

УДК 576.895.421

**ОСОБЕННОСТИ РАНГОВ РОД И ПОДРОД И ИНТЕРКАЛЯРНОЕ
ОБЪЕДИНЕНИЕ ГРУППА ВИДОВ У ИКСОДОВЫХ КЛЕЩЕЙ
(ACARI, IXODIDAE)**

© Н. А. Филиппова

Зоологический институт РАН
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034
E-mail: ixodina@zin.ru
Поступила 15.04.2008

Рассмотрены особенности дифференциации у иксодовых клещей между родами и подродами внутри родов. Особое внимание уделено интеркалярному объединению группы видов в связи с тем, что у иксодовых клещей на этом таксономическом уровне прослеживается коэволюция с некоторыми группами видов (геновидов, штаммов) возбудителей опасных и особоопасных природноочаговых болезней человека. Приведены состав подродов палеарктических родов и состав наиболее изученных групп видов. Рассмотрены варианты морфологической дифференциации групп видов внутри подрода. Оценено значение таксономического понятия группа видов для общезоологических, паразитологических и медицинских аспектов изучения иксодовых клещей. Уточнен номенклатурный статус интеркалярного объединения группа видов в соответствии с требованиями Международного кодекса зоологической номенклатуры. Обсуждается прогностическое значение ранга группа видов при изучении вопросов переноса иксодовыми клещами возбудителей особоопасных природноочаговых болезней.

Таксономические исследования сем. Ixodidae Murray, 1877 в объеме фауны мира на уровне рангов родовой группы продолжают. Вместе с этим многие направления зоологических исследований выдвинули необходимость группировать виды и внутри подродов. Значение таких исследований не исчерпывается потребностями фундаментального и прикладного планов изучения иксодовых клещей как таковых: для уточнения классификации, углубления изучения вопросов эволюции, реконструкции филогении, углубления зоогеографического анализа, наконец, возможностью правильной тактики при определении видов. В последнее время в литературе продолжают накапливаться данные о преимущественных связях некоторых групп близких видов иксодид с определенными группами близких видов (геновидов, штаммов) возбудителей, например из числа флавовирусов, боррелий, бабезий и др. Эти факты привели к широкому использованию таксономического понятия группа видов в смежных дисциплинах: вирусологии, микробиологии, изучении вопросов природной очаговости трансмиссивных болезней и эпидемиологии.

Перед данной публикацией стояли следующие задачи: с учетом особенностей морфологических преобразований на протяжении всего активного отрезка онтогенеза сформулировать для сем. *Ixodidae* критерии рангов родовой группы — род, подрод, а также интеркалярного объединения группа видов; оценить степень изученности подродовой дифференциации родов палеарктической фауны; критически обсудить выделенные в литературе группы видов преимущественно палеарктической фауны; проиллюстрировать примеры коэволюции некоторых таксономических групп видов иксодид и некоторых групп видов (геновидов, штаммов) патогенов и оценить прогностическое значение интеркалярного объединения группа видов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом послужили Коллекции ЗИН РАН. В них влились целенаправленно собранные автором на протяжении нескольких десятилетий в разных природных регионах все виды фауны бывшего СССР, практически все из них на всех активных фазах онтогенеза, а также выделенные в лаборатории от точно идентифицированных родителей серии неполовозрелых фаз более чем $\frac{3}{4}$ видов данной фауны. Обширные сборы неполовозрелых фаз многих видов, в том числе с труднодоступных территорий бывшего СССР и сопредельных, а также с других континентов, были переданы для наших исследований многими отечественными и зарубежными коллегами. Мне была предоставлена возможность ознакомиться с интересующими меня коллекциями институтов системы АН бывших союзных республик, а также с коллекциями ряда учреждений системы АМН и Минздрава бывшего СССР. Все корреспонденты и учреждения указаны в статьях и монографиях автора, затрагивающих вопросы, рассматриваемые ниже.

Выработка критериев рассматриваемых таксономических категорий иксодовых клещей проведена в рамках морфологической концепции вида с применением сравнительно-онтогенетического метода.

О рангах род и подрод: особенности их критериев в сем. *Ixodidae* в свете сравнительно-онтогенетических данных и подродовая структура родов палеарктической фауны

Интерес к иксодовым клещам, наделенным облигатным избыточным питанием кровью на всех активных фазах сложного жизненного цикла, широким диапазоном типов паразитизма и связей с таксономическими и экологическими группировками хозяев, обширным диапазоном типов ареалов и биотопических связей, а также многими другими, свойственными видам этого семейства особенностями, в том числе их серьезным медицинским и ветеринарным значением, обусловил значительный процент видов, для которых описаны все 3 активные фазы онтогенеза.

Анализ изученных обширных коллекционных материалов и литературных данных убеждает нас в следующем. Во-первых, для родов палеарктической фауны, большая часть которых была описана по половозрелой фазе, хиатусы прослеживаются и на неполовозрелых фазах (Филиппова, 1977, 1997; Коллекция ЗИН РАН). Во-вторых, в отношении фаун других зоогеографических областей следует отметить, что в тех случаях, когда известны неполовозрелые фазы, они также демонстрируют морфологическую диск-

ретенность между родами (Arthur, 1960; Yamaguti et al., 1971; Hoogstraal, Kim, 1985; Walker et al., 2000, и др.).

В Палеарктике мы принимаем в составе сем. Ixodidae 2 подсемейства: Ixodinae Murray, 1877 с единственным родом *Ixodes* Latreille, 1795 и Amblyomminae Banks, 1907 с 8 родами (Филиппова, 1977, 1997). Однако роды *Amblyomma* Koch, 1844 и *Aponomma* Neumann, 1899 представлены единичными видами, в основном заносного характера. Их видовой состав и подро́довая структура в мировой фауне изучены еще весьма недостаточно. По этим причинам они в данной публикации не рассматриваются. Учитывая рекомендации о стабильности номенклатуры Международного кодекса зоологической номенклатуры (МКЗН, 2000: Приложение В, 1, 2), понижение статуса рода *Boophilus* Curtice, 1891 до подрода в составе рода *Rhipicephalus* Koch, 1844 австралийскими авторами (Murrell, Baker, 2003) представляется преждевременным по следующим причинам. Материал по видам рода *Rhipicephalus* у авторов весьма ограничен, к тому же не указаны или не убеждают его важнейшие таксономические характеристики (не указаны: географическое происхождение материала, учреждения или лица, предоставившие материал с других континентов, авторы определения; морфологические характеристики не учитывают неполовозрелых фаз и основаны на консультациях коллег (с. 172) при игнорировании фундаментальных данных таксономической литературы (например, Walker et al., 2000)); результаты анализов, как молекулярного и тем более морфологического, представлены слишком конспективно для такого серьезного акта: виды данных родов имеют первостепенное ветеринарное и медицинское значения.

Сведения о подро́довой структуре основных 6 родов фауны Палеарктики приведены в табл. 1.

Таблица 1

Подро́довая структура палеарктических родов сем. Ixodidae*

Table 1. The subgenus structure of the Palearctic genera of the Ixodidae family

Роды	Число подро́дов в мировой фауне	Подроды палеарктической фауны
<i>Ixodes</i> Latreille, 1795	18	1. <i>Exopalpiger</i> Schulze, 1935 2. <i>Ixodiopsis</i> Filippova, 1957 3. <i>Partipalpiger</i> Hoogstraal, Clifford, Saito et Keirans, 1973 4. <i>Ceratixodes</i> Neumann, 1902 5. <i>Pholeoixodes</i> Schulze, 1942 6. <i>Scaphixodes</i> Schulze, 1941 7. <i>Multidentatus</i> Clifford, Sonenshine, Keirans et Kohls, 1973 8. <i>Trichotoixodes</i> Resnik, 1969 9. <i>Monoindex</i> Emeljanova et Kozlovskaya, 1967 10. <i>Pomerantzevella</i> Feider, 1965 11. <i>Eschatocephalus</i> Frauenfeld, 1853 12. <i>Ixodes</i> Latreille, 1795
<i>Haemaphysalis</i> Koch, 1844	14	1. <i>Allocerea</i> Schulze, 1918 2. <i>Allophysalis</i> Hoogstraal, 1959 3. <i>Aboimimalis</i> Dias, 1963 4. <i>Herpetobia</i> Canestrini, 1890 5. <i>Ornithophysalis</i> Hoogstraal et Wassef, 1973 6. <i>Haemaphysalis</i> Koch, 1844

Таблица 1 (продолжение)

Роды	Число подродов в мировой фауне	Подроды палеарктической фауны
<i>Anomalohimalaya</i> Hoogstraal, Kaiser et Mitchell, 1970	Не имеет	7. <i>Kaiseriana</i> Dias, 1963 8. <i>Aborphysalis</i> Hoogstraal, Wassef et Kammah, 1971 9. <i>Segalia</i> Dias, 1968 10. <i>Rhipistoma</i> Koch, 1844
<i>Dermacentor</i> Koch, 1844	8	1. <i>Dermacentor</i> Koch, 1844 2. <i>Serdjukovia</i> Dias, 1963 3. <i>Asiacentor</i> Filippova et Panova, 1974 4. <i>Conocentor</i> Schulze, 1943
<i>Rhipicephalus</i> Koch, 1844	7(?)	1. <i>Rhipicephalus</i> Koch, 1844 2. <i>Digineus</i> Pomerantzev, 1936
<i>Hyalomma</i> Koch, 1844	3	1. <i>Euhyalomma</i> Filippova, 1984 2. <i>Hyalomma</i> Schulze, 1919 3. <i>Hyalomma</i> Koch, 1844
<i>Boophilus</i> Curtice, 1891	3	1. <i>Boophilus</i> Curtice, 1891 2. <i>Uroboophilus</i> Minning, 1934

Примечание. * — роды и подроды приведены в систематическом порядке по Филипповой (1977, 1997).

Подроды в своем большинстве были обоснованы (как и роды) по половозрелой фазе. Подродовая дифференциация фауны Палеарктики более других фаун подверглась современным ревизиям на основе изучения всех активных фаз онтогенеза. Эти ревизии показали, что в пределах одного рода между подродами также существуют hiatus на всех соответствующих фазах. При этом часто имеющий место у всех видов подрода по мере линек на следующую фазу «перелом» в наружном строении тех или иных органов создает интегральный дифференциальный признак, характеризующий весь активный отрезок онтогенеза того или иного подрода (Филиппова, 1977, 1997; Коллекция ЗИН РАН).

При ревизии подродовой дифференциации в пределах фауны Палеарктики нами учтены данные литературы прежде всего по видам южных территорий этой зоогеографической области, отсутствующим в Коллекции ЗИН РАН. Учтены также и разрозненные данные литературы по другим зоогеографическим областям, имеющие отношение к рассматриваемым в настоящей статье вопросам (Arthur, 1960; Kaiser, Hoogstraal, 1964; Singh, Dhanda, 1965; Филиппова, 1984; Hoogstraal, Kim, 1985; Walker et al., 2000, и др.).

Особенности дифференциации групп видов и их состав в под родах палеарктической фауны

В соответствии с МКЗН (2000, статьи 6.2 и 23.3.3) мы употребляем понятие «группа (комплекс) видов» в качестве таксономического интеркалярного объединения близких видов внутри рода на сравнительно-онтогенетиче-

ской основе. Группа видов получает название произвольно по одному из видов, в нее входящих, типового вида не имеет, но подчиняется номенклатурным правилам приоритета. Уточнены донныне не соблюдающиеся нормы написания: название группы состоит только из одного слова — названия вида, давшего название группе, и пишется со строчной буквы. В сем. Ixodidae у разных авторов в некоторых случаях одна и та же группа видов получила несколько разных по сути или написанию названий. Ниже мы проанализируем такую ситуацию для группы видов, широко вошедшую в публикации не только таксономического и паразитологического профиля, но и в публикации по медицинским дисциплинам.

При выделении групп видов в сем. Ixodidae в наших исследованиях закрепилось правило — учитывать морфологические особенности всех активных фаз онтогенеза, а не только половозрелой фазы. Однако в отличие от выше проанализированной дифференциации родов и подродов предлагаемое группирование видов внутри подрода может основываться на морфологической дискретности всех 3 соответствующих фаз онтогенеза или на дискретности только 1—2 фаз. При этом дифференциальными признаками на разных фазах могут служить разные органы или их структуры. Это объясняется как появлением в результате линек личинки на нимфу и нимфы на половозрелую фазу новых органов и структур или заметным их преобразованием, так и фенетическим проявлением среди видов подрода неоднозначного на протяжении жизненного цикла уровня дивергенции.

Небогатая родами, но с хорошо изученным подродовым составом палеарктическая фауна иксодид характеризуется достаточно высокой степенью изученности некоторых групп близких видов внутри некоторых, наиболее обширных подродов. В табл. 2 приведен видовой состав некоторых групп из числа тех, для которых он поддается морфологическому обоснованию.

Таблица 2
Наиболее изученные группы видов в фауне Палеарктики
Table 2. Must studied species complexes of the Palearctic fauna

Роды и подроды	Группа	Состав видов	Источник выделения
<i>Ixodes:</i> <i>Ixodes</i>	<i>persulcatus</i>	<i>I. persulcatus</i> Schulze, 1930 <i>I. pavlovskyi</i> Pomerantzev, 1946 (с 2 подвидами) <i>I. kashmiricus</i> Pomerantzev, 1948 <i>I. nipponensis</i> Kitaoka et Saito, 1967 <i>I. kazakstani</i> Olenov et Sorokoumov, 1934 <i>I. ricinus</i> (Linnaeus, 1758)	Филиппова, 1969 (с дополнением: Филиппова, 1973)
	<i>redikorzevi</i>	<i>I. redikorzevi</i> Olenov, 1927 (с 2 подвидами) <i>I. eldaricus</i> Djaparidze, 1950 <i>I. occultus</i> Pomerantzev, 1946 <i>I. laguri</i> Olenov, 1929 (с 3 подвидами)	Данная статья
<i>Pholeoixodes</i>	<i>crenulatus</i>	<i>I. crenulatus</i> Koch, 1844 <i>I. kaiseri</i> Arthur, 1957	Филиппова, 1999
<i>Haemaphysalis:</i> <i>Ornithophysalis</i>	<i>caucasica</i>	<i>Hm. caucasica</i> Olenov, 1928 <i>Hm. hispanica</i> Gil Collado, 1938	Данная статья

Таблица 2 (продолжение)

Роды и подроды	Группа	Состав видов	Источник выделения
<i>Haemaphysalis</i>	<i>phasiana</i>	<i>Hm. phasiana</i> Saito et al., 1974	Данная статья
	<i>concinna</i>	<i>Hm. pavlovskyi</i> Pospelova-Shtrom, 1935	Hoogstraal, Kim, 1985 (с изменениями: Филиппова, 1997)
		<i>Hm. concinna</i> Koch, 1844	
		<i>Hm. kutchensis</i> Hoogstraal et Trapido, 1963	
<i>Kaiseriana</i>	<i>flava</i>	<i>Hm. fujisana</i> Kitaoka et Saito, 1970	Hoogstraal, Kim, 1985
		<i>Hm. flava</i> Neumann, 1897	
		<i>Hm. megaspinosa</i> Saito, 1969	
	<i>japonica</i>	<i>Hm. japonica</i> Warburton, 1908 (с 2 под- видами)	То же
<i>Rhipistoma</i>	<i>bispinosa</i>	<i>Hm. longicornis</i> Neumann, 1901	» »
		<i>Hm. mageshimaensis</i> Saito et Hoogstraal, 1973	
<i>Dermacentor:</i> <i>Serdjukovia</i>	<i>erinacei</i>	<i>Hm. yeni</i> Toumanoff, 1944	» »
		<i>Hm. erinacei</i> Pavesi, 1884 (с 3 подвида- ми)	
<i>Rhipicephalus:</i> <i>Rhipicephalus</i>	<i>marginatus</i>	<i>D. marginatus</i> (Sulzer, 1976)	Филиппова, 1999
		<i>D. ushakovae</i> Filippova et Panova, 1987	
		<i>D. niveus</i> Neumann, 1897	
		<i>D. silvarum</i> Olenov, 1931	
<i>Hyalomma:</i> <i>Euhyalomma</i>	<i>sanguineus</i>	<i>R. sanguineus</i> (Latreille, 1806)	Pegram et al., 1987a, b (с дополнением: Филиппова, 1999)
		<i>R. turanicus</i> Pomerantzev, 1940	
		<i>R. rossicus</i> Yakimov et Kohl-Yakimova, 1911	
		<i>R. pumilio</i> Schulze, 1935	
<i>Hyalomma:</i> <i>Euhyalomma</i>	<i>asiaticum</i>	<i>Hl. asiaticum</i> Schulze et Schlottke, 1929 (с 3 подвидами)	Филиппова, 1999 (с дополнением: Апанаскевич, 2002)
		<i>Hl. dromedarii</i> Koch, 1844	
		<i>Hl. schulzei</i> Olenov, 1931	
		<i>Hl. scupense</i> Schulze, 1928 (с 2 сезон- ными экотипами)	

Рассмотрим некоторые варианты дифференциации групп внутри подрода (во избежание повторений родовую и подродовую принадлежность см. в табл. 2). Группы *persulcatus* и *redikorzevi* очень близки в таксономическом и сравнительно-морфологическом отношениях. При обзоре видов в объеме всех активных фаз прежде всего выявляются свойства каждой группы: короткощетинковый (более вариабельный) у первой группы и длиннощетинковый у второй. Короткощетинковый хетом группы *persulcatus* характеризуется либо у всех фаз одинаковой формой щетинок и одинаковой их длиной на скутуме и аллоскутуме, которую для каждой фазы видов рода *Ixodes* принято считать короткой, либо длиной щетинок аллоскутума незначительно (в среднем в 1.2 раза) превышающей таковую скутума. На половозрелой фазе у некоторых видов такие пропорции выражены не по всей

площади скутума или аллоскутума, а в определенных зонах, что отражено в видовых описаниях (Филиппова, 1977). Такие же тенденции свойственны обеим неполовозрелым фазам *I. persulcatus*, *I. pavlovskiyi*, личинке *I. kazakstani*, нимфе *I. kashmiricus*. Нарушения тенденции выражаются в изменении пропорций до превышения длины щетинок аллоскутума таковой на скутуме в среднем до 1.5 раз, что сопровождается изменением формы некоторых щетинок аллоскутума от сужающейся к вершине до параллельносторонней. «Нарушители» в указанных пределах — обе неполовозрелые фазы *I. ricinus* и *I. nipponensis*, нимфа *I. kazakstani*. Длиннощетинковый хетом группы *redikorzevi* при большей стабильности характеризуется параметрами щетинок, которые для каждой фазы принято считать длинными или очень длинными. При этом щетинки на скутуме хотя бы в определенных зонах длиннее щетинок аллоскутума, что создает легко отличимый глазомерно габитус. Еще одно отличие касается строения гипостом самца. У видов группы *persulcatus* гипостом мощный, с хорошо развитыми, крупными и заостренными боковыми зубцами, его вершина почти достигает вершины пальп; нетрудно представить, что такой гипостом способен удерживать самца в покровах прокормителя, хотя достоверных случаев полноценного питания не зарегистрировано. Однако основная функция гипостом самца видов рода *Ixodes* — проникновение через генитальную щель самки в полость влагалища и удержание самца *in sorula* при акте закрепления сперматофора. У близких видов группы *persulcatus*, тесно сообитающих в симпатрических ареалах (вплоть до одновременного вылавливания на флаг в равном количестве), габариты гипостом самца исключают межвидовую копуляцию, что является морфологической составляющей прекопуляционного механизма репродуктивной изоляции (Филиппова, 2001, 2002; Filippova, 2002). У видов группы *redikorzevi* гипостом слабый, с редуцированными боковыми зубцами, укороченный. Случаи присасывания к хозяину неизвестны даже у видов с норным паразитизмом. Несмотря на то что вопрос о существовании морфологического барьера в составе механизма репродуктивной изоляции в ограниченных зонах симпатрии ареалов *I. redikorzevi* и *I. laguri* не изучен, различие степени редукции гипостом в данных группах, по-видимому, сопровождается различие функциональной нагрузки при копуляции. Отметим, что все виды группы *persulcatus* характеризуются пастбищным типом паразитизма и биотопически связаны с разными типами лесов по всей теплоумеренной территории Палеарктики. В группе *redikorzevi* имеются виды как с пастбищным типом паразитизма, так и с норным, а носителю названия группы первый тип присущ при обитании в южных горных лесах, а второй — в открытых, степных биотопах. Территориально виды группы связаны с Туранской и Средиземноморской провинциями Палеарктики.

Группы подрода *Ornithophysalis* характеризуются своеобразным строением гнатосомы. В группе *caucasica* II членик пальп вентрально имеет на всех фазах направленный назад отчетливый зубец, тогда как латеральная сторона этого членика вогнута полого. В группе *phasiana* у всех фаз вентральный зубец на II членике отсутствует или очень пологий, в виде широкой дуги, а вогнутость латеральной стороны очень резкая, в виде угла, от вершины которого на II членике дорсально и вентрально проходят борозды, придающие задней части членика форму крыла; это особенно четко выражено у обоих полов.

Группы подрода *Haemaphysalis*, кроме вида *H. concinna*, имеющего транс-палеарктический ареал, представлены лишь на самых юго-восточных территориях Палеарктики. Они довольно четко различаются с полным или час-

тичным охватом фаз. В группе *flava* все фазы и оба пола характеризуются прогрессивным увеличением задних наружных зубцов кокс по направлению спереди назад. Тогда как всем другим группам подрода свойственно на всех фазах отчетливое уменьшение размеров зубцов в том же направлении. Группа *japonica* характеризуется отсутствием боковых склеритов генитального отверстия самки, тогда как группы *concinna* и *flava* эти склериты имеют; вероятно, проявление этого признака также связано с функцией копуляции. Остальные группы этого рода, приведенные в табл. 2, отличаются признаками своих подродов.

Изучение дифференциации групп на сравнительно-морфологической основе сделало только первые шаги и должно быть продолжено.

Значение таксономического объединения группа видов для зоологических, паразитологических и медицинских аспектов изучения иксодовых клещей

Диапазон мотивации интереса к изучению иксодовых клещей на этом таксономическом уровне обширен. Особенный интерес к всестороннему изучению групп близкородственных видов возник во всем мире в конце прошлого столетия, когда наряду с нарастающими данными об эпидемиологическом значении некоторых близких видов номинативного подрода рода *Ixodes* проявились связи некоторых групп близкородственных видов-переносчиков с близкородственными видами патогенов. Здесь нельзя не назвать такой круг аспектов изучения вопросов природной очаговости трансмиссивных болезней, как реконструкции процессов генезиса ареалов доказанных видов-переносчиков и их близких родственников, а также интерес к реконструкции процессов микроэволюции среди видов-переносчиков и реконструкции вариантов механизмов репродуктивной изоляции близкородственных видов-переносчиков в зависимости от вариантов процессов микроэволюции и генезиса ареалов.

Сложность и значимость таксономических аспектов изучения объединения группа видов у иксодовых клещей наиболее наглядно проявились в истории изучения видов группы *persulcatus*, принадлежащих к подроду *Ixodes*, насчитывающему в мировой фауне порядка 70 видов. Здесь прежде всего необходимо внести уточнения в разноречивые названия группы, включающей по общему мнению самых опасных переносчиков возбудителей клещевого энцефалита, иксодового клещевого боррелиоза, бабезиоза и других природно-очаговых болезней человека.

Для иксодовых клещей понятие группа видов в качестве таксономического интеркалярного объединения близких видов впервые было введено нами внутри номинативного подрода рода *Ixodes* в публикациях под названием «О видах группы *Ixodes persulcatus*» (Филиппова, Ушакова, 1967, 1968: Сообщения I и III). Представление о родственных связях, первоначально отнесенных к группе *persulcatus* 2 видов — *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi*, основывалось на сравнительно-онтогенетических данных. Подразумевавшееся продолжение изучения таксономических аспектов переноса вирусов клещевого энцефалита, и, следовательно, группы *persulcatus*, было последовательно осуществлено по мере целенаправленного накопления материалов путем экспедиционных сборов, культивирования в лаборатории и любезным предоставлением некоторых материалов зарубежными коллегами. Затем к группе *persulcatus* были отнесены помимо указанных 2 видов палеарктические

виды *I. nipponensis* и *I. kazakstani*, по преимуществу индомалайский вид *I. kashmiricus*, индомалайские — *I. nuttallianus* Schulze, 1930, *I. ovatus* Neumann, 1899 (Филиппова, 1969). В сообществах VI и VII под названием «О видах группы *persulcatus*» (Филиппова, 1971, 1973) и других (Filippova, 1971, 1991) был расширен состав группы *persulcatus* включением в нее видов: палеарктического *I. ricinus*, индомалайского *I. hyatti* Clifford, Hoogstraal et Kohls, 1971, неарктических — *I. pacificus*, *I. jellisoni* Cooley et Kohls, 1938, *I. muris* Bishop et Smith, 1937, *I. scapularis* Say, 1821, *I. dammini* Spielman et al., 1979 и *I. dentatus* Marx, 1899. В цитированных статьях, т. е. до открытия болезни Лайма и ее возбудителя, была обоснована гипотеза о путях формирования в пространстве и времени ареалов видов этой группы в связи с возможными направлениями филогенеза в группе *persulcatus*.

Почти одновременно, также по соображениям эпидемиологической значимости, английские авторы (Snow, Arthur, 1970) выделили в пределах подрода *Ixodes* в группу *ricinus* 4 вида теплоумеренной зоны Голарктики — палеарктические. *I. ricinus*, *I. persulcatus*, *I. nipponensis* и неарктический *I. pacificus*. Как видим, состав группы *ricinus* у авторов полностью укладывается в таковой группе *persulcatus*, обоснованной нами в 1967—1969 гг. Согласно МКЗН (2000), приоритет имеет название: группа *persulcatus*.

Следующий этап интереса к изучению группы *persulcatus* был продиктован переоткрытием болезни Лайма, описанием ее возбудителя — *Borrelia burgdorferi* Johnson et al., 1984, выявлением видов-переносчиков и широкого распространения природных очагов этой болезни сначала в США (Burgdorfer et al., 1982; Burgdorfer, Keirans, 1984; Burgdorfer et al., 1985; Burgdorfer, Gage, 1987; Lane, Burgdorfer, 1988, и др.) и странах Западной Европы (Barbour et al., 1983; Aeschlimann et al., 1987; Schmidt et al., 1987, и др.), а затем широко по всей теплоумеренной лесной зоне Голарктики и эпизодически на других территориях (Коренберг, Крючечников и др., 1987; Коренберг, Щербаков и др., 1987; Крючечников и др., 1988).

Подытожив приведенные выше и многие другие источники мировой литературы, охватывающие только первое десятилетие изучения иксодового боррелиоза (болезни Лайма), мы убедились, что основными переносчиками боррелий (в этот период *B. burgdorferi* s. lato) человеку служат: в Европе — *I. ricinus*, в Восточной Европе—Азии — *I. persulcatus*, в Восточной Америке — *I. scapularis*, в Западной — *I. pacificus*. Уже на этом этапе впервые нами были сделаны выводы о коэволюции видов-переносчиков из таксономической группы *persulcatus* и возбудителя болезни Лайма, а также о возможном сборном таксономическом характере последнего при широком спектре коадаптаций с видами-переносчиками (Филиппова, 1990: с. 264 и 267 — Summary).

К настоящему времени литература только по паразитологическим аспектам иксодовых боррелиозов насчитывает многие сотни источников. Подтвердились все предположения, высказанные нами на основании таксономических знаний о переносчиках: из состава *B. burgdorferi* s. lato выделена группа геновидов-возбудителей боррелиоза человека и диких животных, тесно связанных с видами группы *persulcatus*. Проанализированы возможные пути коэволюции видов группы *persulcatus* и геновидов боррелий. Продолжает выявляться круг адаптаций в системах вид переносчика—геновид возбудителя (Коренберг, 1996, 2005). По всему нозоареалу установлены и другие виды и не только рода *Ixodes*, спонтанные носители боррелий. Но либо они не контактируют с человеком в силу своих биологических особенностей, либо геновиды боррелий и их патогенные свойства не установлены.

Для азиатской части России актуален факт выявления в качестве переносчика вида *I. pavlovskyi* — одного из первых, отнесенного нами к группе *persulcatus* при ее обосновании (Горелова и др., 2001).

В целях целостной таксономической оценки группы *persulcatus* и в связи с исключительной важностью ее причастности к проблеме природной очаговой болезни Лайма сделаем отступление от рассмотрения вопроса о группе *persulcatus* в пределах только палеарктической фауны.

Как следует из изложенного выше, нам удалось проанализировать с таксономических позиций состав группы *persulcatus* неарктической фауны еще до открытия роли ее видов в переносе возбудителей болезни Лайма. Однако эти данные длительный период не цитировались американскими авторами, среди которых первое упоминание о данной группе (под названием группа *I. (I.) ricinus* в составе 3, ранее отнесенных к ней нами видов) принадлежит американскому иксодологу Хугстраалу (Hoogstraal, 1981). Последующие авторы обращаются к данной группе в связи с подозрением переноса еще не обнаруженного, а затем и обнаруженного возбудителя болезни Лайма в США (Burgdorfer, Keirans, 1983; Hoogstraal, 1986, и др.). Они причисляют к ней трансамериканский вид *I. affinis* Neumann, 1899 и неотропический *I. pararicinus* Keirans et al., 1985. Вскоре доктор Хугстраал (Hoogstraal, 1986, с. 28) специально в связи с проблемой болезни Лайма акцентировал внимание на значении наших исследований по расшифровке видового состава группы *persulcatus*, называя ее группа *I. (I.) ricinus-persulcatus*. Нельзя не отметить несколько негативных факторов таксономического содержания. Цитированные работы (как и все другие американских авторов этого периода, которые, однако, не содержат какой-либо новой информации) не приводят обоснования, какие признаки каких фаз побудили их признать данную группу. Виды, отнесенные к данной группе одними авторами, теряются у других авторов без объяснений. Не найден консенсус в вопросе о таксономическом статусе основных переносчиков боррелий человеку в восточной части Северной Америки *U. scapularis* и *I. dammini*.

Следует отметить, что представления о видовом составе некоторых групп и степени родственных связей видов внутри групп, предложенные нами на сравнительно-онтогенетической основе в рамках морфологической концепции вида, затем были сопровождаемы реконструкциями геохронологических характеристик генезиса ареалов и вариантов формирования механизмов репродуктивной изоляции в зависимости от вариантов путей микроэволюции (Филиппова, 2001, 2002, 2003, 2004). В этих данных нашли объяснения как существование тесного сообитания близких видов в обширных зонах трансгрессии их ареалов, так и неоднозначное происхождение таких зон (Филиппова, 1999, 2001; Filippova, 2002).

Со второй половины 1990-х годов к изучению родственных отношений на разных таксономических уровнях сем. Ixodidae стали привлекать молекулярные методы. В связи с задачами данной статьи нас интересуют данные о родственных отношениях между видами внутри под родов, т. е. между группами видов и внутри групп видов, затрагивающие палеарктическую фауну. Публикации, касающиеся видов группы *persulcatus*, подтвердили как состав этой группы, так и неравнозначные родственные связи, установленные нами на сравнительно-онтогенетической основе в рамках морфологической концепции вида. Этот факт отмечают авторы, цитирующие наши публикации 1970-х годов; в частности, они подтверждают наш вывод (Филиппова, 1973) о более тесных родственных связях палеарктических видов *I. persulcatus*, *I. pavlovskyi*, *I. nipponensis* с неарктическим *I. pacificus*, нежели с

палеарктическим *I. ricinus* (Fukunaga et al., 2000). Другие авторы (Xu et al., 2003) пришли к аналогичным выводам. Но, игнорируя данные серии цитированных выше наших статей 1960—1970-х годов на эту тему и цитируя лишь тезисы 1991 г., посвященные генезису ареалов группы *persulcatus* в объеме Голарктики, не зная или игнорируя данные американских авторов о подтверждении состава группы сравнительно-онтогенетическими данными (Keirans et al., 1999), игнорируя основанные на молекулярных методах обстоятельные данные цитированных выше авторов (Fukunaga et al., 2000), приписали «свои» выводы исключительно заслугам молекулярного метода.

Молекулярные методы подтвердили компактность группы *sanguineus* и расстановку родственных связей видов внутри номинативного подрода рода *Rhipicephalus*: они более тесные между палеарктическими видами, чем между ними и видами эфиопской фауны. Исследование проведено в соавторстве с немецкими коллегами (Zahler et al., 1997) на палеарктических видах из коллекции ЗИН РАН, определенных мною. К таким же выводам позже пришли австралийские авторы (Murrell, Barker, 2003) на материале неизвестного происхождения (см. с. 000), к сожалению не знакомые с только что цитированными выше данными.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

У иксодовых клещей таксономическое понятие группа видов отражает филетические отношения видов внутри подрода, выявленные сравнительно-онтогенетическим методом в рамках морфологической концепции вида. Это понятие получило признание во многих областях изучения иксодовых клещей.

Выделение таксономических групп близких видов сначала мотивировалось общезоологическими и паразитологическими аспектами изучения иксодовых клещей. Данные о составе групп видов в пределах подрода, особенностях ареала как каждого вида, так и любой конкретной группы, типе паразитизма, биотопических связях, а также разнообразии морфологической и паразито-хозяйственных преобразований в онтогенезе каждого из видов той или иной группы стали основой для реконструкции факторов и путей дивергенции в процессе микроэволюции. На подобных данных реконструирован генезис по преимуществу голарктического ареала группы *persulcatus* на базе сопряженной истории ареалов отдельных видов, в том числе важнейших переносчиков в Палеарктике и Неарктике (Филиппова, 1971, 1973; Балашов, 1989; Filippova, 1991, 1999, 2002). Та же основа послужила для реконструкции прекопуляционных и посткопуляционных механизмов репродуктивной изоляции в зонах трансгрессии ареалов близких видов в зависимости от аллопатрического или симпатрического путей видообразования (Филиппова, 2001, 2002, 2003).

Родство видов внутри группы дает основание предполагать наличие у них общности свойств внутренней среды, пригодной для той или иной группы близкородственных патогенов, что послужило предпосылкой коэволюции некоторых групп флавовирусов, бореллий, бабезий именно с группой (*persulcatus*) видов-переносчиков, а не только с одним из них. Вместе с тем своеобразие в микроэволюционных процессах, геохронологическая, экологическая и биохимическая видоспецифичность внутри группы способствовали формированию коадаптаций в системах: виды группы *persulcatus*—

виды (штаммы, геновиды) определенных групп флавовирусов, боррелий, бабезий (Филиппова, 1990; Коренберг, 1996, 2005).

Знаменательно, что в отношении боррелий объективная основа для изучения закономерностей специфики взаимоотношений: группа видов иксодовых клещей — группа видов возбудителей, заложена значительно раньше установления этих закономерностей и даже раньше открытия, патогенных боррелий, передаваемых человеку иксодовыми клещами. Так случилось с боррелиями, связанными с видами иксодовых клещей группы *persulcatus*, которая была обоснована в плане изучения таксономических аспектов природной очаговости клещевого энцефалита: были выявлены преимущественные связи флавовирусов-возбудителей клещевого энцефалита с видами-переносчиками группы *persulcatus* (Филиппова, 1969, 1971, 1973).

Здесь мы имеем возможность констатировать прогностическую роль таксономического понятия группа видов в действии. Напомним о том, что при анализе таксономических аспектов переноса болезни Лайма в тот период, когда в Палеарктике были установлены только 2 вида-переносчика, а возбудителя по всему голарктическому нозоареалу относили к единственному виду (*B. burgdorferi*), мы высказали предположение о том, что по мере исследований может оказаться больше и видов-возбудителей, и видов-переносчиков (Филиппова, 1990). Это предположение сбылось.

Первоначальные данные о коэволюции палеарктических видов-переносчиков группы *persulcatus* с группами видов-возбудителей, в частности с боррелиями, постоянно пополняются с обеих сторон. В группе *B. burgdorferi* s. lato выявлены патогенные геновиды боррелий *B. burgdorferi* s. str., *B. afzelii*, *B. garinii* и особенности их связей с *I. ricinus* и *I. persulcatus*, *I. pavlovskyi*. В данной группе боррелий намечаются дальнейшие подтверждения статуса геновида (Коренберг, 1996, 2005). Установлено спонтанное носительство *B. garinii* видом *I. pavlovskyi* (Горелова и др., 2001).

С позиций таксономических аспектов изучения вопросов переноса иксодовыми клещами возбудителей особо опасных природноочаговых болезней человеку существенно подчеркнуть следующее. Чем глубже изучены разносторонние характеристики групп видов, включающих переносчиков, тем выше прогностическое значение таких данных для выявления видов-переносчиков, их коадаптаций с возбудителями, нозоареалов, эпидемиологических прогнозов и т. д. Мы связываем причины широкого признания объединения группа видов с объективностью его филетической природы, выявленной на основании далеко не исчерпавшего себя в исследованиях по систематике иксодовых клещей сравнительно-морфологического метода.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа проведена с использованием коллекции ЗИН РАН (УФК ЗИН регистр. № 2-2.20), контракт с Роснаукой № 02.452.11.7031. (2006-РИ-26.0/001/070).

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

Список литературы

- Апанаскевич Д. А. 2002. Дифференциация по преимагинальным фазам видов группы *Hyalomma asiaticum* (Ixodidae) в областях их симпатрии. Паразитология. 36 (4) : 271—279.
- Балашов Ю. С. 1989. Козволюция иксодовых клещей и наземных позвоночных. Паразитология. 33 (6) : 457—468.
- Горелова Н. Б., Коренберг Э. И., Филиппов Н. А., Постик Д. 2001. Первая изоляция патогенных для человека боррелий от клещей *Ixodes pavlovskyi* Rom. ДАН. 378 (4) : 558—559.
- Коренберг Э. И. 1996. Таксономия, филогенетические связи и области формирования спирохет рода *Borrelia*, передающихся иксодовыми клещами. Успехи соврем. биол. 116 (4) : 389—406.
- Коренберг Э. И. 2005. Преадаптивное происхождение возбудителей природноочаговых зоонозов. Успехи соврем. биол. 125 (2) : 131—139.
- Коренберг Э. И., Крючечников В. Н., Ковалевский Ю. В., Щербаков С. В., Кузнецова Р. И., Левин М. А. 1987. Клещ *Ixodes persulcatus* Schulze — новый переносчик *Borrelia burgdorferi*. ДАН СССР. 297 (5) : 1268—1270.
- Коренберг Э. И., Щербаков С. В., Крючечников В. Н. 1987. Материалы по распространению болезни Лайма в СССР. Мед. паразитол. 2 : 71—73.
- Крючечников В. Н., Коренберг Э. И., Щербаков С. В., Ковалевский Ю. В., Левин М. А. 1988. Идентификация боррелий, изолированных в СССР от клещей *Ixodes persulcatus* Schulze. Журн. микробиол., эпидемиол., иммунол. 12 : 41—44.
- Международный кодекс зоологической номенклатуры. 2000. СПб. 221 с.
- Филиппова Н. А. 1969. Таксономические аспекты изучения клещей рода *Ixodes* Latr. (Ixodoidea, Ixodidae) — переносчиков вирусов клещевого энцефалита. Энтомол. обозр. 48 (3) : 676—688.
- Филиппова Н. А. 1971. О видах группы *Ixodes persulcatus* (Parasitiformes, Ixodidae). VI. Особенности ареалов *I. pavlovskyi* Rom. и *I. persulcatus* Schulze в связи с их палеогенезом. Паразитология. 5 (5) : 385—391.
- Филиппова Н. А. 1973. О видах группы *Ixodes persulcatus* (Parasitiformes, Ixodidae). VII. Палеогенез южной ветви группы *Ixodes persulcatus* и взаимоотношения с *I. ricinus* (L.). Паразитология. 7 (1) : 3—13.
- Филиппова Н. А. 1977. Иксодовые клещи подсем. Ixodinae. Л.: Наука. 393 с. [Фауна СССР. Паукообразные. 4 (4)].
- Филиппова Н. А. 1984. Таксономический состав клещей семейства Ixodidae (Acarina, Parasitiformes) в фауне СССР и перспективы его изучения. Паразитол. сб. Л.: Наука. 32 : 61—78.
- Филиппова Н. А. 1990. Таксономические аспекты переноса возбудителей болезни Лайма. Паразитология. 24 (4) : 257—267.
- Филиппова Н. А. 1997. Иксодовые клещи подсем. Amblyomminae. СПб.: Наука. 436 с. [Фауна России. Паукообразные. 4 (5)].
- Филиппова Н. А. 1999. Симпатрия близкородственных видов иксодовых клещей и ее возможная роль в паразитарных системах природных очагов трансмиссивных болезней. Паразитология. 33 (3) : 223—241.
- Филиппова Н. А. 2001. Многоступенчатый механизм репродуктивной изоляции близкородственных видов *Ixodes persulcatus* и *I. pavlovskyi* (Ixodidae) в области симпатрии. Паразитология. 35 (5) : 361—375.
- Филиппова Н. А. 2002. Место морфологического барьера в механизмах репродуктивной изоляции, действующих в областях симпатрии близкородственных видов *Ixodes persulcatus*—*I. pavlovskyi* и *I. persulcatus*—*I. ricinus* (Ixodidae). Паразитология. 36 (6) : 457—468.
- Филиппова Н. А. 2003. Переисследование типовых серий *Hyalomma scupense* Schulze, 1918 и *H. detritum* Schulze, 1919 (Acari: Ixodidae) в связи с вопросом микроэволюции в пределах этого рода. Паразитология. 37 (6) : 455—461.
- Филиппова Н. А. 2004. Изменчивость рисунка дорсальных покровов идиосомы и других фенотипических признаков как проявление микроэволюции вида *Dermacentor marginatus* (Acari: Ixodidae). Паразитология. 38 (5) : 369—387.
- Филиппова Н. А., Ушакова Г. В. 1967. О видах группы *Ixodes persulcatus* (Parasitiformes, Ixodidae). I. *I. pavlovskyi* Rom. в Восточном Казахстане; переписание самки и описание самца. Паразитология. 1 (4) : 269—278.

- Филиппова Н. А., Ушакова Г. В. 1968. О видах группы *Ixodes persulcatus* (Parasitiformes, Ixodidae). II. К диагностике личинок и нимф *Ixodes pavlovskyi* Ром. и *I. persulcatus* Schulze из Восточного Казахстана. Паразитология. 2 (6) : 535—542.
- Aeschlimann A., Chamot E., Gigon F., Jeanneret P., Kessler D., Walther Ch. 1987. *Borrelia burgdorferi* in Switzerland. Zbl. Bakt. Hyg. Ser. A. 263 (3) : 450—458.
- Arthur D. R. 1960. Ticks. A monograph of the Ixodoidea. 5. Cambridge Univ. Press. 250 p.
- Barbour A., Burgdorfer W., Hayes S., Peter O., Aeschlimann A. 1983. Isolation of a cultivable spirochete from *Ixodes ricinus* ticks of Switzerland. Curr. Microbiol. 8 : 123—126.
- Burgdorfer W., Barbour A. Y., Hayes S. F., Benach Y. L., Grunwaldt E., Davis Y. P. 1982. Lyme disease — a tick born spirochetosis? Science. 216 : 1317—1319.
- Burgdorfer W., Gage K. L. 1987. Susceptibility of the blacklegged tick, *Ixodes scapularis* to the Lyme disease spirochete, *Borrelia burgdorferi*. Zbl. Bakt., Hyg. Ser. A. 263 (1) : 15—29.
- Burgdorfer W., Keirans J. E. 1983. Ticks and Lyme disease in the United States. Ann. Intern. Medicine. 99 (1) : 121.
- Burgdorfer W., Lane R. S., Barbour A. Y., Gresbring R. A., Anderson T. R. 1985. The western blacklegged tick, *Ixodes pacificus*: a vector of *Borrelia burgdorferi*. Journ. Trop. Med. Hyg. 34 : 925—930.
- Filippova N. A. 1971. Some distributional peculiarities of species belonging to the *Ixodes persulcatus* group. Proceeding 3rd Intern. Congress Acarology. Prague. 463—465.
- Filippova N. A. 1991. A hypothesis for the paleogenesis of the distribution of the main vectors for Lyme disease. Modern Acarology. Academia, Prague a. SPB Academic Publishing. 1 : 109—118.
- Filippova N. A. 1999. Systematic relations of the *Ixodes ricinus* complex in the Palearctic fauna region. Acarology IX Proceedings. 2. Columbus, Ohio. 355—361.
- Filippova N. A. 2002. Forms of sympatry and possible ways of microevolution of closely related species of the group *Ixodes ricinus-persulcatus* (Ixodidae). Acta Zoologica Lituania. 12 (3) : 215—227.
- Fukunaga M., Yabuki V., Hamase A., Oliver J. H., Nakao M. 2000. Molecular phylogenetic analysis of ixodid ticks based on the ribosomal DNA spacer, internal transcribed spacer 2, sequences. Journ. Parasitol. 86 (1) : 38—43.
- Hoogstraal H. 1981. Changing patterns of tickborne diseases in modern society. Ann. Rev. Entomol. 268 : 75—99.
- Hoogstraal H. H. 1986. Theobald Smith: his scientific work and impact. Bull. entomol. Soc. America. 32 (1) : 22—35.
- Hoogstraal H., Kim K. Ch. 1985. Tick and mammal coevolution, with emphasis on *Haemaphysalis*. In: Coevolution of Parasitic Arthropods and Mammals. New York. 505—568.
- Kaiser M., Hoogstraal H. 1964. The *Hyalomma* ticks (Ixodoidea, Ixodidae) of Pakistan, India, and Ceylon, with keys to subgenera and species. Acarologia, 6 (2) : 257—286.
- Keirans J. E., Needham G. R., Oliver J. H. 1999. The *Ixodes ricinus* complex worldwide: diagnosis of the species in the complex, host and distribution. Acarology IX Proceedings. 2. Columbus, Ohio. 341—347.
- Lane R. S., Burgdorfer W. 1987. Transovarial and transstadial passage of *Borrelia burgdorferi* in the western blacklegged tick, *Ixodes pacificus* (Acari: Ixodidae). Amer. Journ. Trop. Med. Hyg. 37 : 188—192.
- Murrell A., Barker S. C. 2003. Synonymy of *Boophilus* Curtice, 1891 with *Rhipicephalus* Koch, 1844 (Acari: Ixodidae). Systematic Parasitology. 56 : 169—172.
- Pegram R. G., Clifford C. M., Walker J. B., Keirans J. E. 1987a. Clarification of the *Rhipicephalus sanguineus* group (Acari: Ixodoidea, Ixodidae). I. *R. sulcatus* Neumann, 1908 and *R. turanicus* Pomerantsev, 1936. Systematic Parasitology. 10 : 3—26.
- Pegram R. G., Keirans J. E., Clifford C. M., Walker J. B. 1987b. Clarification of the *Rhipicephalus sanguineus* group (Acari, Ixodoidea, Ixodidae). II. *R. sanguineus* (Latreille, 1806) and related species. Systematic Parasitology. 10 : 27—44.
- Schmidt R., Kabatzki J., Hartung S., Ackermann R. 1987. Erythema chronicum migrans disease in the Federal Republic of Germany. Zbl. Bakt. Hyg. Ser. A. 263 (3) : 435—441.
- Singh K. R., Dhanda V. 1965. Description and Keys of immature stages of some species of Indian *Hyalomma* Koch, 1844 (Ixodoidea, Ixodidae). Acarologia. 7 (4) : 636—651.
- Snow K. P., Arthur D. R. 1970. Larvae of the *Ixodes ricinus* complex of species. Parasitology. 60 : 27—38.

- Walker J. B., Keirans J. E., Horak I. G. 2000. The genus *Rhipicephalus* (Acari, Ixodidae). A guide to the brown ticks of the world. Cambridge Univ. Press. 643 p.
- Xu G., Fang Q. Q., Keirans J. E., Durden L. A. 2003. Molecular phylogenetic analysis indicate that the *Ixodes ricinus* complex is a paraphyletic group. Journ. Parasitol. 89 (3) : 452–457.
- Yamaguti N., Tipton V. J., Keegan H. L., Toshioka S. 1971. Ticks of Japan, Korea, and the Ryukyu Islands. Brigham Young University Science Bulletin, Biol. Ser. 15 (1) : 1–226.
- Zahler M., Filippova N. A., Morel P. C., Gothe R., Rinder H. 1997. Relationships between species of the *Rhipicephalus sanguineus* group: a molecular approach. Journ. Parasitol. 83 (2) : 302–306.

CHARACTERISTIC FEATURES OF THE RANKS GENUS AND SUBGENUS,
AND AN INTERCALARY RANK «SPECIES COMPLEX» IN IXODID TICKS
(ACARI: IXODIDAE)

N. A. Filippova

Key words: Ixodidae, genus, subgenus, species complex, coevolution of species complex of vectors—species complex of pathogens.

SUMMARY

The work was carried out from the standpoint of the morphological conception of species. Vast collections of the Zoological Institute of the Russian Academy of Science testify to the existence of hiatuses in both genera and subgenera of Palearctic ixodids at all active phases of their ontogenesis. The fact that the subgenera of Palearctic genera have been well studied is noted, and composition of the subgenera is presented. The question of a taxonomic intercalary rank «species complex» is considered in detail in the context of the coevolution between some complexes of closely related species of ixodid ticks and some closely related species (genospecies, strains) of pathogens. The question of the taxonomic rank «species complex» in ixodid ticks as a phyletic species association is postulated on the basis of comparative ontogenetic data. Nomenclature status of the intercalary association «species complex» is specified in conformity with the fourth edition of the International Code of Zoological Nomenclature. Species composition of most studied complexes is presented. Some variants of morphological differentiation between species complexes within subgenus are considered. Significance of the taxonomic concept «species complex» for zoological, parasitological, and medical aspects of the ixodid ticks study was evaluated. Prognostic significance of the rank «species complex» for the study of the relationships between ixodid ticks and pathogens is discussed.