

**СТЕКОЛЬНИКОВ**  
**Александр Анатольевич**

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ И СТРУКТУРА ВИДА У КЛЕЩЕЙ-КРАСНОТЕЛОК**  
**(ACARIFORMES: TROMBICULIDAE)**

03.02.11 – паразитология

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание ученой степени  
доктора биологических наук

Санкт-Петербург – 2017

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Зоологический институт Российской академии наук.

**Официальные оппоненты:**

**Гранович Андрей Игоревич**

доктор биологических наук, профессор ФГБОУ ВО «Санкт-Петербургский государственный университет», заведующий кафедрой зоологии беспозвоночных

**Иешко Евгений Павлович**

доктор биологических наук, профессор ФГБУН «Институт биологии Карельского научного центра РАН», заведующий лабораторией паразитологии животных и растений

**Горбач Вячеслав Васильевич**

доктор биологических наук, профессор кафедры зоологии и экологии ФГБОУ ВО «Петрозаводский государственный университет»

**Ведущая организация:**

ФГАОУ ВО «Тюменский государственный университет»

Защита состоится «      »      2017 г. в «      » часов на заседании диссертационного совета Д 002.223.01, созданного на базе Федерального государственного бюджетного учреждения науки Зоологический институт Российской академии наук, по адресу: 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 1.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Зоологического института РАН, <http://www.zin.ru/>

Автореферат разослан «      »

2017 г.

Ученый секретарь

диссертационного совета

доктор биологических наук

Овчинникова Ольга Георгиевна

## Общая характеристика работы

**Актуальность исследования.** Тромбикулиды – одна из крупнейших групп клещей, по некоторым оценкам включающая более 3000 описанных видов (Brennan, Goff, 1977). Краснотелки на стадии личинки паразитируют практически на всех наземных и амфибиотических позвоночных, от грызунов и ящериц до крупных копытных, хищных и приматов, включая человека. Их укусы вызывают острый дерматит (тромбикулёз), который, помимо сильного зуда, может сопровождаться образованием обширных язв и выпадением волос. В Восточной и Юго-Восточной Азии, в Северной Австралии и некоторых районах Южной Америки краснотелки служат специфическими переносчиками кустарникового тифа (лихорадки цуцугамуши). Выявлена естественная зараженность тромбикулид и другими патогенными микроорганизмами.

Существенным недостатком множества исследований клещей-краснотелок в медицинском и ветеринарном аспекте является неадекватность таксономической базы. Общепринято положение об отсутствии у них хозяйинной специфичности: голодная личинка нападает практически на любое оказавшееся в зоне контакта животное. Однако предпочитаемые взрослыми особями биотопы и места концентрации готовых к нападению личинок различны у разных родов и видов тромбикулид, что приводит к определенной хозяйинной избирательности. В связи с этим понятно, что неверная идентификация предполагаемого или действительного агента тромбикулёза может привести к ошибочным выводам, касающимся эпидемиологии и мер борьбы с этим заболеванием.

Одной из причин недостаточности таксономической базы является отсутствие общепринятой концепции вида у тромбикулид. Фиксация молекулярных признаков до настоящего времени выполнена всего для 30 видов 8 родов, а реальная таксономическая практика по-прежнему основана на морфологии личиночной фазы, которая для подавляющего большинства видов остается единственной описанной фазой жизненного цикла. При этом большую часть использующихся в систематике краснотелок на видовом уровне признаков составляют промеры спинного щита, длина и число щетинок разных типов (плечевые, коксальные, стеральные и др.), а также длина ног. Между тем, все эти признаки обнаруживают существенную внутривидовую изменчивость.

Существующая практика описания каждого хетотаксического варианта и каждой размерной формы в качестве отдельного вида, подвида или «вариации» (Vercammen-Grandjean, 1965; Vercammen-Grandjean, Langston, 1976) неоправданно усложняет систематику краснотелок и делает практически невозможными фаунистические исследования. Для того чтобы изучение нового материала позволило сделать выводы о разнообразии видов на данной территории, генезисе фауны, эпидемиологическом и любом другом прикладном значении данной группы, этот материал должен хотя бы отчасти относиться к ранее известным видам, а не просто давать повод к описанию новых таксонов.

Таким образом, чтобы систематика краснотелок могла обеспечивать

определяемость нового материала, необходимо найти надежные критерии для установления видового таксономического ранга в этой группе клещей. Следует указать масштаб и характер морфологических отличий, соответствующих разнице между внутривидовыми формами, видами и группами близких видов тромбикулид.

**Степень разработанности темы исследования.** Несмотря на то, что высокий уровень внутривидовой изменчивости у клещей-краснотелок является общепризнанным фактом, это явление еще не подвергалось всестороннему исследованию. Довольно подробно были описаны разные виды хетотаксических аномалий (Wang, 1985; Харатов, 2005), в том числе в лабораторной культуре (Goksu et al., 1960), однако сведения о морфометрической изменчивости в лучшем случае ограничивались приведением обычных описательных характеристик (интервалы значений, средние и др.) для нескольких выборок. Единичные замечания о связи метрических признаков с природными условиями в местах сбора (Vercammen-Grandjean, Langston, 1976; Кудряшова, 1998) также делались на основе сравнения двух-трех выборок, что не позволяло оценить достоверность и распространенность этой связи. Известны два случая применения дискриминантного анализа для разграничения близких видов краснотелок (Bennett, Loomis, 1981; Veitch, Southcott, 1984), но авторы не рассматривали условия применимости этой техники и не обсуждали альтернативные методы.

**Цель и задачи работы.** На основе изучения внутривидовой изменчивости по морфологическим признакам в разных таксонах клещей-краснотелок найти критерии для установления видового таксономического ранга в этой группе клещей. Чтобы достичь этой цели, нами были поставлены перед собой следующие задачи:

1. Описать основные формы внутривидовой изменчивости клещей-краснотелок;
2. Установить связь между морфологическими характеристиками клещей одного вида из разных мест сбора и экологическими параметрами мест их обитания;
3. Сравнить характер внутривидовой изменчивости в разных родах тромбикулид;
4. Сопоставить направления внутривидовой изменчивости с межвидовыми различиями в группах близких видов и установить вероятные способы видообразования у краснотелок;
5. Выяснить, каким образом внутривидовая изменчивость отражается на различиях между близкими видами, сопоставить межвидовые различия в целом и в местах пересечения ареалов;
6. Разработать надежную методику диагностики близких видов.

**Научная новизна.** Впервые в систематике тромбикулид обобщены сведения по внутривидовой изменчивости количественных и качественных признаков, показана широкая распространенность клинальной

экогеографической изменчивости в разных таксонах, продемонстрирована сложная структура ряда видов, включающих приуроченные к соседним биотопам экологические формы, высотные бергмановские или противобергмановские клины, а также географические формы.

Выявлен случай превращения редкой морфологической аномалии в видовой признак, а также несколько примеров непрерывных рядов между присутствием варианта хетотаксии как редкой аномалии и как нормы.

Обоснована возможность парапатрического видообразования, связанного с размерными экологическими формами краснотелок, и аллопатрического видообразования на основе крайних вариантов бергмановской клины или локальных хетотаксических вариантов в изолированных частях горных систем.

Впервые изучен феномен симпатрии близких видов тромбикулид, выявлен и объяснен эффект усиления и модификации межвидовых различий по морфологическим признакам и хозяйинной приуроченности в области пересечения ареалов.

В процессе работы описано 5 новых родов и 84 новых вида тромбикулид, установлено 4 новых синонима родового и 23 синонима видового ранга, проведена ревизия рода *Leptotrombidium* мировой фауны, включающего 342 вида, составлены региональные обзоры фауны краснотелок Афганистана, Турции, Чили и Таиланда, основанные на ревизии всех литературных данных и обширном новом материале.

#### **Теоретическое значение и практическая ценность работы.**

Полученные результаты впервые дают научную основу для оценки таксономического значения различий между формами клещей-краснотелок, выявляемыми по морфологическим и морфометрическим признакам. Данные по внутривидовой изменчивости могут служить оценочным масштабом как при определении нового материала, так и в процессе ревизии ранее описанных таксонов. Установление надежных критериев видового таксономического ранга создает основу для фаунистических и филогенетических исследований, останавливая поток необоснованных описаний любых вариантов изменчивости в качестве новых таксонов. Возможность точного определения нового материала имеет значение для исследований тромбикулид в медицинском и ветеринарном аспекте, как агентов, вызывающих дерматит людей и домашних животных, а также как специфических переносчиков кустарникового тифа. Сведения по структуре видов и их сопоставление с межвидовыми различиями составляют основу для дальнейших исследований по микроэволюции и видообразованию у тромбикулид с привлечением молекулярных, экспериментальных и полевых экологических данных.

#### **Положения, выносимые на защиту.**

1. Виды клещей-краснотелок обладают сложной структурой, включающей как чисто географические формы, характеризующиеся разными пропорциями промеров, так и экогеографические формы, отличающиеся по общему

- размеру особей;
2. Экогеографическая изменчивость у клещей-краснотелок обычно состоит в положительной корреляции общего размера с высотой над уровнем моря (правило Бергмана), однако иногда встречается и противоположная закономерность;
  3. У некоторых видов тромбикулид в пределах одного местообитания существуют размерные экологические формы, встречающиеся преимущественно на разных видах хозяев и, очевидно, населяющие разные микробиотопы;
  4. Внутривидовая изменчивость по числу щетинок разных типов, как и экогеографическая клиальная изменчивость, может становиться основой для аллопатрического видообразования;
  5. Виды рода *Leptotrombidium* имеют тенденцию к образованию множества локальных географических форм, что в совокупности с морфологической близостью видов превращает значительную часть рода в континуум форм с неясной иерархией;
  6. Различия между близкими видами в местах пересечения ареалов оказываются больше, чем на всем материале, за счет сочетания двух факторов: наличия внутривидовой экогеографической изменчивости и несовпадения требований к условиям среды у сравниваемых видов;
  7. Проблемы диагностики близких видов клещей-краснотелок могут успешно разрешаться с помощью линейного дискриминантного анализа и логистической регрессии.

**Степень достоверности и апробация результатов.** Результаты диссертационного исследования докладывались на отчетных научных сессиях ЗИН РАН (2002 и 2010 гг.), на XII Съезде Русского Энтомологического общества (Санкт-Петербург, 2002 г.), на VII и VIII Всероссийском Акарологическом совещании (Санкт-Петербург, 1999 и 2004 гг.), на международных конгрессах: 12th International Conference on Molecular Epidemiology and Evolutionary Genetics of Infectious Diseases (Таиланд, 2014) и 34th Annual Meeting of European Society of Veterinary Pathology (Италия, 2016). Достоверность результатов исследования, а также адекватность применения автором методов математической статистики неоднократно подтверждались независимыми рецензентами при публикации его статей в ведущих международных паразитологических журналах (*Veterinary Parasitology*, *Journal of Medical Entomology*, *Parasites & Vectors*, *Systematic Parasitology* и др.).

**Публикации.** По теме диссертации опубликованы две монографии объемом 34.6 печатных листов и 42 журнальные статьи общим объемом 59.4 печатных листов; обе монографии и 38 статей опубликованы в изданиях, рекомендованных ВАК РФ, из числа входящих в международные реферативные базы данных и системы цитирования.

**Объем и структура работы.** Диссертация состоит из введения, главы 1, посвященной материалу и методам, главы 2, включающей морфологический

очерк, четырех основных глав, содержащих результаты собственных исследований, выводов, списка литературы, насчитывающего 225 наименований, в том числе 158 на иностранных языках, и приложения с 3 таблицами и 9 рисунками. Основной текст работы изложен на 208 страницах, включая 52 рисунка.

**Благодарности.** Я хочу выразить глубокую благодарность своему учителю в области систематики клещей-красотелок Н.И. Кудряшовой (Москва, Россия), предоставившей мне возможность работать с коллекцией тромбикулид Зоологического музея МГУ, и Н.А. Филипповой (СПб, Россия), которая содействовала моим исследованиям как руководитель нескольких грантов РФФИ. За содействие в сборе материала я благодарен товарищам по экспедициям А.Ю. Солодовникову (Копенгаген, Дания), Б.М. Катаеву, В.М. Гнездилову, В.М. Нейморовцу, А.А. Молчанову, А.Г. Ковалю, М.Ю. Мандельштаму, Н.С. Хабазовой (СПб, Россия), И.И. Любечанскому, Р.Ю. Дудко (Новосибирск, Россия) и А.В. Харатову (Бишкек, Кыргызстан). Я искренне признателен за предоставление материала А.Б. Шатрову, А.В. Бочкову, С.Г. Медведеву, Е.В. Дубининой, Н.А. Филипповой, М.К. Станюкович (СПб, Россия), Д. Якушину (Москва, Россия), М. Даниелу (Прага, Чехия), И. Литераку (Брно, Чехия), Г. Рипке (Будапешт, Венгрия), В. Пфлеглеру (Дебрецен, Венгрия), С. Ребейну (Рордорф, Германия), Б. Мейкпису (Ливерпуль, Британия), М. Баллардини (Империя, Италия), А. Скиберрасу (Мсида, Мальта), С. Карранца, Е. Гомес-Диас (Барселона, Испания), П. Сантибаньес, А.М. Паломар, Ж.А. Отео (Логроньо, Испания), Х. Ваап, Я. Гомесу (Лиссабон, Португалия), Т. Антунеш (Пако-де-Аркус, Португалия), С. Кару (Текирдаг, Турция), К. Чайсири (Бангкок, Таиланд), С. Моранду (Вьентьян, Лаос) и Д. Гонзалес-Акунья (Чильян, Чили). Среди предоставивших ценные материалы коллег были также ныне покойные исследователи-паразитологи А. Фэн (Брюссель, Бельгия) и С.Н. Рыбин (Ош, Кыргызстан). Я благодарен П.Б. Климову (Анн Арбор, США) за помощь в статистической обработке данных и А.Б. Шипуну (Майнот, США) за полезные советы по работе в среде статистического анализа R. Настоящее исследование было выполнено при частичной поддержке грантов Российского Фонда Фундаментальных исследований №№ 93-04-21216, 94-07-12081, 97-04-50094, 00-04-48881, 03-04-49664, 06-04-48220-а, 09-04-00738-а, 12-04-00354-а и 13-04-00028-а.

## Содержание работы

### Глава 1 Материал и методика

#### *1.1. Сбор и препарирование материала*

##### *1.1.1. Сбор с хозяев в полевых условиях*

Сбор клещей производился нами с мая по октябрь, во время автономных пеших походов, с мелких млекопитающих, отлавливавшихся пружинными капканчиками, путем осмотра поверхности кожи и меха

животных-хозяев с использованием бинокулярного микроскопа. Нами также были получены многочисленные зафиксированные в спирте материалы, собранные в полевых условиях отечественными и зарубежными учеными-паразитологами и зоологами с птиц, рептилий и млекопитающих, как правило, без использования оптики.

### ***1.1.2. Сбор в музейных коллекциях позвоночных***

В настоящей работе использовались также материалы, собранные в спиртовой коллекции млекопитающих ЗИН РАН А.В. Бочковым, который передал нам экземпляры клещей-краснотелок с хозяев, происходящих из Лаоса и Вьетнама.

### ***1.1.3. Сбор голодных личинок с растительности***

Этот метод был использован испанскими исследователями, которые затем прислали собранный материал нам для определения (Stekolnikov et al., 2014). Кластеры готовых к нападению голодных личинок визуально обнаруживались на траве и лежащих на земле засохших ветках деревьев. С помощью кисточки клещей переносили в пробирку с дистиллированной водой.

### ***1.1.4. Препарирование***

Тотальные препараты для микроскопического исследования изготавливались с применением жидкости Фора-Берлезе, согласно стандартной методике. Мы также получили от зарубежных исследователей для изучения уже готовые препараты.

## ***1.2. Микроскопическое исследование, промеры и рисунки***

Микроскопические препараты изучались под микроскопом МБИ-3 (АО ЛОМО, СПб), в проходящем свете, с применением фазово-контрастного устройства. Промеры выполнялись с помощью окуляр-микрометра, морфологические рисунки изготавливались с помощью рисовального аппарата. Изучение наиболее тонких деталей строения (например, подсчет числа щетинок на лапке пальца) производилось с помощью микроскопа Leica DM5000B (Leica Microsystems Wetzlar GmbH, Германия), в режиме дифференциального интерференционного контраста.

## ***1.3. Поиск и коррекция географических данных***

Поиск и коррекция данных о координатах и высотах мест сбора производились с использованием следующих источников:

1. База данных по географическим названиям Национального агентства геопрограммной разведки США (NGA);
2. Информационный ресурс Google Earth;
3. Топографические карты Генерального штаба СССР.



#### ***1.4. Поиск и сортировка литературных данных***

Нами собрана библиотека источников по систематике краснотелок, включающая более 2500 оцифрованных публикаций в формате PDF. Составленный нами библиографический список работ, опубликованных до 2000 г., включает 3450 публикаций, что на 35 % больше самой полной из опубликованных библиографий по краснотелкам (Goff et al., 1986).

#### ***1.5. Математическая обработка количественных признаков***

##### ***1.5.1. Общие замечания***

Рассмотрены особенности исходного материала по морфометрии краснотелок; обосновано положение о том, что преимущественное значение при его обработке должны иметь непараметрические методы, а также способы наглядного представления данных, непосредственно не связанные с постановкой и тестированием статистических гипотез – методы классификации и методы редукции числа переменных.

##### ***1.5.2. Достоверность различий по отдельным признакам***

Для попарного сравнения выборок по отдельным признакам использовался критерий Манна-Уитни.

##### ***1.5.3. Расстояния между множеством объектов: двумерные представления***

В качестве метода сокращения размерности, с целью наглядного представления порядка расстояний между экземплярами или центроидами выборок в многомерном пространстве признаков, использовались анализ главных компонент, основанный на матрице ковариаций, и неметрическое монотонное многомерное шкалирование, применявшееся к матрице евклидовых расстояний (в последнем случае данные были предварительно стандартизованы).

##### ***1.5.4. Кластерный анализ***

С целью оценить характер группировки объектов (экземпляров или выборок) использовался кластерный анализ по алгоритму средней связи (UPGMA), применявшийся к матрице евклидовых расстояний. Для оценки устойчивости каждого из построенных кластеров применялся многошкальный бутстреп-анализ, позволяющий скорректировать искажающее влияние объема выборки на результат (Shimodaira, 2005). В случае если в набор переменных включались длины ног, они предварительно делились на 10 с целью приблизить порядок величины этих показателей к остальным промерам.

##### ***1.5.5. Дискриминантный анализ***

Для разрешения проблем диагностики видов, различающихся только средними значениями количественных признаков, применялся линейный

дискриминантный анализ. Отбор признаков осуществлялся методом наилучшего подмножества. Для оценки устойчивости результатов анализа проводилось сравнение процента ошибок классификации в обучающей и тестовой выборке, а также в выборках, сгенерированных методом складного ножа. Перед применением анализа данные подвергались проверке на соответствие предположению об их многомерном нормальном распределении с использованием обобщенного теста Шапиро-Уилкса и теста Мардиа.

#### ***1.5.6. Логистическая регрессия***

Как альтернатива дискриминантному анализу, в случае разграничения двух видов применялась логистическая регрессия. В качестве функции потерь, характеризующей меру расхождения между наблюдаемыми и предсказанными данными, использовалась отрицательная функция правдоподобия, поиск минимума которой осуществлялся с помощью квази-ньютоновского алгоритма. Для отбора переменных мы пользовались пошаговым алгоритмом (с добавлением или исключением переменных), а также методом наилучшего подмножества.

#### ***1.5.7. Выделение размерной компоненты изменчивости***

Нами использовались два несопадающих определения размера – размер как первая главная компонента дисперсии и размер как среднее геометрическое всех промеров (длины ног предварительно делились на 10). Помимо оценки размера как такового, геометрическое среднее применялось для введения в данные поправки на размер. Эта процедура осуществлялась путем деления значений всех переменных для каждого экземпляра на их геометрическое среднее (Darroch, Mosimann, 1985). Таким способом конструировались модифицированные переменные, варьирование которых отражает только изменение пропорций, но не размера.

#### ***1.5.8. Регрессионный анализ***

Для демонстрации связи размерных показателей (отдельных промеров, первой главной компоненты или среднего геометрического) с высотой над уровнем моря использовалась простая линейная регрессия. В качестве результатов приводятся уравнение регрессии, линия регрессии, ее 95 % доверительный интервал и 95 % эллипс для предсказанного интервала, коэффициент корреляции зависимой переменной и фактора, уровень достоверности корреляции и коэффициент детерминации.

## **Глава 2 Морфологический очерк**

### ***2.1. Наружное строение личинки***

Приводится краткое иллюстрированное описание наружной морфологии личинки тромбикулид, включая все признаки, использующиеся в

систематике. Специфическая терминология, применяющаяся в систематике краснотелок (Goff et al., 1982), сопоставлена с общепринятой для простигматических клещей (Kethley, 1990; Wohltmann et al., 2006).

## **2.2. Условные обозначения**

### **2.2.1. История терминологии**

Кратко описана история морфологической терминологии, использующейся в систематике краснотелок, охарактеризована тенденция к увеличению числа стандартных промеров, упомянута проблема различий в способах измерения и возможность систематической ошибки измерения.

### **2.2.2. Диагностические формулы**

Приводится список стандартных диагностических формул, использующихся в систематике краснотелок (в том числе в настоящей работе) для составления кратких диагнозов таксонов.

### **2.2.3. Стандартные промеры**

Приводится список аббревиатур для стандартных промеров и счетных признаков, использованных в настоящей работе.

## **Глава 3 Формы внутривидовой изменчивости**

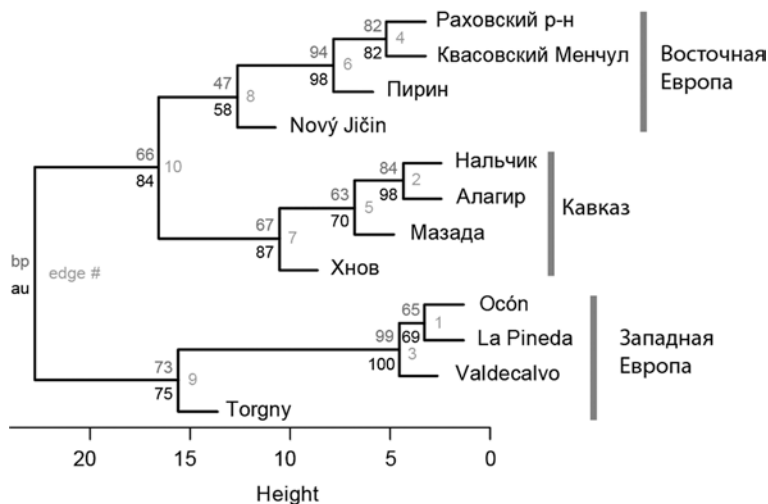
### **3.1. Географическая изменчивость**

#### **3.1.1. *Neotrombicula inopinata* в Европе: группировка выборок соответственно географической близости**

Первым значимым результатом, который можно получить после установления самого факта отличий между выборками одного вида из разных мест сбора, является обнаружение корреляции между морфологическим сходством и географической близостью. Этот результат иллюстрируется данными по изменчивости европейского вида *Neotrombicula inopinata* (Oudemans, 1909). Результаты кластерного анализа по 17 количественным признакам четко демонстрируют согласование морфометрических и географических дистанций между выборками (рис. 1). Все три кластера статистически достоверной бутстреп-поддержкой (AU р-значения > 0.95) соответствуют группам наиболее географически близких выборок (три выборки из Испании, две с Кавказа и три Украина + Болгария). Группировка выборок на более высоком уровне, хотя и не имеет столь же достоверной статистической поддержки, следует географической (меридиональной) последовательности мест сбора, образуя три больших кластера, включающих, соответственно, западноевропейские, восточноевропейские и кавказские выборки.

Можно предположить, что наличная морфометрическая изменчивость *Neotrombicula inopinata* отражает историю расселения этого вида, распространявшегося по Европе с востока на запад либо с запада на восток, в

результате чего наиболее удаленные друг от друга западные и восточные популяции оказываются и наименее родственными друг другу – а соответственно, и наименее сходными морфологически.



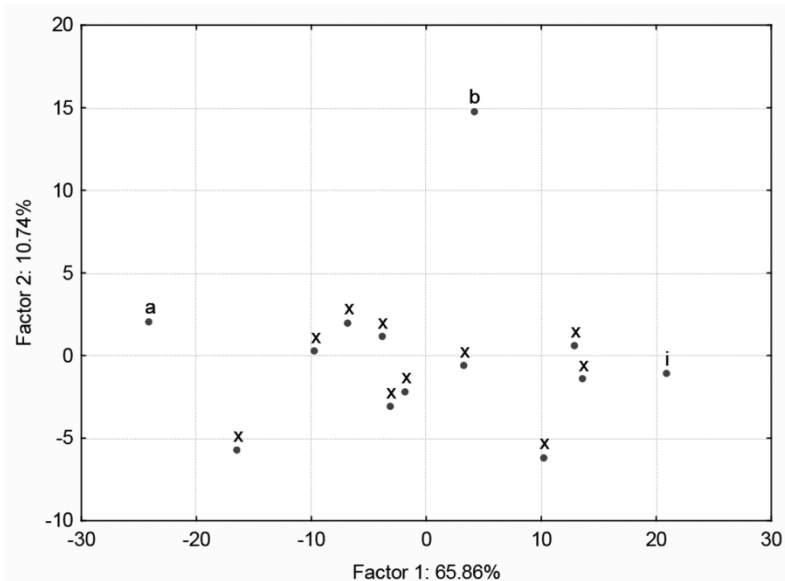
**Рисунок 1.** Географическая изменчивость *Neotrombicula inopinata* по результатам кластерного анализа (эвклидовы расстояния, UPGMA). bp – bootstrap probability p-значение, au – approximately unbiased p-значение, edge # – порядок образования кластеров.

### 3.1.2. Размерные формы *Brunehaldia brunehaldi*

Следующий вопрос касается характера морфологических различий, которые могут быть различиями исключительно по размеру, т.е. некой интегральной характеристике «величины» экземпляра, а могут включать компонент различий по «форме», т.е. по пропорциям между разными промерами, если речь идет о морфометрических признаках. Из общих соображений понятно, что размер с большей вероятностью, чем форма, может быть связан с существованием непрерывных рядов изменчивости и, таким образом, является менее вероятным кандидатом на роль таксономического признака. Например, он может зависеть от климатических факторов, что приводит к образованию широтных или высотных бергмановских клин.

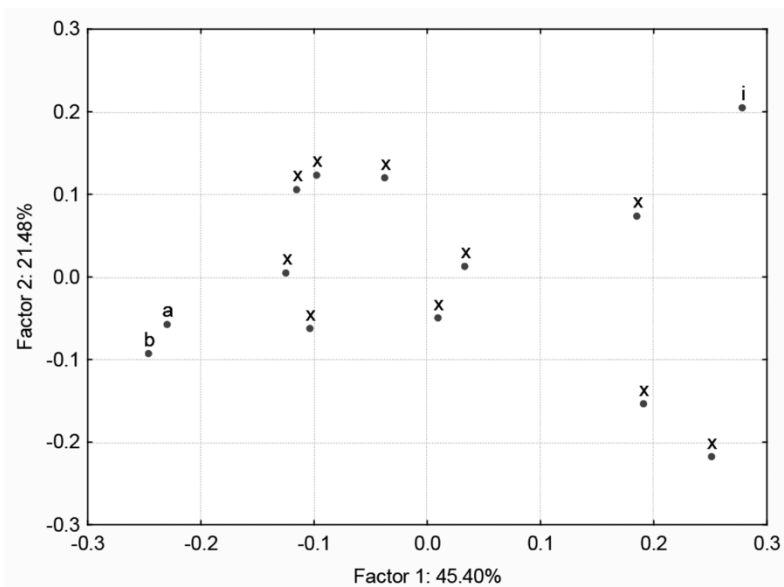
Пример установления размерного характера изменчивости приводится по результатам изучения средиземноморского вида *Brunehaldia brunehaldi* (Vercammen-Grandjean, 1956). Нами были использованы литературные данные по промерам типовой серии, промерам двух близких видов *B. aegypti* (Vercammen-Grandjean et Kolebinova, 1966) и *B. iranica* (Kudryashova, Neronov et Farang-Azad, 1978), а также промеры собственного материала из Турции. Как показывают результаты анализа главных компонент, вклад размера, в смысле

согласованного варьирования большинства переменных, в морфометрическую изменчивость в пределах изученного материала достаточно велик. Первая главная компонента объясняет более 65 % общей дисперсии, причем нагрузки на эту компоненту превышают 0.6 у 10 из 12 включенных в анализ переменных. На картине распределения экземпляров в пространстве двух первых компонент голотип *B. brunehaldi* располагается на удалении от всех остальных экземпляров, а турецкий материал занимает промежуточное положение между «крупным» видом *B. aegypti* и «мелким» видом *B. iranica* (рис. 2).



**Рисунок 2.** Результат анализа главных компонент для видов рода *Brunehaldia*: распределение экземпляров по значениям первых двух компонент. а – голотип *Brunehaldia aegypti*, б – голотип *B. brunehaldi*, i – типовая серия *B. iranica* (центроид), x – экземпляры *B. brunehaldi* из Турции.

Однако введение поправки на размер (деление всех переменных на среднее геометрическое) дает существенно иной результат. Голотипы *B. brunehaldi* и *B. aegypti* располагаются рядом друг с другом, а большинство турецких экземпляров оказываются ближе к *B. brunehaldi* и *B. aegypti*, чем к *B. iranica* (рис. 3). Таким образом, можно считать доказанным, что типовые серии *B. brunehaldi* и *B. aegypti*, а также наш турецкий материал, являются размерными формами одного и того же вида.



**Рисунок 3.** Результат анализа главных компонент для видов рода *Brunehaldia* (с поправкой на размер): распределение экземпляров по значениям первых двух компонент. а – голотип *Brunehaldia aegypti*, б – голотип *B. brunehaldi*, i – типовая серия *B. iranica* (центроид), x – экземпляры *B. brunehaldi* из Турции.

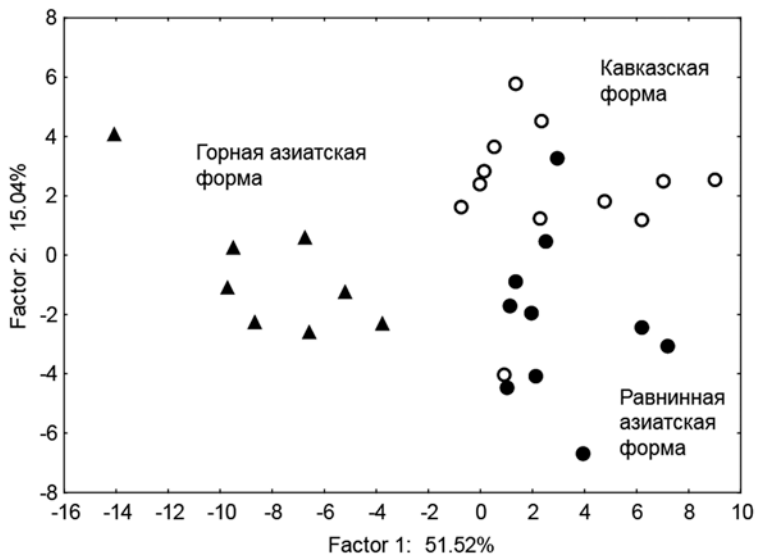
### 3.1.3. *Neotrombicula scrupulosa*: компоненты размера и формы в географической изменчивости

Более сложная внутривидовая структура, включающая как размерные, так и различающиеся по форме группировки, демонстрируется на примере географических форм *Neotrombicula scrupulosa* Kudryashova, 1993. Анализ главных компонент для центроидов 30 выборок из разных мест сбора выявил две первые компоненты, объясняющие, соответственно, 51.5 и 15 % изменчивости изученного материала. Распределение выборок в пространстве этих компонент в целом соответствует их принадлежности к трем формам: горной азиатской, равнинной азиатской и кавказской (рис. 4).

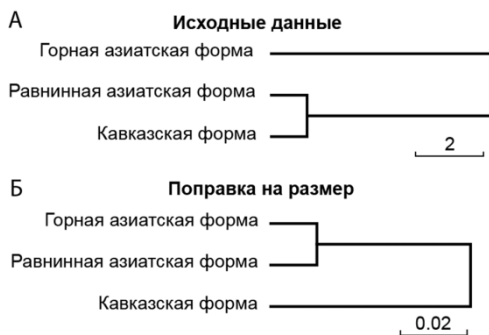
Результаты анализа главных компонент показывают также, что вклад размера во внутривидовую морфометрическую изменчивость *Neotrombicula scrupulosa* достаточно велик. Первая компонента, интерпретирующаяся в качестве общего размера, объясняет более 50 % общей дисперсии, причем нагрузки 10 из 17 переменных на эту компоненту превышают 0.6.

По результатам кластерного анализа равнинная азиатская и кавказская формы оказываются близкими друг к другу и удаленными от горной азиатской формы (рис. 5, А). Если же выполнить процедуру исключения размера (разделить значение каждой переменной на среднее геометрическое всех

переменных) и провести кластерный анализ с модифицированными переменными, то порядок близости между формами оказывается другим. Теперь образуют кластер обе азиатские формы, противостоящие кавказской (рис. 5, Б).



**Рисунок 4.** Географическая изменчивость *Neotrombicula scrupulosa* по результатам анализа главных компонент.



**Рисунок 5.** Группировка географических форм *Neotrombicula scrupulosa*. Результаты кластерного анализа (эвклидовы расстояния, метод одиночной связи).

Таким образом, различия между азиатскими формами оказываются, главным образом, размерными – горная форма включает более крупных особей, чем равнинная – а кавказская форма характеризуется иными пропорциями. Сравнение по отдельным переменным показывает, что она отличается от

азиатских форм меньшими абсолютными и относительными значениями длины лапки ног III и расстояния от уровня сенсилл до заднего края щита. Так как это различие не слишком велико и, к тому же, интервалы значений переменных сильно перекрываются, здесь явно имеет место внутривидовая изменчивость. Дискриминантный анализ не позволяет достаточно четко разграничить все три формы. Что же касается различий между азиатскими формами, то это пример экогеографической изменчивости: экземпляры того же вида, собранные на больших высотах, оказываются в среднем крупнее.

### **3.2. Экогеографическая изменчивость**

#### **3.2.1. Правило Бергмана у клещей-краснотелок: предварительные замечания**

Корреляция размера с холодностью климата, наблюдающаяся при сравнении материалов одного вида с разных широт или высот над уровнем моря (правило Бергмана), отмечалась у множества видов животных, как эндотермных (птицы, млекопитающие), так и эктотермных (земноводные, моллюски, членистоногие) (Винарский, 2013). В частности, широтные бергмановские клины были выявлены у иксодовых (Thomas, 1968) и гамазовых клещей (Богданов, 1980; Давыдова, 1982), а высотные – у четырехногих (Kuo et al., 2013). Было также замечено, что представители одного и того же вида краснотелок, собранные на большей высоте, иногда оказываются крупнее (Кудряшова, 1988; Vercammen-Grandjean, Langston, 1976). В качестве причины этих корреляций у тромбикулид нам наиболее вероятным представляется прямое воздействие температуры на скорость роста и развития долгоживущих постларвальных фаз, которое только опосредованно сказывается на размере личинок (более крупные взрослые особи откладывают более крупные яйца, из которых получаются более крупные личинки).

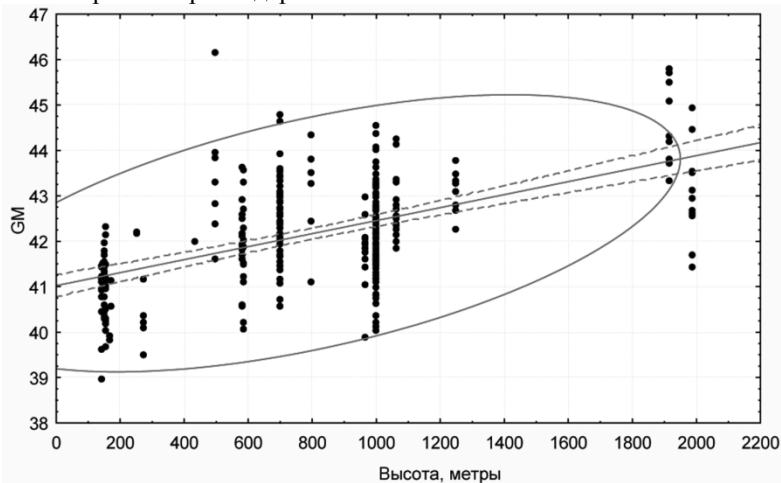
#### **3.2.2. Связь размера с высотой у *Neotrombicula sympatrica* и *N. pontica* на Кавказе**

Нами было промерено 286 экземпляров *Neotrombicula sympatrica* Stekolnikov, 2001, собранных на Западном Кавказе, в Армении и Турции, на высотах от 150 до 2000 м. Материал из Тувы и Киргизии не использовался, чтобы исключить вероятное влияние на результат региональных особенностей изменчивости. Из числа отдельных промеров наиболее четко увеличивались с высотой ширина и длина щита. Достаточно убедительно выглядит и график зависимости общего размера (геометрического среднего 20 промеров) от высоты (рис. 6). Таким образом, в западной части ареала *Neotrombicula sympatrica* наблюдается высотная бергмановская клина.

Несмотря на значительно меньший интервал высот, в которых найден *N. pontica* Stekolnikov, 2001 (18-1251 м), у него также обнаруживается корреляция общего размера с высотой, хотя и небольшая ( $r = 0.3694$ ,  $p = 0.0000$ ;  $r^2 = 0.1364$ ). Все места сбора *N. pontica* относятся к Краснодарскому краю: этот



вид близок к *N. sympatrica*, и всегда отмечался вместе с ним, за исключением крупной выборки из Краснодара и 2 экз. из локалитета южнее Майкопа.



**Рисунок 6.** Связь геометрического среднего всех промеров (GM) с высотой у *Neotrombicula sympatrica* на Кавказе и в Закавказье. Уравнение регрессии:  $y = 41.023 + 0.0014 \cdot x$ ; коэффициент корреляции:  $r = 0.5370$ ,  $p = 0.0000$ ; коэффициент детерминации:  $r^2 = 0.2884$ .

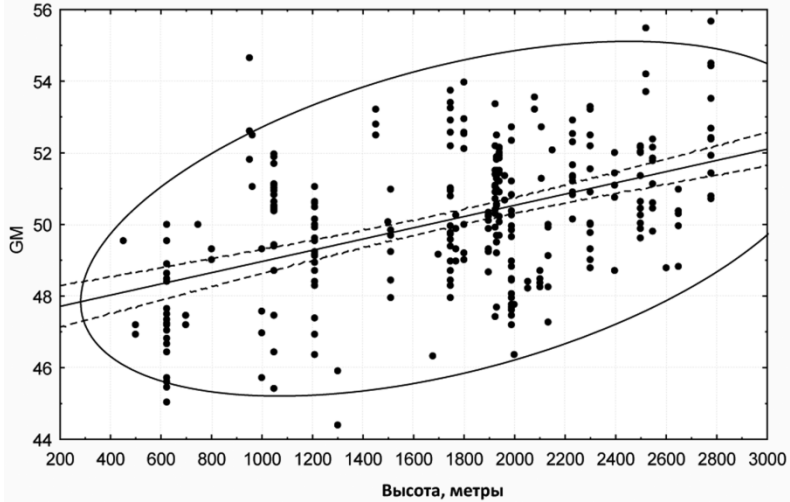
### 3.2.3. Связь размера с высотой у *Hirsutiella steineri* на Кавказе и в Турции

Было промерено 286 экземпляров *Hirsutiella steineri* (Керка, 1966), собранных на юге и северо-востоке Турции, в Армении, на Западном, Северном и Восточном Кавказе, на высотах от 455 до 2780 м. Согласно результатам анализа главных компонент для 18 промеров, первый фактор, объясняющий 45.52 % дисперсии, коррелирует, главным образом, с показателями ширины щита, длиной заднебоковых щетинок щита и других щетинок идиосомы, а также с длиной ног. Связь этого фактора с высотой невелика по значению, но достаточно достоверна ( $r = -0.4463$ ,  $p = 0.0000$ ;  $r^2 = 0.1992$ ). Достаточно показателен и график связи с высотой геометрического среднего всех промеров (рис. 7). При вычислении этого показателя к набору переменных, использовавшихся в анализе главных компонент, были добавлены числа дорсальных и вентральных щетинок идиосомы.

### 3.2.4. Обратное правило Бергмана у видов рода *Leptotrombidium* на Кавказе и в Турции

На собственном материале с Кавказа и из Турции была изучена внутривидовая изменчивость трех близких видов, распространенных в этом регионе: *Leptotrombidium europaeum* (Daniel et Brelih, 1959), *L. alanicum*

Stekolnikov, 2004 и *L. paradux* Vercammen-Grandjean et Langston, 1976 (= *L. montanum* Stekolnikov, 2004). Число промеренных экземпляров *L. europaeum* составило 62. Эти клещи были собраны в Турции и Дагестане, на высоте от 965 до 2650 м.

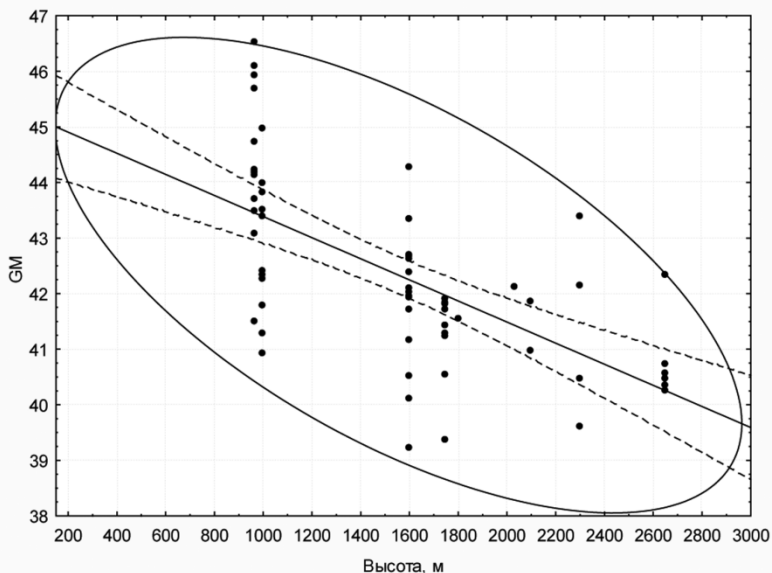


**Рисунок 7.** Связь геометрического среднего всех промеров (GM) с высотой у *Hirsutiella steineri* на Кавказе, в Армении и Турции. Уравнение регрессии:  $y = 47.3985 + 0.0016 \cdot x$ ; коэффициент корреляции:  $r = 0.4683$ ,  $p = 0.0000$ ; коэффициент детерминации:  $r^2 = 0.2193$ .

В отличие от рассмотренных ранее примеров связи размера с высотой, в случае *L. europaeum* корреляция геометрического среднего 17 промеров, а также чисел дорсальных и вентральных щетинок идиосомы с высотой оказывается обратной (рис. 8). Это означает, что высокогорные экземпляры мельче низкогорных: у них меньше щит, короче ноги и щетинки.

У *L. alanicum* связи размера с высотой на всем материале не обнаружено (226 промеренных экз., собранных в Краснодарском крае, Карачаево-Черкессии, Кабардино-Балкарии, Дагестане, Армении и Азербайджане, на высотах от 10 до 2203 м). Тем не менее, в дагестанском материале была выявлена изменчивость, которую можно интерпретировать в качестве противобергмановской: размер особей достоверно увеличился в ряду Ашильта + Тлох (долина р. Андийское Койсу) – Мурада + Мазада (долина р. Аварское Койсу) – Ихрек + Хнов (долины притоков р. Самур). Вместе с тем, в этом ряду уменьшается расстояние места сбора от Главного Кавказского хребта и увеличивается высокогорный характер ландшафта. Таким образом, уменьшение размера в этом ряду может быть связано с теми климатическими изменениями, которые происходят при приближении к высокогорным массивам.

Какой-либо связи размера с высотой у *L. paradux*, изученного на материале с Западного, Северного и Восточного Кавказа, обнаружено не было.



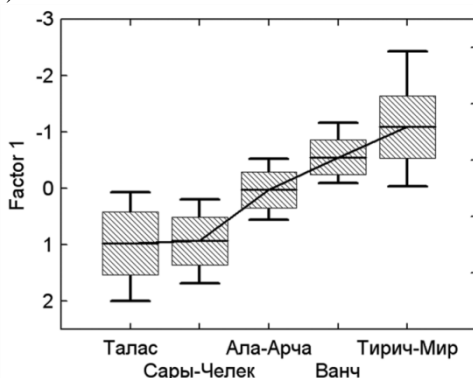
**Рисунок 8.** Связь геометрического среднего 19 промеров (GM) с высотой у *Leptotrombidium europaeum* в Дагестане и Турции. Уравнение регрессии:  $y = 45.2838 - 0.0019 \cdot x$ ; коэффициент корреляции:  $r = -0.6247$ ,  $p = 0.0000$ ; коэффициент детерминации:  $r^2 = 0.3902$ .

### 3.2.5. Бергмановская клина у *Leptotrombidium dihumerales* в горах Средней Азии

Было изучено 112 личинок *Leptotrombidium dihumerales* Traub et Nadchatram, 1967, собранных в следующих пунктах: 1) Казахстан, Талас – 12 экз.; 2) Кыргызстан, Ала-Арча – 15 экз.; 3) Кыргызстан, Сары-Челек – 36 экз.; 4) Таджикистан, р. Ванч – 14 экз.; 5) Пакистан, Тирич-Мир – 35 экз. Как показал анализ главных компонент для 16 промеров (числа щетинок не были включены в анализ, поскольку они варьировали независимо от промеров), варьирование большинства переменных сильно связано с первым фактором, объясняющим более 56 % общей дисперсии. Сильнее всего с фактором «общего размера» связаны показатели длины ног, длины щетинок и ширины щита.

Если расположить изученные выборки в порядке уменьшения среднего значения фактора (рис. 9), то можно увидеть, что полученный ряд, начиная со второй выборки, характеризуется нарастанием высокогорного характера ландшафта: 1) Селение Талас находится в отрогах хр. Кетмень, с вершинами, не достигающими 3500 м; 2) Высота хребтов, окружающих места сбора в Сары-Челекском заповеднике, не превышает 3000 м; 3) урочище Ала-Арча находится

в отрогах Киргизского хр., вершины которого в этом районе значительно выше 4000 м; 4) место сбора в долине р. Ванч окружено высокогорными массивами Западного Памира, с вершинами 4500-6000 м; 5) пакистанский материал собран примерно в 14 км от вершины Тирич-Мир (7690 м) в непосредственной близости от языков Тиричского ледника, на высоте более 3500 м. Следовательно, размерная изменчивость у этого вида соответствует правилу Бергмана (уменьшение значений фактора 1 означает в данном случае увеличение размера).



**Рисунок 9.** Интервалы значений первого фактора (общий размер особи) для выборок *Leptotrombidium dihumerale*: минимум, максимум и среднее  $\pm$  стандартное отклонение.

### 3.2.6. Экогеографические закономерности в группе видов *Neotrombicula vulgaris*

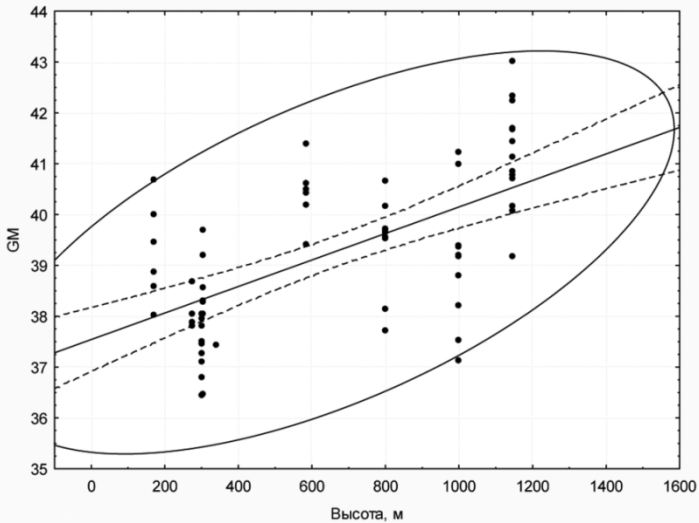
Исследование экогеографической изменчивости *Neotrombicula vulgaris* (Schluger, 1955) было выполнено на 66 экз. из Краснодарского и Ставропольского края, Грузии, Турции и Туркмении. Зависимость геометрического среднего 20 переменных (промеры и числа щетинок идиосомы) от высоты наглядно демонстрируется графиком (рис. 10).

Некоторые следы экогеографических закономерностей можно также заметить, сравнивая отдельные виды группы *vulgaris*. Три наиболее крупных вида из этой группы – *N. kizlarsivriensis* Stekolnikov et Daniel, 2012, *N. macrovulgaris* Stekolnikov, 1999 и *N. kounickyi* Stekolnikov et Daniel – являются и наиболее высокогорными, а из остальных 4 видов самый мелкий, *N. kharadovi* Kudryashova, 1998 является наиболее южным, особенно по сравнению с *N. baschkirica* Kudryashova, 1998.

### 3.2.7. Различия между высокогорными и низкогорными *Shunsennia oudemansi* в Афганистане

Вид *Shunsennia oudemansi* (Schluger, 1955), относящийся к подсемейству Leeuwenhoekinae, известен из Таджикистана, Киргизии и Пакистана. Нами были

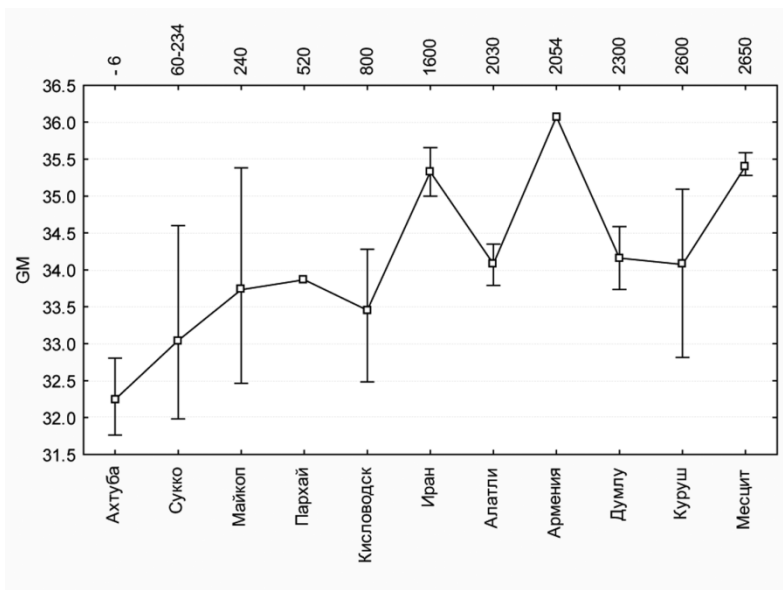
выполнены промеры его представителей из трех мест сбора в Афганистане: 1) Восточный Гиндукуш, Долина Ишмурх, 3700-4100 м, морены и осыпи с участками травянистой растительности; 2) там же, долина Чап, 3990 м, высокогорная степь; 3) Кабул, 1800 м, сельскохозяйственные угодья. Как показало сравнение выборок с использованием критерия Манна-Уитни, 7 измеренных экз. из Гиндукуша (1 из долины Ишмурх и 6 из долины Чап) достоверно отличаются от 6 экз., собранных в Кабуле, промерами щита, длиной некоторых щетинок, числом щетинок идиосомы, а также длиной ног. В высокогорных выборках значения всех этих переменных больше, чем в Кабульской, что соответствует правилу Бергмана.



**Рисунок 10.** Связь геометрического среднего 20 промеров (GM) с высотой у *Neotrombicula vulgaris*. Уравнение регрессии:  $y = 37.5419 + 0.0026 \cdot x$ ; коэффициент корреляции:  $r = 0.6106$ ,  $p = 0.00000$ ; коэффициент детерминации:  $r^2 = 0.3728$ .

### 3.2.8. Экогеографическая изменчивость у *Neotrombicula delijani*

Изменчивость *Neotrombicula delijani* Kudryashova, 1977 была изучена на материале из Волгоградской обл., с Западного, Северного и Восточного Кавказа, из Туркменистана, Армении, Ирана и Северо-Восточной Турции (всего 45 экз., собранных на высотах от -6 до 2650 м). Как показывает график зависимости геометрического среднего 20 переменных от высоты (рис. 11), бергмановская клинальная изменчивость в этом случае, очевидно, существует, хотя она и маскируется существенными различиями пропорций между разными географическими формами.



**Рисунок 11.** Связь общего размера (GM) с высотой у *Neotrombicula delijani*: средние, минимумы и максимумы для разных мест сбора.

### 3.3. Изменчивость дискретных признаков

#### 3.3.1. *Leptotrombidium aenigmatis*: редкая аномалия, ставшая видовым признаком

При обработке материала с лаосской скальной крысы *Laonastes aenigmatis* нами был описан новый вид *Leptotrombidium aenigmatis* Stekolnikov, 2013, у которого таксономическим признаком стала одна из найденных Харатовым (2005) у вида *Neotrombicula monticola* Schluger et Davidov, 1967 редких аномалий – редукция щетинок в срединной области идиосомы. Очевидно, что видообразование в случае *L. aenigmatis* было сопряжено с возникновением и генетической фиксацией морфологической аберрации – редукцией дорсоцентральных щетинок идиосомы. Наличие в типовой серии одного экземпляра с двумя асимметрично расположенными щетинками в центральной области дорсальной поверхности идиосомы показывает, что этот уникальный среди клещей-красотелок признак еще не вполне стабилен.

#### 3.3.2. Изменчивость хетотаксии у видов рода *Hirsutiella*

Была изучена внутривидовая изменчивость по числу скутальных, коксальных и стернальных щетинок у *Hirsutiella alpina* Stekolnikov, 2001, *H. steineri*, *H. llogorensis* (Daniel, 1960), *H. zachvatkini* (Schluger, 1948) и *H. hexasternalis* Kudryashova, 1998. В систематике клещей-красотелок эти числа считаются признаками видового, родового, а иногда даже надродового уровня.

С другой стороны, многие систематики отмечали разнообразные аномалии в числе указанных щетинок (Richards, 1950; Кепка, 1964; Wang, 1985 и др.).

Объем материала составил 1393 экз. Установлено, что такие особенности, как исчезновение одной щетинки щита, коксальной или передней стеральной щетинки или появление дополнительных щетинок (кроме пост-постеролатеральных), являются редкими. Они зафиксированы у 39 экз. (2.8 %). Однако встречаемость этих аномалий неодинакова и в некоторых местах сбора доходит до 9 %. Иной характер встречаемости обнаруживают пост-постеролатеральные (PPL) и дополнительные задние стеральные щетинки. У *H. zachvatkini* и *H. alpina* появление одной (и не более) PPL происходит крайне редко, а у *H. llogorensis* эти щетинки вообще не найдены. У *H. steineri* PPL отсутствуют в значительном числе выборок (объединяющих более половины изученных экземпляров), однако в остальных выборках доля экземпляров, имеющих PPL, варьирует от 16 до 74 % (табл. 1).

**Таблица 1.** Распределение по числу пост-постеролатеральных щетинок у *Hirsutiella steineri* (количество и % экз.)

Место сбора	Число PPL				Всего экз.
	0	1	2	3	
Абаго	26(30)	8(9)	52(59)	2(2)	88
Чугуш	6(26)	6(26)	11(48)	0	23
Загедан	13 (52)	2(8)	8(32)	2(8)	25
Холодный	15(43)	8(23)	12 (34)	0	35
Хатипара	36(84)	4(9)	3(7)	0	43
Теберда	3	1	1	0	5
Месцит, 2650 м	5	0	1	0	6
Псенодах	61	1	0	0	62
Остальные	251	0	0	0	259

Дополнительные задние стеральные щетинки отмечены всего у одной особи *H. llogorensis* и очень редко встречаются у *H. zachvatkini*. В большинстве выборок *H. steineri* найдено максимум по одной такой щетинке, однако в ряде других мест сбора они появляются с более высокой частотой, чем все редкие аномалии, вместе взятые, а в одной выборке такие щетинки есть у всех экземпляров. У *H. hexasternalis* и *H. alpina* число этих щетинок широко варьирует.

PPL и дополнительные задние стеральные щетинки у *Hirsutiella* дают пример того, как та или иная аномалия в некоторых популяциях оказывается преобладающим вариантом изменчивости или нормой. Можно построить ряд выборок *H. steineri*, демонстрирующий переход от появления PPL как аномалии к наличию этих щетинок как норме: 1) редкая аномалия – Псенодах; 2) аномалия, превышающая по частоте другие отклонения – Хатипара; 3) один из равных по частоте вариантов изменчивости – Холодный; 4) преобладающий

вариант – Абаго. В качестве последней ступени этого ряда можно поставить *H. vercammengrandjeani* (Kolebinova, 1971), у которого PPL есть всегда. Аналогичный ряд для дополнительных задних стернальных щетинок пропускает пункт 3, но позволяет выделить дополнительный пункт в конце ряда (норма, допускающая более или менее редкие отклонения).

Можно заметить также, что частота аномалий оказывается выше в высокогорье или в более высоких широтах. Очевидно, что в более суровых условиях, на границе области выживания вида, чаще возникают отклонения в развитии и, как следствие, морфологические аномалии. Что касается тех случаев, когда наличие дополнительных щетинок оказывается нормой, то это пример экогеографической изменчивости. Более холодный климат, вероятно, провоцирует увеличение числа щетинок, которое затрагивает даже такие обычно весьма стабильные их комплексы, как стернальные и скутальные щетинки.

### 3.3.3. *Изменчивость по числу плечевых и дорсальных щетинок идиосомы у Leptotrombidium dihumerale*

У большинства клещей-краснотелок число плечевых щетинок (Н) равно 2, реже 4. В редких случаях их число оказывается больше: при этом обычно наблюдается изменчивость. Так, у *Brunehaldia brunehaldi* их количество варьирует от 4 до 10. Та же картина наблюдается и у *Leptotrombidium dihumerale*. По числу Н изученный нами материал делится на 2 группы: 1) с 4 и более щетинками (Тирич-Мир, Ванч); 2) с 6 и более щетинками (Талас, Ала-Арча, Сары-Челек). Связующим звеном между этими группами является выборка из Ванча, в которой преобладают экземпляры с 4 щетинками, но достаточно часто встречаются и особи более чем с 5 щетинками (табл. 2).

**Таблица 2.** Распределение по числу плечевых щетинок у *Leptotrombidium dihumerale* в разных местах сбора.

Место	Число плечевых щетинок					
	4	5	6	7	8	9
Талас	0	0	10	1	1	0
Ала-Арча	0	0	11	2	2	0
Сары-Челек	0	0	27	6	2	1
Ванч	8	2	3	0	1	0
Тирич-Мир	30	5	0	0	0	0

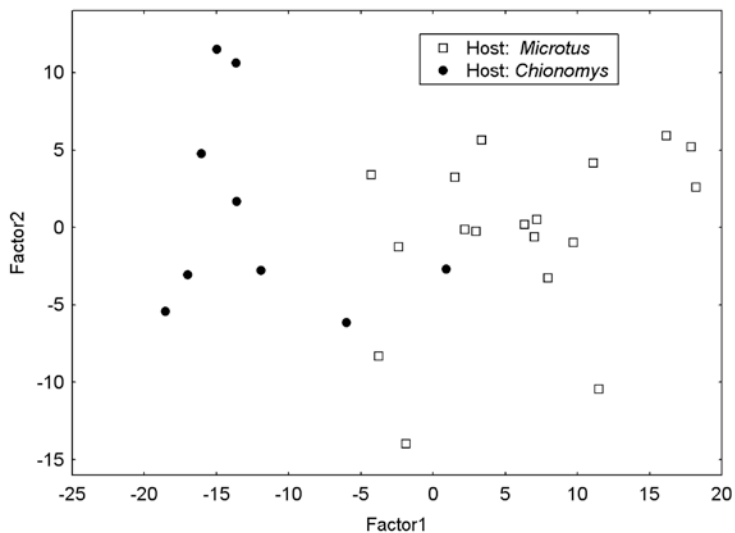
По числу дорсальных щетинок идиосомы в отдельных рядах изученный материал также обнаруживает значительную и дискретную изменчивость. Не выявлены достоверные различия по этим признакам только между выборками из Таласа и Ала-Арчи, а материал из Ванча резко обособлен от других выборок за счет значительно меньшего числа щетинок в первых 3-х рядах.



## Глава 4 Структура вида и видообразование у тромбикулид

### 4.1. Экологические формы и возможность парапатрического видообразования

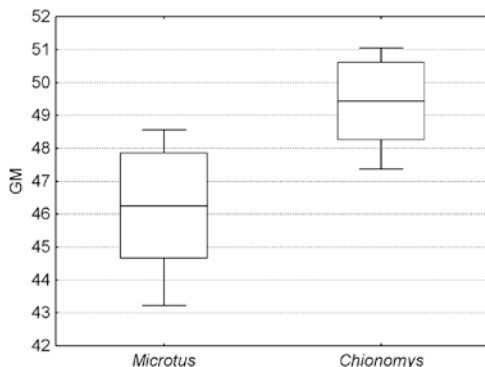
Выше были рассмотрены размерные формы краснотелок, связанные с различиями климата в местах сбора. Однако размерные формы одного вида неоднократно наблюдались и в пределах одного и того же местообитания (Vercammen-Grandjean et al., 1965; Loomis, Webb, 1969; Davis, Loomis, 1971). В частности, личинки *Hirsutiella zachvatkini*, собранные с *Myodes glareolus* в Польше, статистически достоверно отличались более длинными ногами, чем собранные в тех же местах краснотелки, паразитировавшие на *Apodemus agrarius* и *A. flavicollis* (Moniuszko et al., 2015).



**Рисунок 12.** Результат анализа главных компонент для материала по *Hirsutiella steineri* с оз. Псенодах: факторные координаты экземпляров.

Возможность исследовать изменчивость такого рода предоставил нам материал по *Hirsutiella steineri*, собранный в окрестностях озера Псенодах (Краснодарский край, массив Фишт-Оштен). Всего было промерено 27 экз. из этого места, собранных с полевок из родов *Microtus* и *Chionomys*. Как показал анализ главных компонент, существенную часть изменчивости (52.56 % дисперсии) составляет согласованное варьирование всех переменных, т.е. в данной выборке имеет место главным образом размерная изменчивость. При этом особи с *Chionomys* в среднем заметно отличаются от особей с *Microtus* по значениям этого фактора (рис. 12). Сравнив группы клещей, собранных с разных хозяев, по геометрическому среднему всех включенных в анализ переменных,

можно убедиться, что размерные отличия между ними довольно существенны и достоверны на уровне  $p = 0.000019$  согласно критерию Манна-Уитни (рис. 13).



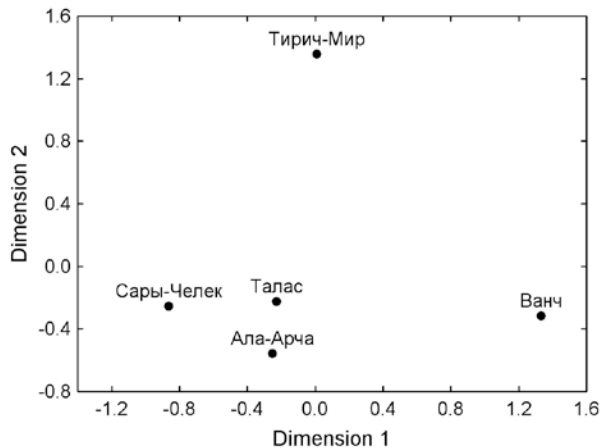
**Рисунок 13.** Интервалы значений показателя общего размера (GM) для экземпляров *Hirsutiella steineri* с оз. Псенодах, собранных с *Microtus* и *Chionomys*: среднее +/- стандартное отклонение, минимум и максимум.

Учитывая тот факт, что хозяйинная специфичность у краснотелок носит экологический характер, следует предположить, что наблюдаемое распределение форм клещей по хозяевам возникает вследствие различной пространственной локализации готовых к нападению личинок (а также, вероятно, и постларвальных фаз). Очевидно, крупные *H. steineri* обитают на осыпях, а мелкие формы – на лугах. Соответственно, живущие на осыпях снежные полевки будут заражаться крупной формой, а роющие норы на лугу дагестанские полевки – мелкой. Перекрестное заражение может происходить в результате эпизодических проникновений грызунов в пределы не свойственных им стаций. Такие экологические формы краснотелок могут, по-видимому, становиться основой для парапатрического видообразования.

#### **4.2. Направления изменчивости и возможность аллопатрического видообразования**

Выше было показано, что общий размер особей *Leptotrombidium dilumerale* в горах Средней Азии, вычисленный на основе всех стандартных количественных признаков, кроме числа щетинок, увеличивается с ростом высокогорного характера ландшафта. Вместе с тем, у этого вида наблюдается изменчивость по числу плечевых и дорсальных щетинок идиосомы, независимая от метрических показателей. Как показывает картина сходств и различий между центроидами выборок, полученная методом многомерного шкалирования с использованием 6 показателей числа щетинок (рис. 14), особенно близки друг к другу три северные, тяньшанские выборки – Талас, Ала-Арча и Сары-Челек. При этом две первые, северо-тяньшанские выборки ближе друг к другу, чем к выборке из Сары-Челека (западный Тянь-Шань).

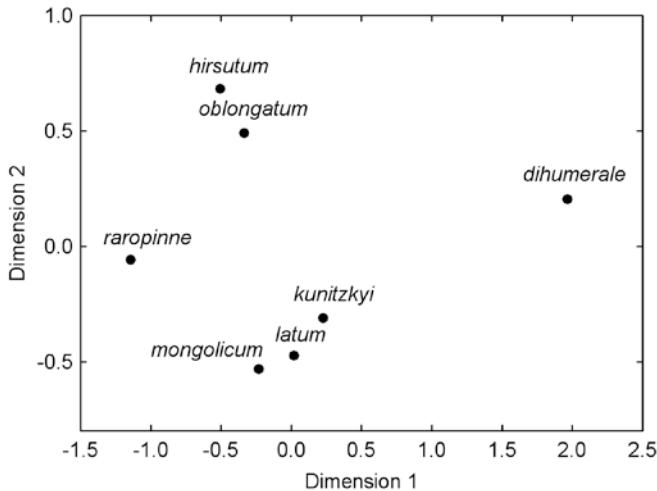
Таким образом, если изменчивость мерных признаков у *L. dihumerale* связана с экологическими характеристиками мест сбора, то хетотаксическая изменчивость имеет очевидный географический смысл: чем ближе друг к другу разные популяции, тем они более сходны. Особое морфологическое своеобразие выборок из Ванча и Тирич-Мира является, вероятно, следствием их изоляции в долинах, окруженных высокими горными цепями Памира и Гиндукуша.



**Рисунок 14.** Результаты многомерного шкалирования для выборок *Leptotrombidium dihumerale* по признакам VS (число вентральных щетинок идиосомы), H (число плечевых щетинок), D<sub>1</sub>, D<sub>2</sub>, D<sub>3</sub> (число дорсальных щетинок идиосомы в 1-3 рядах) и D<sub>c</sub> (число дорсальных щетинок идиосомы каудальнее 3 ряда).

Сопоставим теперь направления внутривидовой изменчивости *L. dihumerale* с межвидовыми различиями в группе *abidi*, к которой он относится. На уровне межвидовых различий экогеографических закономерностей здесь не обнаруживается. Морфометрически мелкие виды *L. hirsutum* (Schluger, 1955), *L. latum* Schluger et Kudryashova, 1969 и *L. raropinne* (Schluger, 1957) могут встречаться в тех же высокогорных местообитаниях, что и крупный вид *L. dihumerale*. Обращает на себя внимание наличие в этой группе морфометрически очень близких между собой форм (рис. 15), различающихся по числу щетинок идиосомы, числу плечевых, коксальных и стернальных щетинок. Так, *L. hirsutum* и *L. oblongatum* (Schluger et Emeljanova, 1957) практически идентичны по всем промерам и отличаются по числу задних стернальных щетинок и числу щетинок идиосомы. *Leptotrombidium mongolicum* (Kudryashova, 1988) отличается от *L. latum* только наличием 2 (против 4) плечевых щетинок. К обоим этим видам очень близок *L. kunitzkyi* (Kudryashova, 1988), который отличается от них наличием 4 задних стернальных щетинок, 6 плечевых щетинок и большим числом щетинок идиосомы.

Таким образом, процесс видообразования в группе *abidi* по-видимому сопровождается возникновением различий по числу щетинок и не затрагивает морфометрические признаки. Изменчивость, которая может служить основой для такого видообразования – это вариации в числе плечевых и дорсальных щетинок идиосомы, отмеченные у *L. dihumerale*. Причем, поскольку различия по числу щетинок между локальными выборками имеют ясный географический смысл (географически близкие друг к другу выборки и морфологически более сходны), можно предположить, что основной фактор видообразования в группе *abidi* – это значительная степень изолированности местных популяций, разделенных горными хребтами Центральной Азии.



**Рисунок 15.** Результаты многомерного шкалирования для видов группы *abidi* по морфометрическим признакам. Данные взяты из монографии Кудряшовой (1998).

Региональный характер такого способа видообразования подтверждается сравнением с другими таксонами краснотелок. Например, у центральноазиатских представителей рода *Microtrombicula* ведущую роль в разграничении близких видов также играют числа стеральных, коксальных, плечевых и дорсальных щетинок идиосомы (Кудряшова, 1998; Fernandes, Kulkarni, 2003), а также присутствие или отсутствие подплечевых щетинок (Daniel, Stekolnikov, 2005).

В отличие от этого основное направление внутривидовой изменчивости в роде *Hirsutiella* (высотная бергмановская клина) совпадает и с межвидовыми различиями, так что получаются крупные высокогорные (*H. alpina* и *H. steineri*) и мелкие низкогорные виды (*H. llogorensis*). Причем и число щетинок идиосомы варьирует согласованно с мерными признаками, внося свой вклад в показатель общего размера особи. Таким образом, у *Hirsutiella* могло иметь место

обособление и превращение в самостоятельные виды крайних элементов высотной клины.

#### 4.3. Структура вида и структура рода

Согласно последней ревизии (Stekolnikov, 2013) род *Leptotrombidium* включает 342 описанных вида, причем 111 из них обладают одной и той же комбинацией неметрических признаков. Как показывает наша таксономическая практика, данный род во многих районах представлен множеством морфометрически четко обособленных групп с неясным таксономическим статусом. Эта ситуация демонстрируется на примере распространенного на Кавказе и в Закавказье вида *Leptotrombidium alanicum*.

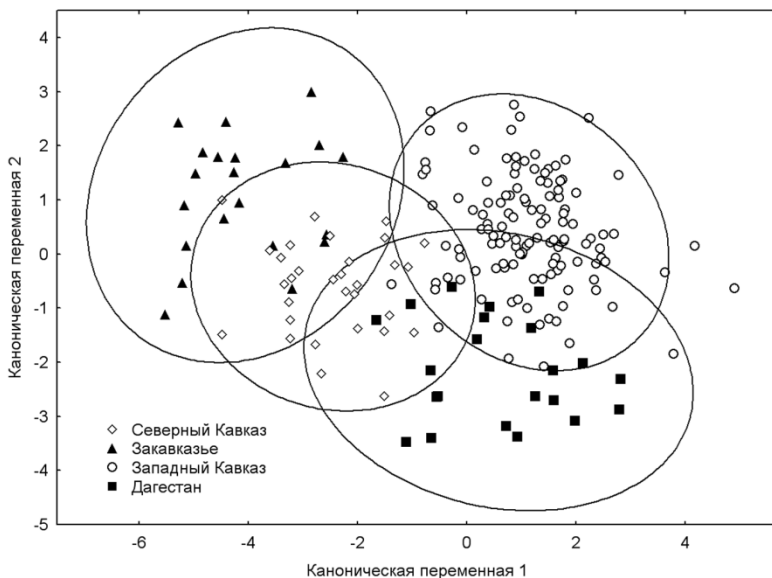
По результатам кластерного анализа изученный материал был разделен на 4 группы: 1) «Северный Кавказ» – 31 экз.; 2) «Закавказье» – 21 экз.; 3) «Западный Кавказ» – 125 экз.; 4) «Дагестан» – 22 экз. Эти группы только частично имеют географическое соответствие: в частности, дагестанские выборки входят в три из них. С помощью дискриминантного анализа удалось построить включающие 8 признаков диагностические функции, которые позволяют достаточно хорошо разделить закавказскую и западнокавказскую формы, но дают плохие результаты для северокавказской и дагестанской форм (табл. 3).

**Таблица 3.** Точность классификации географических форм *Leptotrombidium alanicum* для модели дискриминантного анализа с 8 переменными.

Выборка	Исходное определение	Предсказанная классификация				% совпадений
		Сев. Кавказ	Закавказье	Зап. Кавказ	Дагестан	
Обучающая	Сев. Кавказ	18	2	0	0	90.00
	Закавказье	0	10	0	0	100.00
	Зап. Кавказ	0	0	63	3	95.45
	Дагестан	0	0	3	10	76.92
	Всего	18	12	66	13	92.66
Тестовая	Сев. Кавказ	7	2	2	0	63.64
	Закавказье	1	10	0	0	90.91
	Зап. Кавказ	1	0	58	0	98.31
	Дагестан	1	0	2	6	66.67
	Всего	10	12	62	6	90.00
Суммарная	Сев. Кавказ	25	4	2	0	80.65
	Закавказье	1	20	0	0	95.24
	Зап. Кавказ	1	0	121	3	96.80
	Дагестан	1	0	5	16	72.73
	Всего	28	24	128	19	91.46

Распределение экземпляров в пространстве первых двух канонических дискриминантных функций (рис. 16) показывает, что обособленность друг от друга закавказской и западнокавказской форм настолько хороша, что они вполне могли бы быть описаны как самостоятельные виды, однако остальные формы связывают их в единый конгломерат. Таким образом, *L. alanicum* на протяжении своего не слишком большого ареала включает, по крайней мере, 4 формы, имеющие лишь частичную географическую привязку, со сложной картиной взаимных сходств и различий.

Кластерный анализ всего рода *Leptotrombidium* (335 форм, включая хорошие виды, субъективные синонимы и внутривидовые формы трех кавказских видов) демонстрирует, с одной стороны, приблизительное соответствие ряда кластеров с сильной статистической поддержкой априори интуитивно выделенным группам видов (таким как группы *deliense* и *akamushi*) и, с другой стороны – значительное обособление несомненно внутривидовых форм. Так, в один и тот же кластер включаются *L. alanicum* из Армении и выборка *L. europaeum* с озера Авлан в Южной Турции, но при этом типовая серия последнего вида попадает в другой кластер, а все остальные выборки обоих видов являются членами третьего кластера, который весьма далек от первых двух. Таким образом, можно заключить, что морфологические различия между внутривидовыми формами в роде *Leptotrombidium* зачастую не менее сильны, чем различия между хорошими видами.



**Рисунок 16.** Результаты дискриминантного анализа для 4 форм *Leptotrombidium alanicum*.

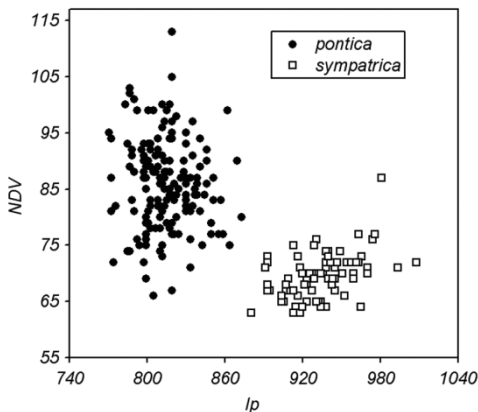
Некоторые данные, полученные другими авторами, могут прояснить вероятные биологические причины такой внутривидовой структуры. Эксперименты по культивированию продемонстрировали существенные морфологические различия между группами личинок *L. akamushi*, происходящими от разных родительских пар (Goksu et al., 1960). Далее, у двух видов *Leptotrombidium* был выявлен партеногенез (Kaufmann, Traub, 1966; Liu, Hsu, 1985). Доказана, кроме того, возможность гибридизации некоторых видов *Leptotrombidium* (Liao, 1988; Kadosaka et al., 1994). Гибридизация совместно с партеногенезом и высоким уровнем внутривидовой изменчивости, включая возможность фиксации морфологических aberrаций (как показано выше на примере *L. aenigmami*), теоретически способна превратить значительную часть рода в сплошной континуум форм с неясной иерархией.

## Глава 5 Симпатрия близкородственных видов

### 5.1. Виды группы *Neotrombicula talmiensis* на Западном Кавказе

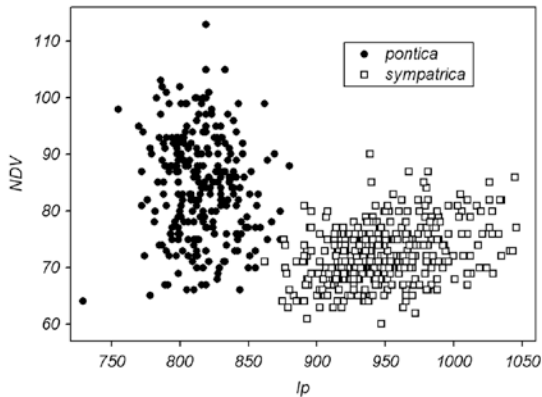
#### 5.1.1. Особенности видовой дискриминации в точках симпатрии

На Западном Кавказе отмечены три вида группы *talmiensis* – *Neotrombicula carpathica* Schluger et Vysotzkaja, 1970, *N. sympatrica* и *N. pontica*. Последний вид, эндемик Западного Кавказа, практически всегда встречается вместе с *N. sympatrica*, в то время как ареалы восточно-европейского вида *N. carpathica* и азиатского вида *N. sympatrica* пересекаются лишь краями. Различия между *N. sympatrica* и *N. pontica* в области симпатрии весьма четки уже по отдельным признакам (рис. 17), однако на всем материале граница между ними размывается (рис. 18).



**Рисунок 17.** Сумма длин ног ( $I_p$ ) и число щетинок идиосомы (NDV) у *Neotrombicula pontica* и *N. sympatrica* в точках симпатрии.

Совместная встречаемость *N. sympatrica* и *N. carpathica* отмечена всего в 4 пунктах: р. Пшеха, оз. Псенодах, приют Ачишко, хр. Аибга. Во всех этих пунктах один из видов, входящих в симпатрическую пару, представлен особой формой, достаточно сильно отличающейся от остального изученного материала по тому же виду. В одном случае такую обособленную форму дает *N. sympatrica* (Псенодах), а в остальных – *N. carpathica*. В результате, несмотря на близость этих видов и сложность их диагностики, в области симпатрии они очень четко разделены по морфометрическим признакам (рис. 19, 20).



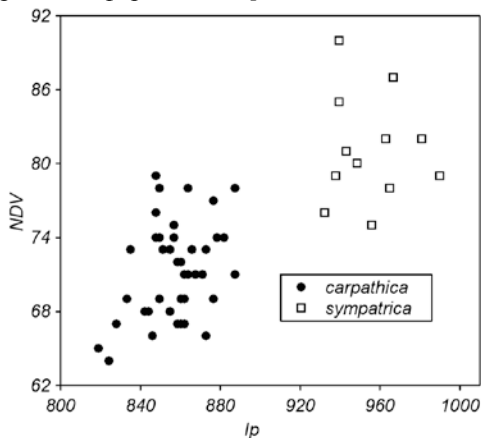
**Рисунок 18.** Сумма длин ног ( $I_p$ ) и число щетинок идиосомы (NDV) у *Neotrombicula pontica* и *N. sympatrica* (весь наличный материал).

Обособленная форма *N. sympatrica* отличается от остального западнокавказского материала по этому виду более крупным щитом, более короткими щетинками щита и идиосомы и большим числом щетинок идиосомы, а также более длинными ногами. А материал по *N. carpathica* из того же места относится к числу мелких представителей своего вида. В результате, эти две симпатрические популяции особенно четко различаются по признаку, служащему для диагностики соответствующих видов в целом (длина ног). Но к этому признаку добавляются и некоторые локальные различия (по числу щетинок идиосомы и размеру щита), которые не могут использоваться для характеристики видов в целом.

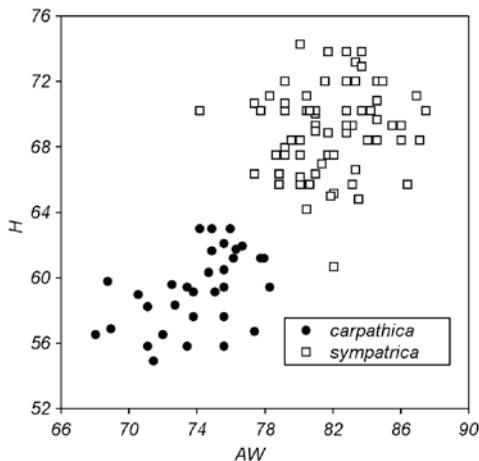
Обособленная форма *N. carpathica* отличается от остального материала более узким щитом, более короткими щетинками и меньшим относительным расстоянием *mastitarsala* III от основания лапки (*m-t*). Таким образом, и здесь в разграничении симпатрических популяций усиливается роль одного из видовых диагностических признаков, а именно длины щетинок, которая у *N. sympatrica* больше, чем у *N. carpathica*. Ширина щита отличает обособленную форму *N. carpathica* как от симпатрической популяции *N. sympatrica*, так и от типичных представителей своего вида. Наконец, показатель *m-t* вносит отрицательный вклад в различение этих популяций: *N. sympatrica* имеет меньшее значение *m-t*,



чем *N. carpathica*, но в том же направлении отклоняется от среднего по виду и значение  $m-t$  у аберрантной формы *N. carpathica*.



**Рисунок 19.** Сумма длин ног (Ip) и число щетинок идиосомы (NDV) у *Neotrombicula carpathica* и *N. sympatrica* в области симпатрии (оз. Псенодах).



**Рисунок 20.** Ширина щита впереди (AW) и длина плечевых щетинок (H) у *Neotrombicula carpathica* и *N. sympatrica* в областях симпатрии (р. Пшеха, приют Ачишхо, хр. Аибга).

### 5.1.2. Распределение по хозяевам в точках симпатрии

Рассмотрение количественных показателей приуроченности этих видов клещей к различным родам хозяев показывает, что *N. sympatrica* в местах симпатрии с *N. pontica* паразитирует на мышах рода *Apodemus* и почти не

встречается на полевках рода *Microtus*. Между тем, вне области симпатрии ни о какой приуроченности *N. sympatrica* к *Apodemus* говорить не приходится: нередко на *Microtus* собранного материала оказывается больше. Таким образом, приуроченность к *Apodemus* – локальная особенность *N. sympatrica*, наблюдающаяся только в области симпатрии этого вида и *N. pontica*.

Можно предположить, что какая-то особенность условий среды в местах совместного обитания *N. pontica* и *N. sympatrica* (сравнительно высокая или, наоборот, низкая степень увлажнения почвы, толщина подстилки, плотность травяного покрова и т.д.) приводит к тому, что голодные личинки *N. sympatrica* нападают на хозяина с травы или нижнего яруса подлеска, а *N. pontica* – с поверхности почвы или в толще почвы и подстилки. В таком случае, учитывая различия в характере двигательной активности между данными родами хозяев, для *N. sympatrica* вероятность встречи с мышами будет больше, чем с полевками, а *N. pontica* может нападать и на тех, и на других.

### **5.1.3. Общие выводы: влияние изменчивости на различия между видами в точках симпатрии**

Таким образом, как по морфологическим, так и по экологическим характеристикам у видов группы *talmiensis* в областях симпатрии наблюдаются более отчетливые межвидовые различия, чем на всем материале. Представляется, что это отталкивание между видами в точках соприкосновения возникает за счет сочетания двух факторов: наличия внутривидовой экогеографической изменчивости и разных требований видов к условиям среды.

Как было показано выше, у *N. sympatrica* и *N. pontica* наблюдается зависимость общего размера (включая число щетинок) от высоты. Вместе с тем, эти виды отличаются интервалами высот, в пределах которых они встречаются: *N. pontica* никогда не заходит в высокогорье, а *N. sympatrica* – в степную зону Предкавказья. В результате из области симпатрии исключаются выборки *N. sympatrica* с предельно большим числом щетинок и выборки *N. pontica* с предельно малым числом щетинок, которые размывают границу между видами по этому признаку.

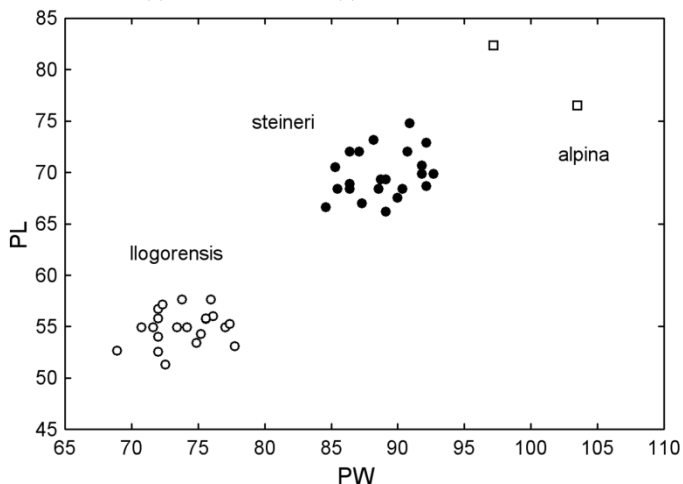
Другой случай представляют симпатрические отношения *N. carpathica* и *N. sympatrica*. Первый вид на Кавказе является высокогорным, он встречается преимущественно там, где кончается лес и начинаются субальпийские луга, а второй вид – горно-лесной. В каждом из пунктов, где оба вида встречаются вместе, условия нетипичны для одного из них. Так, точка симпатрии на массиве Фишт-Оштен (озеро Псенодах) относится к субальпийской зоне, но при этом отличается суровым высокогорным ландшафтом: преобладанием скал, осыпей, снежников, а также близостью ледника. Можно предположить, что эти условия близки к границе интервала возможного выживания *N. sympatrica*, что и приводит к возникновению aberrантной формы этого вида: с большим числом, но при этом более коротких щетинок идиосомы и с длинными ногами.

Напротив, места совместного обитания этих двух видов в районе реки

Пшеха и поселка Красная Поляна – это лесные станции на высоте около 1000 м, нехарактерные теперь уже для *N. carpathica*. Вероятно, условия лесной зоны южного макросклона Главного хребта неблагоприятны для *N. carpathica* и мешают его проникновению в Закавказье. Они же, вероятно, способствовали образованию aberrантной формы на границе области выживания вида.

## 5.2. Симпатрия видов рода *Hirsutiella* на Кавказе

На Кавказе род *Hirsutiella* представлен тремя видами: *H. alpina*, *H. steineri* и *H. llogorensis*. Проведение границы между ними представляет собой проблему, которая еще не решена. Между тем, отличия между симпатрическими популяциями *Hirsutiella* исключительно сильны. Так, в одном случае (Дагестан, Мурада, 1500 м) все три вида обнаружены на одних и тех же особях хозяина. Различия между ними были очевидны уже по отдельным промерам (рис. 21). Это особенно явное свидетельство их видовой самостоятельности.



**Рисунок 21.** Ширина щита сзади (PW) и длина постеролатеральных щетинок щита (PL) у *Hirsutiella llogorensis*, *H. steineri* и *H. alpina* из окрестностей села Мурада (Дагестан).

*Hirsutiella alpina* и *H. steineri* встречались вместе, кроме того, в Северной Осетии, Турции и Краснодарском крае. В последнем случае также зафиксировано паразитирование разных видов на одной особи хозяина. Совместное обитание *H. alpina* и *H. llogorensis* отмечено в Дагестане, а достоверные случаи симпатрии *H. steineri* и *H. llogorensis* наблюдаются в Дагестане и Краснодарском крае.

Все три вида отличаются по приуроченности к хозяевам и типам биотопов. *Hirsutiella alpina*, по-видимому, обитает только на осыпях,

паразитируя на снежных полевках и сером хомячке. *Hirsutiella steineri* также является обычным обитателем осыпей, но встречается и в других биотопах. Он паразитирует как на снежных полевках, так и на мышах и кустарниковых полевках. *Hirsutiella llogorensis* – лесной вид; на снежных полевках он достаточно редко попадает в Дагестане. Эти различия сохраняются и в областях симпатрии.

### **5.3. Симпатрия видов рода *Leptotrombidium* на Кавказе**

Все три вида *Leptotrombidium*, в большом количестве собранные на Кавказе (*L. europaicum*, *L. alanicum* и *L. paradux*), встречены вместе в одном пункте на территории Дагестана (Хнов). При этом *L. europaicum* и *L. paradux* с достоверностью отмечены на одной и той же особи хозяина. *Leptotrombidium alanicum* вместе с *L. europaicum* встречались еще в двух дагестанских пунктах (Ашилты и Ихрек), а *L. alanicum* вместе с *L. paradux* – в ряде мест сбора на территории Краснодарского края и Карачаево-Черкессии. Различия между этими видами в точках симпатрии весьма отчетливы уже по отдельным признакам, но значительная географическая изменчивость приводит к тому, что виды в целом различимы довольно плохо.

### **5.4. *Laotrombicula*: локальный род с двумя симпатрическими видами**

Нами был описан (Stekolnikov, 2014) новый род клещей-краснотелок *Laotrombicula*, включающий два четко различающихся по качественным и количественным признакам симпатрических вида с лаосской скальной крысы *Laonastes aenigmamus*. Этот род близок к *Trombiculindus* и *Leptotrombidium* и отличается от них наличием шестиугольного или полукруглого щита, против широко-прямоугольного, перисторассечённых дорсоцентральных щетинок идиосомы, против листовидных у *Trombiculindus* и нерасширенных у *Leptotrombidium*, а также наличием пилообразных продольных гребней на щите.

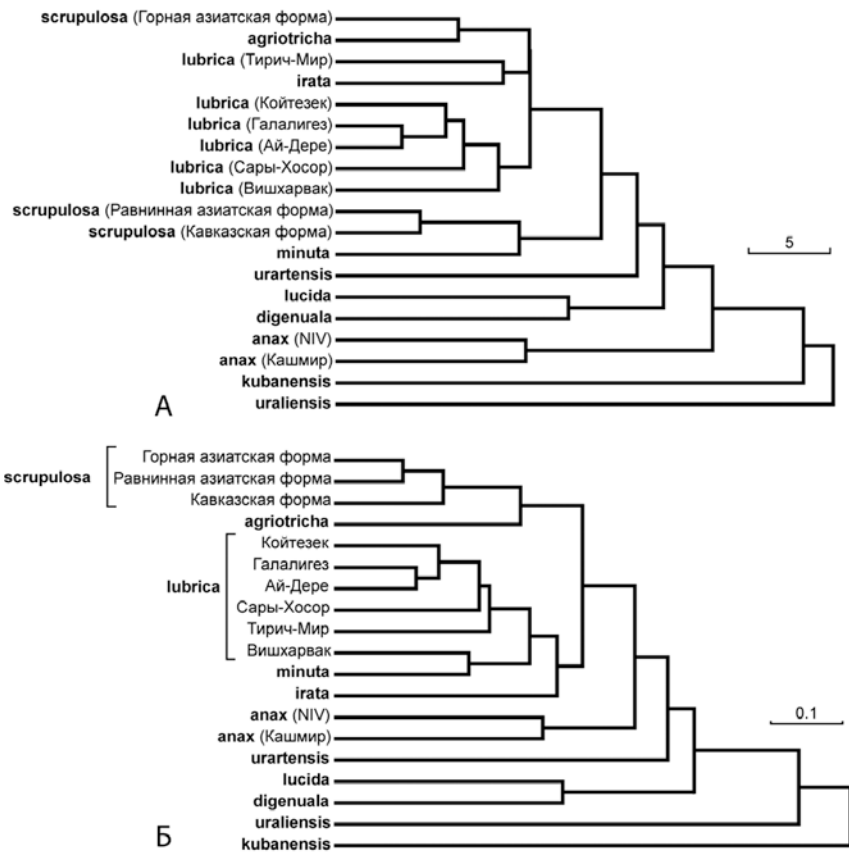
Обнаружение в одном местообитании своеобразного рода с двумя видами заставляет вспомнить особенности фауны краснотелок летучих мышей, включающей множество монотипических родов. Возможно, что эволюция каждого из них связана с одной-единственной изолированной пещерой. Таким же образом, распространение *Laotrombicula* может быть ограничено немногими специфическими биотопами в их типовом местообитании, относящемся к карстовым скальным образованиям провинции Кхаммуан.

## **Глава 6 Изменчивость и проблемы диагностики**

### **6.1. Обзор группы *Neotrombicula minuta***

В состав этой группы нами были включены следующие виды: *Neotrombicula agriotricha* Stekolnikov, 1994, *N. anax* Audy et Womersley, 1957, *N. balcanica* Kolebinova, 1973, *N. corvi* Kolebinova, 1971, *N. digenuala* Schluger, 1967, *N. irata* Kudryashova, 1993, *N. kubanensis* Stekolnikov, 2008, *N. lubrica*

Kudryashova, 1993 (= *N. dimidiata* Stekolnikov, 1995), *N. lucida* Kudryashova, 1993, *N. minuta* Schluger, 1966, *N. ovalis* Schluger et Davidov, 1967, *N. scrupulosa* Kudryashova, 1993, *N. uraliensis* Kudryashova, 1993, *N. urartensis* Stekolnikov, 2008. Для установления порядка группировки изученных выборок был применен кластерный анализ. В первый вариант анализа были включены исходные переменные, во второй – переменные с введенной поправкой на размер (деление на геометрическое среднее всех переменных). В первом варианте (рис. 22, А) внутривидовые формы *N. scrupulosa* оказались распределенными между разными кластерами. Во втором варианте (рис. 22, Б) все выборки *N. scrupulosa* и все выборки *N. lubrica* собраны вместе, что представляется таксономически осмысленным.



**Рисунок 22.** Результаты кластерного анализа для видов, форм и локальных популяций группы *minuta* (эвклидовы расстояния, UPGMA). А – анализ с использованием 17 исходных переменных; Б – анализ с использованием 17 трансформированных переменных.

## **6.2. Диагностика *Neotrombicula scrupulosa*, *N. lubrica* и *N. minuta* с помощью дискриминантного анализа**

Исходный вариант анализа включал 17 переменных. Процент правильно определенных с его помощью экземпляров составил 98.1 в обучающей, 94.2 в тестовой и 94.3 в выборке, сгенерированной методом складного ножа. Поскольку ошибки классификации могли быть вызваны не только неверным исходным определением, но и включением в анализ переменных, которые не вносят вклада в различение групп, имело смысл сделать попытку улучшить качество дискриминантных функций путем отбора переменных.

В итоге, с помощью метода наилучших подмножеств были выбраны пять переменных, включая один промер щита, максимальную длину щетинок идиосомы, длину лапки ног III, расстояние *mastitarsala* от основания лапки и число дорсальных щетинок идиосомы в первых 4-х рядах. Дискриминантный анализ, проведенный с этим набором, дал достаточно высокие значения процента правильно определенных экземпляров: 96.2 в обучающей, 96.2 в тестовой и 95.5 в выборке, сгенерированной методом складного ножа. Существенно также то, что он дал приемлемый процент правильных определений в наименьшей выборке (*N. minuta*, 15 экз.).

Таким образом, удаление излишних переменных сопровождалось также явным уменьшением «шума». Однако поскольку распределение наших данных обнаруживало достоверное отклонение от многомерной нормальности, нестандартизованные коэффициенты дискриминантной функции не могут использоваться непосредственно для определения нового материала. Такое определение должно основываться на вычислении апостериорных вероятностей, после чего дискриминантный анализ каждый раз должен проводиться заново.

## **6.3. Дискриминация между *Neotrombicula scrupulosa* и *N. urartensis* методом логистической регрессии**

Отдельно были изучены различия между *Neotrombicula scrupulosa* и *N. urartensis*. Последний вид, описанный из Армении, отличается от *N. scrupulosa* большим числом вентральных и каудальных щетинок идиосомы, меньшим числом дорсальных щетинок идиосомы в первых четырех рядах, меньшим *m-t*, а также более длинной переднецентральной щетинкой щита. В окрестностях Агарцина в Армении эти два вида встречаются совместно, что может рассматриваться как свидетельство в пользу их самостоятельности.

Для разграничения этих видов была применена логистическая регрессия. Успешной оказалась модель, включающая одну переменную – *VC* (число щетинок идиосомы за вычетом числа дорсальных щетинок в рядах 1-4), при условии, что в качестве обучающей выборки *N. scrupulosa* берется только горная азиатская форма. В результате было построено следующее диагностическое уравнение:

$$P = \text{Exp}(56.237 - 1.268*VC) / (1 + \text{Exp}(56.237 - 1.268*VC)).$$

Если  $P < 0.5$ , новый экземпляр определяется как *N. urartensis*, в

противном случае – как *N. scrupulosa*. Решение этого уравнения дает пограничное значение VC, лежащее между 44 и 45. Таким образом, согласно полученному диагностическому правилу, значение VC у *N. urartensis* должно быть 45 или больше, а у *N. scrupulosa* 44 или меньше. С использованием этого правила общий процент правильно определенных экземпляров составил 98 % в обучающих выборках и 100 % для остального материала по *N. scrupulosa*.

Таким образом, разрешение проблем диагностики в группах близких видов краснотелок представляет собой комплексное исследование, опирающееся на данные по внутривидовой изменчивости. При наличии достаточно большого материала разграничение видов на основе морфометрических данных вполне возможно с использованием дискриминантного анализа или логистической регрессии. Однако априорная классификация, на которую опираются методы дискриминации, может производиться только на основе экспертной оценки имеющихся данных.

### Выводы

1. Морфометрическое исследование широко распространенных видов клещей-краснотелок из разных родов показывает, что они обладают сложной структурой, включающей как чисто географические формы, характеризующиеся разными пропорциями промеров, так и экогеографические формы, отличающиеся по общему размеру особей (вычисляющемуся как среднее геометрическое разных промеров или как первая главная компонента дисперсии);
2. Экогеографическая изменчивость в разных подсемействах и родах клещей-краснотелок чаще соответствует правилу Бергмана, когда экземпляры, собранные на большей высоте или в более высоких широтах, отличаются большим общим размером. Эта закономерность продемонстрирована нами для ряда видов из родов *Neotrombicula*, *Hirsutiella*, *Leptotrombidium* и *Shunsennia*, в том числе как прямая корреляция показателя общего размера с высотой над уровнем моря. В одном случае (*Leptotrombidium europaeum* на Кавказе и в Турции) была обнаружена противобергмановская клина, т.е. не увеличение, а уменьшение общего размера особей с высотой;
3. В пределах некоторых видов тромбикулид существует значительная изменчивость по дискретным признакам (числа щетинок разных типов), которая в других случаях служит надежным диагностическим признаком видового или родового уровня. В частности, пост-постеролатеральные щетинки щита, наличие которых является диагностическим признаком родов *Xinjiangsha* и *Hoffmannina*, присутствуют в ряде популяций *Hirsutiella steineri* с частотой до 74 %. На примере вида *Leptotrombidium aenigmami* описан случай, когда выявленная ранее редкая морфогенетическая аномалия – полная редукция дорсоцентральных щетинок идиосомы – оказывается видовым признаком;
4. В пределах одного местообитания возможно присутствие различающихся

по размеру внутривидовых форм краснетелок, приуроченных к разным хозяевам. Предполагается, что свободноживущие постларвальные фазы таких форм населяют разные микробиотопы. Эти формы могут быть исходной стадией парапатрического видообразования;

5. Сопоставление направлений внутривидовой изменчивости с межвидовыми различиями в группе близких видов дает возможность реконструировать формы видообразования в этой группе. Так, на основе изучения внутривидовой изменчивости *Leptotrombidium dihumerale* можно заключить, что видообразование в группе видов *abidi* вероятнее всего связано с географической изоляцией локальных горных популяций и сопряжено с изменением числа щетинок разных типов (стернальных, коксальных, плечевых и дорсальных);
6. Для рода *Leptotrombidium* характерна своеобразная структура вида, продемонстрированная нами на примере *L. alanicum*, состоящая в наличии большого числа локальных географических форм и, возможно, обусловленная наличием партеногенеза. Поскольку при этом значительная часть видов *Leptotrombidium* различается слабо и только по морфометрическим показателям, возникает нечеткость таксономической иерархии в этом роде;
7. Особенности межвидовых различий в области симпатрии близких видов краснетелок могут служить доказательством самостоятельности этих видов. В месте контакта ареалов наблюдается увеличение межвидовых различий по морфологии и хозяйинной приуроченности, которое, очевидно, обусловлено сочетанием двух факторов: наличием внутривидовой экогеографической изменчивости и несовпадением требований к условиям среды у сравниваемых видов;
8. Симпатрия также может указывать на особенности эволюционной истории рода краснетелок. Так, включающий два симпатрических вида локальный род *Laotrombicula*, вероятно, является примером молодого рода, распространение которого пока ограничено местом его возникновения;
9. Пример ревизии группы видов *Neotrombicula minuta* показывает, что проблемы диагностики близких видов клещей-краснетелок могут успешно разрешаться с помощью линейного дискриминантного анализа с предварительной поправкой на размер и логистической регрессии.

### Список публикаций по теме диссертации

**Работы, опубликованные в рецензируемых научных изданиях, входящих в перечень ВАК:**

1. **Стекольников, А.А.** Ревизия клещей-краснетелок группы *vulgaris* (Trombiculidae, *Neotrombicula*) / **А.А.Стекольников** // Паразитология. – 1999а. – Т. 33, вып. 5. – С. 387-403.
2. **Стекольников, А.А.** Систематика клещей-краснетелок группы *nagayoi* (Trombiculidae, *Neotrombicula*) / **А.А.Стекольников** // Паразитология. – 1999б. –



Т. 33, вып. 6. – С. 465-481.

3. **Stekolnikov, A.A.** A new subgenus and species of the chigger mite genus *Neotrombicula* (Acari: Trombiculidae) / **A.A.Stekolnikov** // *Acarologia*. – 2000. – V. 40, F. 4. – P. 407-412.

4. **Стекольников, А.А.** Систематика клещей-красотелок рода *Hirsutiella* Schluger et Vysotzkaya, 1970 (Acari, Trombiculidae) / **А.А.Стекольников** // *Энтомологическое обозрение*. – 2001а. – Т. 80, вып. 1. – С. 219-242.

5. **Стекольников, А.А.** Внутривидовая изменчивость хетотаксии клещей-красотелок рода *Hirsutiella* (Acari: Trombiculidae) / **А.А.Стекольников** // *Паразитология*. – 2001б. – Т. 35, вып. 1. – С. 19-26.

6. **Стекольников, А.А.** Новые виды и симпатрические отношения клещей-красотелок группы *talmiensis* (Trombiculidae, Neotrombicula) / **А.А.Стекольников** // *Паразитология*. – 2001в. – Т. 35, вып. 6. – С. 496-518.

7. **Stekolnikov, A.A.** On the systematics of the genus *Eutonella* Kudryashova, 1988 (Acari: Trombiculidae) / **A.A.Stekolnikov** // *Acarina. Russian Journal of Acarology*. – 2001. – V. 9, N. 1. – P. 97-104.

8. **Стекольников, А.А.** Изменчивость клещей-красотелок группы *talmiensis* рода *Neotrombicula* Hirst, 1925 (Acari, Trombiculidae) в областях симпатрии на Западном Кавказе / **А.А.Стекольников** // *Энтомологическое обозрение*. – 2002. – Т. 81, вып. 3. – С. 761-777.

9. Daniel, M. New data on chigger mites of the subfamily Leeuwenhoekinae (Acari: Trombiculidae) parasitizing bats in Cuba / M.Daniel, **A.A.Stekolnikov** // *Acarina. Russian Journal of Acarology*. – 2002. – V. 10, N. 2. – P. 149-154.

10. **Стекольников, А.А.** Внутривидовая изменчивость и симпатрия близкородственных видов клещей-красотелок рода *Hirsutiella* (Acari: Trombiculidae) / **А.А.Стекольников** // *Паразитология*. – 2003. – Т. 37, вып. 4. – С. 281-297.

11. Daniel, M. Chigger mites (Acari: Trombiculidae) new to the fauna of Cuba, with the description of two new species / M.Daniel, **A.A.Stekolnikov** // *Folia Parasitologica*. – 2003. – V. 50, N. 2. – P. 143-150.

12. Daniel, M. To the fauna of chigger mites (Acari: Trombiculidae) parasitize bats in Cuba / M.Daniel, **A.A.Stekolnikov** // *Acarologia*. – 2003. – Т. 43, F. 1. – P. 29-37.

13. **Стекольников, А.А.** Изменчивость *Leptotrombidium europaicum* и двух близких к нему новых видов клещей-красотелок (Acari: Trombiculidae) с Кавказа / **А.А.Стекольников** // *Паразитология*. – 2004. – Т. 38, вып. 5. – С. 388-405.

14. Daniel, M. Chigger mites of the genus *Eutrombicula* Ewing, 1938 (Acari: Trombiculidae) from Cuba, with the description of three new species / M.Daniel, **A.A.Stekolnikov** // *Folia Parasitologica*. – 2004. – V. 51, N. 4. – P. 359-366.

15. Daniel, M. Three new species and new records of chigger mites (Acari: Trombiculidae) from East Hindukush, Pakistan / M.Daniel, **A.A.Stekolnikov** // *Acarologia*. – 2005. – V. 45, N. 4. – P. 273-285.

16. Imaz, A. Contribution to the knowledge of chigger mites (Acari: Trombiculidae) parasitizing *Apodemus sylvaticus* (L.) (Rodentia, Muridae) on the Iberian Peninsula / A.Imaz, D.Galicia, M.L.Moraza, **A.A.Stekolnikov** // *Acarologia*. – 2006. – Т. 46, F. 1-2. – P. 53-64.

17. **Стекольников, А.А.** Географическая изменчивость *Montivagum dihumerale* и видообразование у клещей-краснотелок (Acari: Trombiculidae) / **А.А.Стекольников** // *Паразитология*. – 2006. – Т. 40, вып. 1. – С. 26-46.

18. Daniel, M. Three new species and new records of chigger mites (Acari: Trombiculidae) from Cuba / M.Daniel, **A.A.Stekolnikov** // *Acarina*. Russian Journal of Acarology. – 2006. – Т. 14, F. 1. – P. 69-78.

19. **Stekolnikov, A.A.** Chigger mites (Acari: Trombiculidae) from wild birds in Costa Rica, with a description of three new species / **A.A.Stekolnikov**, I.Literák, M.Čapek, M.Havlíček // *Folia Parasitologica*. – 2007. – V. 54, N. 1. – P. 59-67.

20. Literak, I. Larvae of chigger mites *Neotrombicula* spp. (Acari: Trombiculidae) exhibited *Borrelia* but no *Anaplasma* infections: a field study including birds from the Czech Carpathians as hosts of chiggers / I.Literak, **A.A.Stekolnikov**, O.Sychra, L.Dubská, V.Taragelova // *Experimental and Applied Acarology*. – 2008. – V. 44, N. 4. – P. 307-314.

21. **Stekolnikov, A.A.** Two new species of chigger mites (Acari: Trombiculidae) close to *Neotrombicula minuta*, application of nonlinear multivariate statistics / **A.A.Stekolnikov** // *Acarina*. Russian Journal of Acarology. – 2008. – V. 16, N 1. – P. 21-29.

22. Daniel, M. Chigger mites (Acari: Trombiculidae) from Makalu Region in Nepal Himalaya, with a description of three new species / M.Daniel, **A.A.Stekolnikov** // *Journal of Medical Entomology*. – 2009. – V. 46, N. 4. – P. 753-765.

23. Kudryashova, N.I. *Kepkatrombicula* nom. n., a new name for the chigger mite genus *Eutonella* Kudryashova, 1988 (Acari: Trombiculidae), with notes on its systematics / N.I.Kudryashova, **A.A.Stekolnikov** // *Acarina*. Russian Journal of Acarology. – 2010. – V. 18, N. 1. – P. 79-80.

24. **Stekolnikov, A.A.** Four new species of chigger mites (Acari: Trombiculidae) of the genus *Eutrombicula* from Chile / **A.A.Stekolnikov**, D.González-Acuña // *International Journal of Acarology*. – 2010. – V. 36, N. 4. – P. 313-325.

25. **Stekolnikov, A.A.** A revision of chiggers of the *minuta* species-group (Acari: Trombiculidae: *Neotrombicula* Hirst, 1925) using multivariate morphometrics / **A.A.Stekolnikov**, P.B.Klimov // *Systematic Parasitology*. – 2010. – V. 77, N 1. – P. 55-69.

26. **Stekolnikov, A.A.** Chigger mites (Acari, Trombiculidae) parasitizing small mammals in the Eastern Hindu Kush and some other Afghan areas / M.Daniel, **A.A.Stekolnikov**, M.Hakimitabar, A.Saboori // *Parasitology Research*. – 2010. – V. 107, N. 5. – P. 1221-1233.

27. Bochkov, A.V. Arthropod symbiotes of *Laonastes aenigmamus* (Rodentia: Diatomyidae) / A.V.Bochkov, A.V.Abramov, L.A.Durden, D.A.Apanaskevich, **A.A.Stekolnikov**, M.K.Stanyukovich, S.Gnophanxay, A.N.Tikhonov // *Journal of*

Parasitology. – 2011. – V. 97, N. 2. – P. 352-353.

28. Shatrov, A.B. Redescription of a human-infesting European trombiculid mite *Kepkatrombicula desaleri* (Acari: Trombiculidae) with data on its mouthparts and stylostome / A.B.Shatrov, **A.A.Stekolnikov** // International Journal of Acarology. – 2011. – V.37, Suppl. 1. – P. 176-193.

29. **Stekolnikov, A.A.** A revision of the chigger mite genus *Paratrombicula* Goff & Whitaker, 1984 (Acari: Trombiculidae), with the description of two new species / **A.A.Stekolnikov**, D.González-Acuña // Systematic Parasitology. – 2012. – V. 83, N. 2. – P. 105-115.

30. **Stekolnikov, A.A.** A new genus and species of Apoloniinae (Acari: Trombiculidae) from Oman / **A.A.Stekolnikov**, S.Carranza, E.Gómez-Díaz // Zootaxa. – 2012. – V. 3499. – P. 74-80.

31. **Stekolnikov, A.A.** A new genus and two new species of chigger mites (Acari: Trombiculidae) from the Laotian rock-rat *Laonastes aenigmamus* Jenkins, Kilpatrick, Robinson & Timmins (Rodentia: Diatomyidae) / **A.A.Stekolnikov** // Systematic Parasitology. – 2014. – V. 87, N. 1. – P. 21-31.

32. **Stekolnikov, A.A.** *Neotrombicula inopinata* (Acari: Trombiculidae) – a possible causative agent of trombiculiasis in Europe / **A.A.Stekolnikov**, P.Santibáñez, A.M.Palomar, J.A.Oteo // Parasites & Vectors. – 2014. – V. 7, N. 90.

33. **Stekolnikov, A.A.** First finding of the chigger mite *Neotrombicula talmiensis* (Acari: Trombiculidae) in Italy / **A.A.Stekolnikov**, M.Ballardini, W.Mignone, P.Scapin, M.Ulbanò, A.Marsan, A.Balduzzi // International Journal of Acarology. – 2014. – V. 40, N. 6. – P. 419-420.

34. **Stekolnikov, A.A.** Contributions to the fauna of reptilian chiggers (Acari: Trombiculidae) from the Central Mediterranean, with a description of one new species / **A.A.Stekolnikov**, W.P.Pfliegler, A.Sciberras // International Journal of Acarology. – 2014. – V. 40, N. 8. – P. 588-594.

35. **Stekolnikov, A.A.** A review of Chilean chiggers (Acari: Trombiculidae), with the description of a new genus and ten new species / **A.A.Stekolnikov**, D.González-Acuña // Zootaxa. – 2015. – V. 3964, N. 1. – P. 1-43.

36. **Stekolnikov, A.A.** A case of domestic goat parasitism by *Neotrombicula heptneri* (Acariformes: Trombiculidae) in Turkey / **A.A.Stekolnikov**, S.Kar // Acarologia. – 2015. – V. 55, N. 4. – P. 355-359.

37. Chaisiri, K. A revised checklist of chigger mites (Acari: Trombiculidae) from Thailand, with the description of three new species / K.Chaisiri, **A.A.Stekolnikov**, B.L.Makepeace, S.Morand // Journal of Medical Entomology. – 2016. – V. 53, N. 2. – P. 321-342.

38. **Stekolnikov, A.A.** Chigger mites of the genus *Ericotrombidium* (Acariformes: Trombiculidae) attacking pets in Europe / **A.A.Stekolnikov**, H.Waap, J.Gomes, T.Antunes // Veterinary Parasitology. – 2016. – V. 221. – P. 60-63.

#### **Монографии:**

39. **Stekolnikov, A.A.** Chigger mites (Acari: Trombiculidae) of Turkey /

**A.A.Stekolnikov**, M.Daniel // Zootaxa. – 2012. – V. 3216. – 104 pp.

40. **Stekolnikov, A.A.** Leptotrombidium (Acari: Trombiculidae) of the World / **A.A.Stekolnikov** // Zootaxa. – 2013. – V. 3728. – 173 pp.

**Статьи в прочих научных журналах и сборниках:**

41. Fain, A. A new species of the genus *Guntheria* (Acari Trombiculidae) from a duck-billed platypus collected in the New South Wales / A.Fain, **A.A.Stekolnikov** // Belgian Journal of Entomology. – 2004. – V. 6, N. 1. – P. 69-73.

42. **Stekolnikov, A.A.** A new genus and four new species of chigger mites (Acari Trombiculidae) from Madagascar / **A.A.Stekolnikov**, A.Fain // Belgian Journal of Entomology. – 2004. – V. 6, N. 2. – P. 337-352.

43. Ripka, G. First finding of the chigger mite *Blankaartia acuscutellaris* (Acari Trombiculidae) on a human host in Europe / G.Ripka, **A.A. Stekolnikov** // Belgian Journal of Entomology. – 2006. – V. 8, N. 2. – P. 147-151.

44. Literák, I. Sametky - paraziti ptáků Kostariky / I.Literák, **A.A.Stekolnikov**, M.Havlíček, M.Čapek, B.Calvo Rodríguez // Živa. – 2007. – V. 55, N. 6. – P. 271-274.