина А. Ю. Анализ данных методами многомерного шкалирования. М.: Наука, 1986. 168 с.
- Филиппова Н. А. О видах группы *Ixodes persulcatus* (Parasitiformes, Ixodidae). VII. Палеогенез южной ветви группы *Ixodes persulcatus* и взаимоотношения с *I. ricinus* (L.) // Паразитология. 1973. Т. 7, вып. 1. С. 3–13.
- Филиппова Н. А. Иксодовые клещи подсем. Ixodinae. Л., 1977. 396 с. (Фауна СССР. Паукообразные; Т. 4. Вып. 4).
- Филиппова Н. А. (Filippova N. A.) A hypothesis for the palaeogenesis of the distribution of the main vectors for Lyme disease. Modern Acarology. Academia, Prague and SPB Academic Publishing bv. The Hague. Vol. 1. 1991. P. 109–118.
- Филиппова Н. А., Другова Е. В. Географическая изменчивость // Таежный клещ *Ixodes persulcatus* Schulze (Acarina: Ixodidae). Морфология, систематика, экология, медицинское значение. Л.: Наука, 1985. С. 174–184.
- Филиппова Н. А., Мусатов С. А. Географическая изменчивость половозрелой фазы *Ixodes persulcatus* (Ixodidae). Опыт применения баз данных по морфометрии // Паразитология. 1996. Т. 30, вып. 3. С. 205–215.
- Филиппова Н. А., Панова И. В., Мусатов С. А. Таксономическая структура политипического вида *Haemaphysalis erinacei* (Ixodidae) // Паразитология. 1993. Т. 27, вып. 3. С. 193–215.
- Филиппова Н. А., Мусатов С. А., Панова И. В., Лобанов А. Л. Таксономическая структура политипического вида *Hyalomma asiaticum* (Ixodidae) // Паразитология. 1995. Т. 29, вып. 2. С. 65–82.
- Hutcheson H. J., Oliver J. H. Multivariate morphometrics of larvae of the blacklegged tick (*Ixodes scapularis*) with notes on nomenclature // Journ. Parasitol. 1996. Vol. 82, N 6. P. 916–925.
- Hutcheson H. J., Oliver J. H., Houck M. A., Strauss R. E. Multivariate morphometric discrimination of nymphal and adult forms of the blacklegged tick (Acarina: Ixodidae), a principal vector of the agent of Lyme disease in eastern North America // Journ. Med. Entomol. 1995. Vol. 32, N 2. P. 827–842.
- Norris D. E., Klompen J. S. H., Keirans J. E., Black IV W. C. Population genetics of *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) based on mitochondrial 16S and 12S Genes // Journ. Med. Entomol. 1996. Vol. 33, N 1. P. 78–89.
- Oliver J. H., Owsley M. R., Hutcheson H. J., James A. M., Chen C., Irby W. S., Dotson E. M., McLain D. K. Conspecificity of the Ticks *Ixodes scapularis* and *I. dammini* (Acari: Ixodidae) // Journ. Med. Entomol. 1993. Vol. 30, N 1. P. 54–63.

GEOGRAPHIC VARIATION OF ADULTS OF *IXODES RICINUS* (IXODIDAE)  
IN THE EASTERN PART OF THE DISTRIBUTION RANGE

N. A. Filippova, I. V. Panova

SUMMARY

*Key words:* Ixodidae, *Ixodes ricinus*, intraspecific variation.

The aim of the article is to estimate geographic variation of *Ixodes ricinus* (L., 1758) adults as a whole. Intraspecific variation of females and males has been studied in seven geographical localities of the eastern part of the species distribution range (fig. 1): Eastern part of the European range – Karelian Isthmus (A), plain of North-West Russia (B), Belovezhskaya Pushcha (C), western slopes of the East Carpathian Mountains (D); Caucasus-Asia Minor disjunctive range – northern slopes of the Greater Caucasus – Stavropol plateau (E), north-eastern slopes of the Greater Caucasus (F), north-eastern slopes of Talysh Mountains (G). Initially thirty characters were estimated statistically. The following ten characters of the thirty were used for comparison of geographic variation: length and width of spiracular plate, ventral width of gnathosoma, dorsal length of II–III articles of palps, length of tarsus I; the ratios of length and width of gnathosoma, of length and width of II–III articles of palps, of length and width of tarsus I, of length and width of apical cone of tarsus I; the sum of length and width of spiracular plate (fig. 2, 1–10: females; fig. 3, 1–10: males). The multidimensional scaling method by means of software package SYSTAT was used for the assessment of relationships between seven samples on the basis of five morphometrical characters of both sexes. Fig. 4, 1, 2 show that both females and males have similar tendency of geographic variation: the greatest degree of differences revealed in both sexes from the Talysh Mountains (G); consolidation of populations in plains of Europe (A–C) and their considerable similarity with populations from north and north-eastern slopes of the Caucasus (E, F). Taking into account the partial discrepancy of relationships between populations (B and D) in sexes we have combined the data on corresponding characters of both sexes in the aggregate data base (fig. 4, 3). In this instance the scheme reserved tendency, similar in both sexes and became more accurate: all populations from European plains were joined in one group; population from Eastern Carpathian Mountains (D) differs considerably from other European populations. Population from the Talysh Mountains (G) shows the largest number of differences from other populations, both in sizes and proportions (tabl.). Population from Talysh Mountains has the largest sizes of organs. This population associated with relict Tertiary landscape and with recent conditions optimal ecological for this species. All other populations *I. ricinus* inhabit Holocene young postglacial landscapes.