

Федеральное государственное бюджетное  
учреждение науки  
Зоологический институт Российской академии наук

*На правах рукописи*

**Стекольников**  
**Александр Анатольевич**

**Изменчивость и структура вида у клещей-краснотелок (Acariformes:  
Trombiculidae)**

03.02.11 – паразитология

Диссертация  
на соискание ученой степени  
доктора биологических наук

Санкт-Петербург – 2017

## ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ .....	5
ГЛАВА 1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА .....	18
1.1. Сбор и препарирование материала.....	18
1.1.1. Сбор с хозяев в полевых условиях .....	18
1.1.2. Сбор в музейных коллекциях позвоночных.....	22
1.1.3. Сбор голодных личинок с растительности .....	22
1.1.4. Препарирование .....	23
1.2. Микроскопическое исследование, промеры и рисунки .....	24
1.3. Поиск и коррекция географических данных .....	25
1.4. Поиск и сортировка литературных данных.....	27
1.5. Математическая обработка количественных признаков.....	29
1.5.1. Общие замечания .....	29
1.5.2. Достоверность различий по отдельным признакам.....	31
1.5.3. Расстояния между множеством объектов: двумерные представления .....	32
1.5.4. Кластерный анализ.....	35
1.5.5. Дискриминантный анализ.....	36
1.5.6. Логистическая регрессия.....	40
1.5.7. Выделение размерной компоненты изменчивости .....	41
1.5.8. Регрессионный анализ.....	43
ГЛАВА 2. МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ ОЧЕРК .....	45
2.1. Наружное строение личинки.....	45
2.2. Условные обозначения .....	51
2.2.1. История терминологии.....	51
2.2.2. Диагностические формулы .....	54
2.2.3. Стандартные промеры.....	55
ГЛАВА 3. ФОРМЫ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ.....	57
3.1. Географическая изменчивость .....	57
3.1.1. <i>Neotrombicula inopinata</i> в Европе: группировка выборок .....	
соответственно географической близости .....	58
3.1.2. Размерные формы <i>Brunehaldia brunehaldi</i> .....	61

3.1.3. <i>Neotrombicula scirpulosus</i> : компоненты размера и формы в географической изменчивости .....	66
3.2. Экогеографическая изменчивость .....	71
3.2.1. Правило Бергмана у клещей-краснотелок: предварительные замечания .....	71
3.2.2. Связь размера с высотой у <i>Neotrombicula sympatrica</i> и <i>N. pontica</i> на Кавказе .....	74
3.2.3. Связь размера с высотой у <i>Hirsutiella steineri</i> на Кавказе и в Турции... 80	
3.2.4. Обратное правило Бергмана у видов рода <i>Leptotrombidium</i> на Кавказе и в Турции .....	87
3.2.5. Бергмановская клина у <i>Leptotrombidium dihumeralis</i> в горах Средней Азии .....	92
3.2.6. Экогеографические закономерности в группе видов <i>Neotrombicula vulgaris</i> .....	96
3.2.7. Различия между высокогорными и низкогорными <i>Shunsennia oudemansi</i> в Афганистане .....	100
3.2.8. Экогеографическая изменчивость у <i>Neotrombicula delijani</i> .....	102
3.3. Изменчивость дискретных признаков .....	106
3.3.1. <i>Leptotrombidium aenigmati</i> : редкая аномалия, ставшая видовым признаком .....	106
3.3.2. Изменчивость хетотаксии у видов рода <i>Hirsutiella</i> .....	107
3.3.3. Изменчивость по числу плечевых и дорсальных щетинок идиосомы у <i>Leptotrombidium dihumeralis</i> .....	117
ГЛАВА 4. СТРУКТУРА ВИДА И ВИДООБРАЗОВАНИЕ У ТРОМБИКУЛИД ...	120
4.1. Экологические формы и возможность парапатрического видообразования .....	120
4.2. Направления изменчивости и возможность аллопатрического видообразования .....	128
4.3. Структура вида и структура рода .....	131
ГЛАВА 5. СИМПАТРИЯ БЛИЗКОРОДСТВЕННЫХ ВИДОВ .....	143
5.1. Виды группы <i>Neotrombicula talmiensis</i> на Западном Кавказе .....	143
5.1.1. Особенности видовой дискриминации в точках симпатрии .....	143

5.1.2. Распределение по хозяевам в точках симпатрии.....	149
5.1.3. Общие выводы: влияние изменчивости на различия между видами в точках симпатрии.....	154
5.2. Симпатрия видов рода <i>Hirsutiella</i> на Кавказе .....	155
5.3. Симпатрия видов рода <i>Leptotrombidium</i> на Кавказе.....	159
5.4. <i>Laotrombicula</i> : локальный род с двумя симпатрическими видами .....	160
ГЛАВА 6. ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ПРОБЛЕМЫ ДИАГНОСТИКИ.....	163
6.1. Обзор группы <i>Neotrombicula minuta</i> .....	163
6.2. Диагностика <i>Neotrombicula scrupulosa</i> , <i>N. lubrica</i> и <i>N. minuta</i> с помощью дискриминантного анализа .....	172
6.3. Дискриминация между <i>Neotrombicula scrupulosa</i> и <i>N. urartensis</i> методом логистической регрессии.....	177
ВЫВОДЫ .....	185
ЛИТЕРАТУРА .....	187
ПРИЛОЖЕНИЯ .....	209
Приложение А .....	209
Приложение Б.....	213
Приложение В.....	226

*«Но граница того, что отличается как слон, дуб, золото, что есть род и вид, переходит через множество ступеней в бесконечное обособление хаотически разбросанных животных и растений, горных пород или металлов, земель и т.д., подлежащих обнаружению лишь путем применения силы и искусства».*

*Гегель, «Феноменология духа»*

## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность исследования.** Тромбикулиды – одна из крупнейших групп клещей, по некоторым оценкам включающая более 3000 описанных видов (Brennan, Goff, 1977; Fernandes, Kulkarni, 2003). Краснотелки паразитируют практически на всех наземных и амфибиотических позвоночных, от грызунов и ящериц до крупных копытных, приматов и хищных. Их нападению могут подвергаться любые домашние животные – кошки, собаки, овцы, козы, лошади, кролики, домашняя птица (Mullen, O'Connor, 2009). Укусы краснотелок вызывают острый дерматит (тромбикулиаз или тромбикулёз, в старой литературе также тромбидиоз). Поскольку нападение этих клещей обычно является массовым, тромбикулёз, помимо сильного зуда, может сопровождаться образованием обширных язв (Otto, Jordaan, 1992) и выпадением волос (Gomez-Puerta et al., 2012; Stekolnikov et al., 2016). Паразитирование краснотелок на человеке издавна известно в Европе (Shaw, 1790), Азии (Wen, 1984a) и Америке (Riley, 1873). В Восточной и Юго-Восточной Азии, в Северной Австралии и некоторых районах Южной Америки они служат специфическими переносчиками кустарникового тифа (лихорадки цуцугамуши) – заболевания, вызывающегося риккетсиями *Orientia tsutsugamushi* (Weitzel et al., 2016). Выявлена естественная зараженность тромбикулид и другими патогенными микроорганизмами (Fernandez-Soto et al., 2001; Literak et al., 2008; Mit'ková et al., 2015), хотя их роль в качестве переносчиков или хотя бы резервуаров инфекции пока доказана только для кустарникового тифа.

Существенным недостатком множества исследований клещей-краснотелок в медицинском и ветеринарном аспекте является неадекватность таксономической базы. Из учебника в учебник переписываются названия двух видов – якобы

преобладающих или даже единственных агентов тромбикулёза: *Neotrombicula autumnalis* (Shaw, 1790) в Евразии и *Eutrombicula alfreddugesi* (Oudemans, 1910) на Американском континенте. Из учебников же эти названия переходят в специально-научные публикации, причем зачастую авторы даже не делают попытки определения собранного материала. Так, например, в заметке о находке *Neotrombicula autumnalis* на малой выпи в Турции (Cakiroglu et al., 2008) вообще нет упоминания о методах сбора, препарирования и определения материала, а качество помещенной там фотографии таково, что по ней невозможно установить даже подсемейство клеща, не говоря уже о роде и виде. Указанная работа, опубликованная в высокорейтинговом международном журнале, замечательна, кроме того, отсутствием сведений о месте и времени поимки животного-хозяина, а также полным игнорированием ранее опубликованных работ по фауне клещей-краснотелок Турции (Керка, 1962, 1966), полнотекстовые копии которых находятся в открытом доступе в интернете.

Очевидно, что для эффективной профилактики тромбикулёза и контроля численности его агентов необходимы знания об экологии краснотелок. Тромбикулиды являются временными паразитами: только личинка нападает на животного-хозяина, на котором она проводит от нескольких дней до нескольких месяцев (Шатров, 2000; Moniuszko, Małol, 2016), в то время как остальные фазы жизненного цикла остаются свободноживущими. Помимо личинки, цикл включает две активных фазы – дейтонимфу и взрослую особь – и 4 покоящихся: яйцо, предличинку, протонимфу и тритонимфу. Постларвальные фазы тромбикулид обитают, как правило, в почве – на глубине до полуметра (Daniel, 1961) – в связи с чем против них неприменимы химические и механические меры борьбы. Однако некоторые роды и виды населяют другие микробиотопы. Например, взрослые особи рода *Blankaartia* отмечались на лежащих на поверхности водоемов листьях водных растений (Trägårdh, 1905; Кудряшова, 1983), ряд тропических видов обитает среди корней растений-эпифитов (Wharton, Carver, 1946; Stekolnikov et al., 2007), евразийский вид *Ascoschoengastia latyshevi* (Schluger, 1955) селится в дуплах деревьев (Sixl, 1970), а постларвальные стадии горных кавказско-средиземноморских видов рода *Hirsutiella*, как предполагается, могут быть связаны с полостями между камнями на закрепленных осыпях (Стекольников, 2003).

Общепринято положение об отсутствии у краснотелок хозяйинной специфичности в точном смысле (последняя характерна для постоянных паразитов). Голодная личинка нападает практически на любое оказавшееся в зоне контакта животное, а эмпирически наблюдающаяся избирательность определяется совпадением мест концентрации готовых к нападению личинок и сферы активности хозяина (Кудряшова, 1998). Так, пещерные краснотелки нападают преимущественно на летучих мышей, но могут встречаться и на обитающих вблизи пещеры грызунах. Существуют роды краснотелок (например, *Neoschoengastia*) встречающиеся почти исключительно на птицах, в то время как ряд видов *Neotrombicula* массово нападает и на птиц, и на млекопитающих, включая человека (Кудряшова, 1979; Literak et al., 2008).

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. Скажем, если бы оказалось, что обнаруженные на малой выпи в Турции клещи в действительности относятся к виду *Blankaartia acuscutellaris* (Walch, 1922), можно было бы прогнозировать случаи тромбикулёза у людей, посещающих водоемы вблизи места обитания птицы-хозяина, поскольку этот вид краснотелок приурочен к берегам рек и озер, паразитируя на околоводных млекопитающих и птицах и лишь изредка нападая на человека (Кудряшова, 1983; Ripka, Stekolnikov, 2006). Если же собранный материал и в самом деле относился к виду *Neotrombicula* из группы *autumnalis*, то в месте его происхождения следовало бы ожидать нападения краснотелок на людей и домашних животных (кошек, собак) преимущественно на лугах и на опушке леса (Jiménez et al., 2001; Stekolnikov et al., 2014). Наконец, если бы на выпи были выявлены представители специфично «птичьего» рода *Neoschoengastia*, местным ветеринарам стоило бы провести обследование ближайших хозяйств, где разводят домашнюю птицу. Между тем, распространенная практика отнесения любой найденной краснотелки к *Neotrombicula autumnalis* закономерно приводит к выводу о необычайной экологической пластичности этого вида, населяющего любые биотопы и паразитирующего на любых хозяевах (Kampen, 2002; Schöler et al., 2006), что препятствует разработке действенных мер предотвращения тромбикулёза.

Надо сказать, что причиной таксономической неадекватности значительной части современных прикладных исследований по клещам-краснотелкам является не только инертность занимающихся ими медиков и ветеринаров, а также недооценка ими значения таксономии как таковой, но и то, что современная фундаментальная акарология не обеспечивает их доступными руководствами для определения материала. Пик исследований по систематике тромбикулид пришелся на 50-е годы 20 века, после того как массовые случаи заражения кустарниковым тифом солдат американского и английского экспедиционных корпусов, находившихся во время Второй Мировой войны в Юго-Восточной Азии, побудили военные ведомства разных стран (прежде всего США) начать финансирование изучения краснотелок. На протяжении одного десятилетия был издан целый ряд крупных руководств и таксономических ревизий (Lawrence, 1949; Brennan, Wharton, 1950; Fuller, 1952; Womersley, 1952; Wharton, Fuller, 1952; Audy, 1957; Vercammen-Grandjean, 1958a, 1958b). В дальнейшем, несмотря на регулярное появление обобщающих монографий по фауне и систематике тромбикулид (Vercammen-Grandjean, Langston, 1971, 1976; Domrow, Lester, 1985; Hoffmann, 1990; Колебинова, 1992; Li et al., 1997; Кудряшова, 1998; Fernandes, Kulkarni, 2003; Stekolnikov, Daniel, 2012), удельный вес разрозненных данных, в основном описаний новых видов, непрерывно возрастал. В настоящее время определение нового материала по краснотелкам зачастую требует проведения работы, эквивалентной полной ревизии каждого встреченного рода, что, при недоступности многих литературных источников, составляет проблему даже для специалиста-систематика. Неудивительно, что, например, в работах экологической направленности по краснотелкам Африки авторы нередко ограничиваются приблизительным определением (Otto, Jordaan, 1992; Barnard et al., 2015) или вообще обходятся без него (Matthee et al., 2010) – ведь последняя ревизия африканских тромбикулид (Zumpt, 1961) вышла в свет более полувека назад.

Проблему составляет и отсутствие общепринятой концепции вида у тромбикулид, которая позволила бы установить естественный предел для описания выявляемых морфотипов в качестве новых видов. Фиксация молекулярных признаков до настоящего времени выполнена всего для 30 видов 8 родов (GenBank...), включая 18 видов рода *Leptotrombidium*, 3 вида *Neotrombicula* и по

одному виду из родов *Walchia*, *Eutrombicula*, *Hirsutiella*, *Ascoschoengastia*, *Helenicula* и *Morelacarus*, причем точность определения использованных выборок до вида по морфологическим признакам вызывает сомнения. Изолированными попытками остались также работы по описанию кариотипов некоторых видов (Shirai et al., 1984; Wang, 1988; Wang, Wang, 1988; Zheng, Li, 1988; Ye, Wang, 1989, 1992). Реальная таксономическая практика по-прежнему основана на морфологии, а характер использования внешних признаков часто неадекватен. Например, сообщение о находке *Neotrombicula autumnalis* в Италии (Guarneri et al., 2005) сопровождалось морфологическим описанием, имеющим целью подтвердить результат определения и содержащим либо признаки, общие для личинок клещей многих семейств (три пары ног с тремя коготками, парные глаза, крюкообразные хелицеры, сегментированные пальпы), либо свойства, встречающиеся во многих родах краснотелок (пятиугольный спинной щит с пятью щетинками и двумя сенсиллами, гладкая галеальная щетинка, трехветвистый коготь пальп). Противоположной по своему характеру, но столь же характерной ошибкой является описание нового вида без оценки статистического и таксономического значения различий между характеристиками определяемого материала и признаками близких видов. Так, 47 (14 %) из числа известных в настоящее время видов рода *Leptotrombidium* описаны по одному экземпляру (Stekolnikov, 2013), при том, что подавляющее большинство межвидовых различий в этом роде составляют количественные признаки: промеры спинного щита, длина и число щетинок разных типов, а также длина ног.

Следует также отметить, что систематика тромбикулид построена практически только по признакам личинок. Для подавляющего большинства видов личинка остается единственной описанной фазой жизненного цикла. На раннем этапе развития систематики краснотелок авторы пытались ликвидировать этот недостаток, проводя лабораторное культивирование собранных в полевых условиях напитавшихся личинок, с целью получить и описать хотя бы дейтонимфу (Jadin, Vercammen-Grandjean, 1954; Vercammen-Grandjean, 1958a, 1958b; Crossley, 1960), но вал описаний новых чисто «личиночных» родов и видов окончательно похоронил все попытки расширения набора таксономических признаков за счет постларвальных фаз. Немногочисленные тромбикулиды, изначально описанные на

нимфальной или взрослой стадии (например, *Trombicula algerica* André, 1932, *Trombicula strinatii* Cooreman, 1951, *Tenotrombicula minteri* Vercammen-Grandjean, 1965, *Neotrombicula adamensis* Feider, 1974, *Pentagonotectum decui* Feider, 1983), остаются таксонами *incertae sedis*, за исключением единичных случаев последующей достоверной ассоциации взрослых особей и личинок, выполненной в результате культивирования, как в случае *Ishnothrombium diploctenum* Feider, 1983. Этот вид был описан по имаго (Feider, 1983), затем были культивированы в лаборатории и описаны его личинки (de la Cruz, Socarras, 1993), впоследствии также найденные в природе (de la Cruz, Daniel, 1994), благодаря чему выяснилось таксономическое положение данного вида, относящегося, на самом деле, к роду *Whartonia* (Daniel, Stekolnikov, 2002).

Между тем, набор морфологических признаков личинок, который можно использовать в таксономических целях, достаточно беден. Наиболее выразительной структурой личинки является спинной щит (скутум) с его щетинками, сенсиллами и расположенными по бокам глазами. Форма скутума и его орнаментация (густота и размер пунктировки, наличие кутикулярных гребней и складок), вместе с положением и формой сенсилл, а также положением и формой щетинок, позволяют специалисту уверенно опознавать роды и группы видов. Помимо этого в систематике используется хетотаксия ног, пальп и идиосомы, форма дистального членика (когтя) хелицер и комплекс стандартных промеров, включающий промеры скутума, длины щетинок и длину ног (Goff et al., 1982).

В этих условиях систематики практически с самого начала массового изучения разнообразия тромбикулид столкнулись с таким явлением, как наличие «форм», нередко симпатрических, различающихся между собой только размером (Vercammen-Grandjean et al., 1965; Davis, Loomis, 1971; Vercammen-Grandjean, 1975), а также с изменчивостью хетотаксии у клещей, идентичных по всем остальным признакам (Goksu et al., 1960; Kardos, 1961). Описание каждого хетотаксического варианта и каждой размерной формы в качестве отдельного вида, подвида или «вариации» (Vercammen-Grandjean, 1965; Vercammen-Grandjean, Langston, 1976) неоправданно усложняло систематику краснотелок и делало 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 соответствовала своему главному предназначению, а именно обеспечивала 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. Надо особо отметить, что наличное состояние таксономии тромбикулид не позволяет заняться второй, после обеспечения научной основы для идентификации материала, стандартной задачей систематики – ревизией системы на уровне родов и построением филогении. Ограничивающими факторами здесь служат отсутствие описаний всех фаз жизненного цикла, кроме личинки, для большинства видов и фактическое отсутствие молекулярных данных. При этом большинство морфологических признаков, используемых в таксономии личинок, являются очевидными гомоплазиями (Stekolnikov, 2013).

**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, иногда стандартное отклонение или ошибка среднего) 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 исследования.** 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 хозяйной 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.

**Методология и методы исследования.** Методологической основой работы послужили труды, посвященные анализу понятий размера и формы в биометрических исследованиях, принципам многомерного статистического анализа, теории микроэволюции. Ее методическое значение состоит в

демонстрации преимуществ и недостатков в морфометрических исследованиях клещей ряда методов математической статистики, таких как линейный дискриминантный анализ, логистическая регрессия и многошкальный кластерный бутстреп-анализ. Показано значение совместного использования анализа главных компонент и вычисления среднего геометрического всех промеров при выделении компонент размера и формы в морфометрической изменчивости краснотелок.

В ходе исследования использовались методы сбора материала в полевых условиях, препарирования, светооптической микроскопии и измерения объектов, многомерной статистической обработки данных, визуализации и интерпретации информации, методы поиска и коррекции географических 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 клинальная 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.** Автором опубликовано в общей сложности 56 работ общим объемом 110.5 печатных листов. Результаты исследования изложены в двух монографиях объемом 34.6 печатных листов и 42 статьях 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.

**Структура и объем 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.

**Личный вклад автора.** Состоит в постановке задач исследования, в сборе материала во время экспедиционных работ с его последующим препарированием,

определением и описанием, выполнением измерений и их математической обработкой, в научном анализе полученных данных и в формулировке выводов. Подготовка 14 работ из числа тех, в которых опубликованы результаты исследования, осуществлялась автором самостоятельно, степень участия в остальных 30 работах, определяемая по числу соавторов, составляла в среднем 40 %. Подготовка и презентация 5 докладов по результатам работы выполнены автором лично, подготовка 2 докладов – совместно с соавторами.

**Благодарности.** Я хочу выразить глубокую благодарность своему учителю в области систематики клещей-краснотелок Н.И. Кудряшовой (Зоологический музей МГУ, Москва), предоставившей мне возможность работать с коллекцией тромбикулид ЗММУ, и Н.А. Филипповой (ЗИН РАН, СПб), которая содействовала моим исследованиям по изменчивости клещей-краснотелок как руководитель нескольких грантов РФФИ. За содействие в сборе материала я благодарен, прежде всего, товарищам по экспедициям А.Ю. Солодовникову (Датский музей естественной истории, Университет Копенгагена, Дания), Б.М. Катаеву, В.М. Гнездилову, Н.С. Хабазовой (ЗИН РАН), В.М. Нейморовцу, А.Г. Ковалю (ВНИИ Защиты растений, СПб), И.И. Любечанскому, Р.Ю. Дудко (Сибирский Зоологический музей института систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск), А.А. Молчанову (Балтийский институт репродуктологии человека, СПб), М.Ю. Мандельштаму (Институт экспериментальной медицины РАМН, СПб) и А.В. Харатову (Биолого-почвенный институт НАН Кыргызстана, 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 (ЗИН РАН), Д. Якушину (Москва), М. Даниелу (M. Daniel, National Institute of Public Health, Прага, Чехия), И. Литераку (I. Literák, University of Veterinary and Pharmaceutical Sciences, Брно, Чехия), Г. Рипке (G. Ripka, Nemzeti Élelmiszerlánc-biztonsági Hivatal, Будапешт, Венгрия), В. Пфлеглеру (W.P. Pfliegler, University of Debrecen, Дебрецен, Венгрия), С. Ребейну (S. Rehbein, Merial GmbH, Kathrinenhof Research Center, Рордорф, Германия), Б. Мейкпису (B. Makepeace, University of Liverpool, Ливерпуль, Британия), М. Баллардини (Veterinary Medical Research Institute of Piemonte, Liguria and the Valle d'Aosta, Империя, Италия), А. Скиберрасу

(A. Sciberras, University of Malta, Мсида, Мальта), С. Карранца, Е. Гомес-Диас (S. Carranza, E. Gómez-Díaz, Institute of Evolutionary Biology, Барселона, Испания), П. Сантибаньес, А.М. Паломар, Ж.А. Отео (P. Santibáñez, A.M. Palomar, J.A. Oteo, Center for Biomedical Research of La Rioja, Логроньо, Испания), Х. Ваап, Я. Гомесу (H. Waap, J. Gomes, Instituto Nacional de Investigaçã Agrária e Veterinária, Лиссабон, Португалия), Т. Антунеш (T. Antunes, Centro Veterinário MyVet, Пако-де-Аркус, Португалия), С. Кару (S. Kar, Namik Kemal University, Текирдаг, Турция), С. Моранду (S. Morand, Centre d'Infectiologie Christophe Mérieux, Вьентьян, Лаос), К. Чайсири (K. Chaisiri, Mahidol University, Бангкок, Таиланд), и Д. Гонзалес-Акунья (D. González-Acuña, Universidad de Concepción, Чильян, Чили). Среди предоставивших ценные материалы коллег были также ныне покойные исследователи-паразитологи А. Фэн (A. Fain, Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Брюссель, Бельгия) и С.Н. Рыбин (Ошская областная санитарно-эпидемиологическая станция, Ош, Киргизия).

Я благодарен П.Б. Климову (Zoological Museum of the University of Michigan, Анн Арбор, США) за помощь в статистической обработке данных и А.Б. Шипунову (Minot State University, Майнот, США) за полезные советы по работе в среде статистического анализа R. Настоящее исследование было выполнено в Лаборатории паразитологии ЗИН РАН 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.

## ГЛАВА 1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

### 1.1. Сбор и препарирование материала

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

Наиболее эффективным средством сбора паразитической фазы (личинок) клещей-краснотелок является осмотр поверхности кожи и меха животных-хозяев с использованием бинокулярного микроскопа. Сбор клещей производился нами с мая по октябрь, во время автономных пеших походов, с мелких млекопитающих (грызунов и землероек), отлавливавшихся пружинными капканчиками (ловушками Геро). Такая стратегия сбора позволяет с достаточной полнотой охватить фауну краснотелок в районе исследований, поскольку на протяжении маршрута производится отлов хозяев в множестве разных биотопов, в том числе недоступных для любого транспорта. В горах таким образом можно получить полный высотный профиль фауны, что особенно важно для изучения корреляции размеров с климатическими условиями мест обитания (выявления бергмановских клин). Недостатком этой стратегии можно считать ограничение круга хозяев практически только грызунами, т.е. специфические фауны краснотелок рептилий, птиц и летучих мышей оставались незатронутыми.

Ниже, в хронологическом порядке, приведен полный список экспедиций автора со ссылками на отчеты, размещенные на его персональной странице в интернете. Последние содержат тексты полевых дневников, включая подробные данные о собранном материале, фотографии мест сбора, карты маршрутов, данные GPS (координаты и высоты мест сбора, а также треки маршрутов) и списки млекопитающих-хозяев с уточненными результатами определения.

1. Дагестан, июнь-июль 1990 г. Стационар «Куруш» (Ахтынский район).  
<http://trombicula.com/txt/t46.html>.
2. Белгородская обл., октябрь 1990 г. Заповедник «Лес на Ворскле».
3. Краснодарский край, июль 1991 г. Гузерипль – гора Абаго – гора Атамажи.  
<http://trombicula.com/txt/t47.html>.
4. Краснодарский край, июль 1991 г. Агробиостанция Адыгейского государственного педагогического института (южнее Майкопа).  
<http://trombicula.com/txt/t44.html>.

5. Краснодарский край, июнь-август 1992 г. Большой Утриш, Сукко (южнее Анапы). <http://trombicula.com/txt/t48.html>.
6. Узбекистан, июль 1993 г. Ташкент – Паркент – Чирчик – Чимган – Юсупхана – Бричмулла – Акбулак – Саргардон – Кошмансай – Карасай. <http://trombicula.com/txt/t54.html>.
7. Узбекистан, июль 1993 г. Бухара – Каган – Джейраний питомник.
8. Краснодарский край, июль-август 1994 г. 1) Красная Поляна – хребет Чугуш; 2) хребет Аибга, западный склон; 3) кордон Лаура – перевал Псеашха – лагерь Холодный. <http://trombicula.com/txt/t57.html>.
9. Краснодарский край, август 1994 г. 1) Краснодар; 2) гора Семашхо. <http://trombicula.com/txt/t56.html>.
10. Краснодарский край, август 1994 г. Река Белая – турбаза Лаго-Наки – озеро Псенодах – приют Фишт – перевал Армянский – перевал Гузерипль – река Армянка – Гузерипль – Даховская. <http://trombicula.com/txt/t55.html>.
11. Карачаево-Черкессия, август 1995 г. Курджиново – Рожкао – Пхия – Загеданский хребет – река Ацгара – река Уруп – гора Загедан – поселок Загедан – Дамхурц – Курджиново. <http://trombicula.com/txt/t59.html>.
12. Краснодарский край, август 1995 г. 1) Краснодар; 2) Северская – Убинская – маршрут в сторону горы Папай. <http://trombicula.com/txt/t60.html>.
13. Краснодарский край, август 1995 г. Терзиян – Алтубинал – гора Шесси. <http://trombicula.com/txt/t58.html>.
14. Кабардино-Балкария, май-июнь 1996 г. 1) Нальчик; 2) Верхняя Балкария; 3) Безенги – Верхний Чегем; 4) поселок Эльбрус – река Адылсу – лагерь Джантуган. <http://trombicula.com/txt/t63.html>.
15. Ставропольский край, июнь 1996 г. Пятигорск, Железноводск, горы Юца, Железная, Машук, Бештау. <http://trombicula.com/txt/t63.html>.
16. Карачаево-Черкессия, июль 1997 г. 1) Теберда – гора Большая Хатипара; 2) Теберда – река Бадук – перевал Бадукский. <http://trombicula.com/txt/t62.html>.
17. Краснодарский край, июль 1997 г. Геленджик – Маркотхский хребет – Кабардинка – Новороссийск. <http://trombicula.com/txt/t61.html>.
18. Краснодарский край, июнь 1998 г. Сочи – Старая Мацеста. <http://trombicula.com/txt/t70.html>.

19. Турция, июнь 1998 г. Трабзон – хребет Зигана – Гумишхани – Эрзурум – горы Думлу – хребет Месцит – река Чорох – Юзуфели – гора Марсис – Фындыклы – Трабзон. <http://trombicula.com/txt/t70.html>.
20. Киргизия, август-сентябрь 1998 г. 1) Чаткальский заповедник; 2) Киргизский хребет (ущелья Ала-Арча, Аламедин, Сокулук). <http://trombicula.com/txt/t71.html>.
21. Краснодарский край, июнь 1999 г. Лазаревское – Марьино – маршрут в сторону горы Аутль. <http://trombicula.com/txt/t78.html>.
22. Карачаево-Черкессия, июль-август 2000 г. Архыз – река Дукка – озеро Семицветное – перевал Темир-Кулак – плато Габулу – река Псыш – река София – урочище Караджаш – озеро Запятая – озера Кашха-Эчкичат – перевал Иркиз – река Ак-Айры – река София – река Псыш – Архыз. <http://trombicula.com/txt/t65.html>.
23. Краснодарский край, август 2000 г. Отдаленный – река Пшеха (водопад) – перевал Черкесский – озеро Хуко – гора Аутль – река Псезуапсе – Марьино. <http://trombicula.com/txt/t66.html>.
24. Краснодарский край, август 2000 г. Горячий Ключ – станция Долина Очарования – станция Афапостик – река Малая Собачка – станция Чинары. <http://trombicula.com/txt/t67.html>.
25. Краснодарский край, август-сентябрь 2000 г. 1) Красная Поляна – гора Ачишхо (метеостанция); 2) река Сочи – река Агва – хребет Прохладный. <http://trombicula.com/txt/t68.html>.
26. Краснодарский край, май-июнь 2002 г. Псебай – кордон Черноречье – кордон Третья Рота – хребет Малый Бамбак – гора Шапка – гора Сундуки – Бугунжа – Псебай. <http://trombicula.com/txt/t72.html>.
27. Краснодарский край, июнь 2002 г. 1) Ильский; 2) гора Папай. <http://trombicula.com/txt/t73.html>.
28. Краснодарский край, июль-август 2003 г. Псебай – кордон Черноречье – урочище Вал – гора Ятыргварта – перевал Трю – кордон Черноречье – Псебай. <http://trombicula.com/txt/t74.html>.
29. Алтай, июнь-июль 2005 г. 1) Горно-Алтайск; 2) Усть-Коксинский р-н: село Банное – истоки реки Малая Колбина – истоки реки Большой Карагай –

истоки реки Хамир – хребет Холзун – река Красноярка; 3) Улаганский р-н: Акташ – истоки реки Ярлыамры – Акташ. <http://trombicula.com/txt/t76.html>.

30. Турция, апрель-май 2009 г. 1) Западный Тавр, хребет Бей (Бейдаглар): озеро Авлан – перевал Чам – перевал Акдаг-Алашан – гора Бей – скалы Сарыкая – шоссе Эльмалы-Финике; 2) Центральный Тавр, гора Каранфиль – хребет Аладаглар: летник Фенейханы – колодец Мысырлыкую – каньон «77 бродов» (средняя часть) – Елатан; 3) Центральный Тавр, хребет Болкар: Чамлыяйла – ущелье в сторону горы Сайбаши. <http://trombicula.com/txt/t77.html>.

31. Армения, май 2013 г. 1) Дом отдыха «Лори» – река Сисимадан – кочевье Сисиберт – река Чанахчи – перевал Чанахчи-Агстев – поселок Маргаовит – поселок Лермонтово – перевал Тандзут-Цахкамарг – шоссе Анкаван-Меградзор; 2) поселок Арагац – река Гехарот – гора Амперт – шоссе Бюракан-Карилич – развалины Амберд. <http://trombicula.com/txt/t64.html>.

Образцы тканей (жевательная мышца) хозяев фиксировались в 95 % спирте для последующего молекулярного анализа; черепа препарировались и высушивались на солнце. Все эти материалы переданы в лабораторию териологии ЗИН РАН; таким образом, предварительное определение хозяев, выполненное автором в полевых условиях, впоследствии уточнялось и корректировалось специалистами-териологами с использованием краниологических и молекулярных данных. В экспедиции 2013 г. (Армения) каждый экземпляр отловленного зверька, кроме того, фотографировался с помощью цифровой фотокамеры Canon IXUS 950 IS сверху и снизу, с целью документирования окраски. Выполнялись также стандартные промеры (длина тела, хвоста и т.д.).

Капканчики, в количестве 30 штук, выставлялись на ночь, обычно в 18-19 ч., и снимались в 6-7 ч. Умерщвленные зверьки помещались по одному в белые, бязевые, плотно завязывающиеся мешочки. Для сбора эктопаразитов каждого зверька клали на лист белой бумаги, чтобы не потерять покидающих его клещей. Мешочек, а затем самого хозяина внимательно осматривали под микроскопом. Обнаруженные клещи фиксировались в 75 % спирте; кластеры присосавшихся личинок предварительно вырезали ножницами вместе с участком кожи хозяина. После сбора эктопаразитов со всех хозяев последние препарировались и

измерялись, как отмечено выше.

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 (в России, Испании, Италии, Чехии, Омане, Турции, Таиланде, Коста-Рике и Чили), как правило, без использования оптики. Отдельно отметим материал, собранный на собаках в Крыму и высланный нам их владельцем (работником МЧС из Москвы Д. Якушиным) после консультации, проведенной по электронной почте.

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

Этот метод позволяет за ограниченное время получить географически разнообразный материал с множества видов хозяев. Его недостатком является неизбежность лабораторной контаминации, поскольку в музейных хранилищах несколько особей хозяев одного вида часто хранятся в одной банке со спиртом. Кроме того, при длительном хранении в спирте клещи становятся более жесткими и хуже поддаются необходимому препарированию. В настоящей работе использовались материалы, собранные в спиртовой коллекции млекопитающих ЗИН РАН А.В. Бочковым, который передал нам экземпляры клещей-краснотелок с хозяев, происходящих из Лаоса и Вьетнама. В процессе сбора тушки хозяев внимательно осматривались с использованием бинокулярного микроскопа, после чего оставшийся в банке спирт фильтровался через плотную ткань и поверхность фильтра также осматривалась под микроскопом. Найденные клещи помещались в пластиковые пробирки с 75 % спиртом.

### **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 *Neotrombicula inopinata* (Oudemans, 1909) визуально обнаруживались на траве и лежащих на земле засохших ветках деревьев. С помощью кисточки клещей переносили в пробирки с дистиллированной водой. Применение данного метода сильно ограничено, поскольку визуально обнаружить в природе микроскопических по размеру (менее

миллиметра) голодных личинок тромбикулид можно только в исключительных случаях. В данном случае сбор проводился именно в том месте, где отмечалось нападение краснотелок на людей и собак (Jiménez et al., 2001). Сбор с растительности комбинировался с ранее неоднократно и успешно применявшимся методом сбора на «черную пластинку» (black plate) (USAF, 2006), в несколько модифицированном варианте. Черную пластиковую пластинку размером 20 x 40 см волочили по земле, после чего собирали с нее клещей.

#### **1.1.4. Препарирование**

Препарирование клещей-краснотелок выполнялось в лабораторных условиях. Тотальные препараты для микроскопического исследования изготавливались с применением жидкости Фора-Берлезе (Krantz, 1970). Для каждого экземпляра использовалось индивидуальное предметное стекло. После недельной выдержки в термостате, при температуре 60-70 °С, препараты окантовывались лаком для ногтей и затем, вторым слоем – битумным лаком. Мы также получили от зарубежных исследователей для изучения уже готовые препараты, в основном изготовленные по той же методике. В одном случае нам были присланы временные препараты, изготовленные с применением лактофенола (клещи рода *Ericotrombidium* с кошки из Португалии).

При изготовлении препаратов клещ помещался в каплю жидкости Фора-Берлезе так, чтобы он лежал на предметном стекле спинной стороной вниз, и придавливался покровным стеклом. Предложенная Веркаммен-Гранжаном (Vercammen-Grandjean, 1972) методика изготовления препаратов, при которой клещ не придавливается покровным стеклом, а оказывается взвешенным в толстом слое жидкости Фора-Берлезе, представляется неудачной. При этом, во-первых, на готовом препарате затруднена глазомерная оценка таких особенностей, как форма щита и характер опушения щетинок. Во-вторых, хотя установление длины наклонно расположенных в препарате щетинок и возможно, путем несложных вычислений (когда измерены видимая проекция щетинки и глубина залегания), ошибка при этом неизбежно возрастает. Кроме того, усложняется процедура измерений, что при большом количестве промеров, необходимом для изучения изменчивости, сильно затрудняет работу. Ссылка автора на «более естественный»

вид взвешенного клеща неубедительна: очевидно, что для систематики имеет значение только точность различения признаков и сравнимость результатов, а степень повреждения объекта является, вообще говоря, посторонним обстоятельством.

## **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. Первичное документирование промеров и морфологических признаков производилось путем ручной записи на бумагу (отдельный лист для каждого экземпляра). Промеры и счетные признаки (числа щетинок) затем записывались в базу данных СУБД FoxPro 2.5 (отдельный файл для каждого вида или рода краснотелок). Эти записи, как и бумажная документация, в дальнейшем служили только для хранения исходных данных. Первичная обработка данных выполнялась с помощью написанной нами программы в системе FoxPro, которая производила вычисление средних значений для промеров парных структур, вычисление составных показателей (суммы длин ног и длины скутума) и перевод делений окуляр-микрометра в микрометры. Результаты сохранялись в отдельном файле, который затем конвертировался для последующей обработки в специализированном статистическом пакете.

Для каждого экземпляра выполнялся рисунок идиосомы дорсально и вентрально, с помощью которого производился точный подсчет числа спинных и брюшных щетинок. Это позволило нам включить данные показатели в комплекс количественных признаков, используемых для изучения внутривидовой изменчивости с применением статистических методов. Кроме того, такие рисунки (изображающие только контур идиосомы и места прикрепления щетинок) дают возможность более подробного, по сравнению с формулой распределения щетинок по рядам, описания топографии хетома.

Изучение наиболее тонких деталей строения (например, подсчет числа щетинок на лапке пальп) производилось с помощью микроскопа Leica DM5000B

(Leica Microsystems Wetzlar GmbH, Германия), в режиме дифференциального интерференционного контраста.

### 1.3. Поиск и коррекция географических данных

Анализ данных о распространении краснотелок затрудняется существенной неполнотой и неоднозначностью указаний на места находок в старых работах, опубликованных в период пика исследований по систематике тромбикулид (50-70-е годы 20 века) и раньше. В различных сводках в качестве данных о распространении обычно указывают список стран; помимо принципиальной неточности, такие указания могут быть несопоставимы с современными данными, вследствие изменения границ. Обращение к публикациям, содержащим исходные данные, ставит новый ряд проблем, связанных с опознанием и интерпретацией географических названий. Наиболее очевидной и легко решаемой задачей является поиск современных эквивалентов старых названий, например, Элизабетвилль = Любумбаши и Бельгийское Конго = Заир = Демократическая Республика Конго. Более трудный случай возникает при наличии разных вариантов написания, например, *Gebel Ahmed Agà* и *Jebel Ahmed Agha* (название холма на берегу Нила в Судане, из окрестностей которого происходят типовые материалы нескольких зоологических видов, в том числе одного вида тромбикулид). Наконец, наиболее сложной задачей является выбор одного из вариантов при наличии множества пунктов с одинаковыми названиями. Например, только в провинции Катанга Демократической Республики Конго существует около 20 объектов (рек, гор, населенных пунктов и др.) с названием *Kasenga* (National Geospatial-Intelligence Agency...); таким образом, обозначение места сбора как “*Kasenga, Katanga Province, Zaire*”, при своей кажущейся точности, требует поиска дополнительных сведений для его локализации.

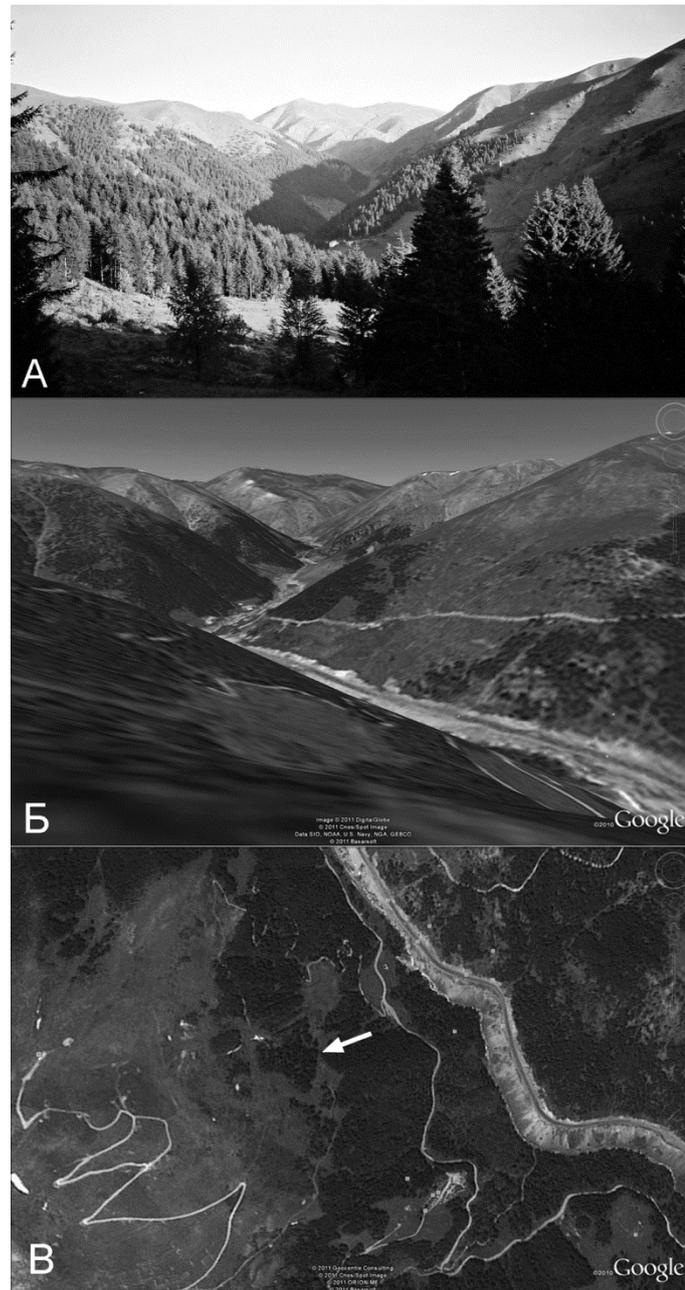
Более или менее надежные данные о координатах мест сбора, определенных с помощью спутниковой навигации, появляются в публикациях по краснотелкам только во второй половине первого десятилетия 21 века (Brown, 2006, 2008; Wohltmann et al., 2007). Все указания координат в более старых работах не являются достоверными, поскольку авторы никогда не сообщают способ их получения (с помощью навигационных инструментов, топографической карты или

из справочника – если приводятся координаты населенного пункта). Ситуация усугубляется нередкими опечатками в значениях координат или направлений (W вместо E и т.п.). Таким образом, любой фаунистический анализ при изучении тромбикулид требует полной предварительной ревизии опубликованной ранее географической информации, с определением координат всех мест сбора.

Эта огромная по объему работа значительно облегчается наличием множества общедоступных геоинформационных ресурсов в сети Интернет. Нами использовались, главным образом, следующие источники:

1. База данных по географическим названиям Национального агентства геопрограммной разведки США (National Geospatial-Intelligence Agency...);
2. Информационный ресурс Google Earth (Google...);
3. Топографические карты Генерального штаба СССР. Сканированные изображения карт различных масштабов доступны на множестве сайтов, например, <https://mapstor.com>.

Поиск по базе географических названий NGA в большинстве случаев давал достаточную информацию о координатах географического пункта, вариантах его наименования, стране и провинции, в пределах которой он находится. В случае относительного указания места сбора («10 км к северу от...») его приблизительные координаты определялись с помощью Google Earth. Использование Google Earth позволяет также с достаточной точностью установить координаты места сбора и его высоту над уровнем моря по полевым дневникам и экспедиционным фотографиям, с помощью инструмента «Просмотр на уровне земли» (рис. 1). Старые топографические карты могут оказаться полезны, поскольку на них представлены именно те географические пункты (прежде всего, населенные), которые существовали в то время, когда в данном районе производились сборы клещей, причем именно в тех вариантах написания, которые могли быть использованы коллекторами для обозначения мест сбора.



**Рисунок 1.** Пример установления координат места сбора по фотографии с использованием Google Earth (по Stekolnikov, Daniel, 2012). А – фотография места сбора, Б – совпадающие очертания ландшафта в Google Earth, Б' – точка на спутниковой карте Google (показана стрелкой), соответствующая месту, где была сделана фотография.

#### 1.4. Поиск и сортировка литературных данных

За все время работы в области систематики клещей-краснотелок (с 1988 г.) нами собрана библиотека источников, включающая более 2500 публикаций. В настоящее время все они, за исключением крупных монографий, оцифрованы и хранятся в виде файлов формата PDF в нескольких копиях, в том числе на внешних жестких дисках и в облачном хранилище Google Диск (<https://drive.google.com>), что

позволяет легко делиться этими материалами онлайн с коллегами-систематиками – путем предоставления доступа по ссылке. В последнее десятилетие значительно возрос объем оцифрованных старых публикаций, находящихся в открытом доступе или доступных по подписке в интернете, что существенно облегчает поиск многих источников. Среди важнейших интернет-ресурсов, использованных нами, следует отметить:

1. JSTOR – цифровая база данных полнотекстовых научных журналов (<http://www.jstor.org/>). Доступ предоставлен Российской академией наук;
2. BHL (Biodiversity Heritage Library) – библиотека таксономической литературы (<http://www.biodiversitylibrary.org/>). Открытый доступ;
3. CNKI (China National Knowledge Infrastructure) – библиотека цифровых ресурсов (<http://www.cnki.net/> – на китайском языке; <http://oversea.cnki.net/> – на английском языке). Резюме статей из китайских научных журналов в открытом доступе;
4. Цифровая база данных полнотекстовых научных журналов, издающихся Энтомологическим обществом Америки (Entomological Society of America) ([http://www.entsoc.org/pubs/members\\_only/access-esa-journals](http://www.entsoc.org/pubs/members_only/access-esa-journals)). Доступ предоставлен Энтомологическим обществом Америки.

Источники, собранные до 2000 года, систематизированы нами с помощью базы данных в СУБД FoxPro 2.5, интерфейс к которой создан нами самостоятельно, в рамках работы в составе группы, занимавшейся разработкой информационной системы для зоологов ЗООИНТ (Lobanov et al., 1994; Смирнов и др., 1995), и участия в программе по созданию комплексного паразитологического банка данных (Филиппова и др., 1995). Эта база данных содержит подробную библиографическую информацию о 3450 публикациях, что на 35 % больше самой полной из опубликованных библиографий по краснотелкам (Goff et al., 1986). Кроме обычных выходных данных, для каждой публикации указаны язык основного текста, язык резюме, если оно есть, сведения о наличии у владельца базы оттисков, ксерокопий или конспектов, код библиотеки ЗИНа, а также ключевые слова, распределенные по четырем полям. Первое поле содержит собственно ключевые слова (например: «новые виды», «анатомия», «распределение по хозяевам» и т.д.), второе – названия краснотелок, третье –

названия хозяев и четвертое – географические названия. Для ряда публикаций в базе данных представлены также краткие аннотации.

С целью сортировки библиографической информации и PDF-оттисков нами также используется программа EndNote X5 for Windows (Thomson Reuters, New York, USA). Мониторинг текущей публикационной активности в области изучения клещей-краснотелок осуществляется с помощью следующих интернет-ресурсов:

1. Поисковая платформа Web of Science (Thomson Reuters, New York, USA; <http://www.webofknowledge.com/>). Доступ предоставлен Зоологическим институтом РАН;
2. База данных медицинских и биологических публикаций PubMed (National Center for Biotechnological Information, Bethesda, Maryland, USA; <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/>);
3. Поисковая система по полным текстам научных публикаций Академия Google (Google Scholar; <https://scholar.google.ru/>);
4. Социальная сеть для ученых ResearchGate (<http://researchgate.net/>).

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

### **1.5.1. Общие замечания**

Количественные признаки играют исключительную роль в систематике краснотелок на видовом уровне. Так, например, из 342 описанных видов рода *Leptotrombidium sensu stricto* 111, т.е. треть, соответствуют следующему диагнозу: SIF = 7B-B-3-2111.0000, fPr = N/N/BNN, fCx = 1.1.1, fSt = 2.2, и fD = 2H-8-6-6-... (смысл всех условных обозначений описан ниже, в главе «Морфологический очерк»). Таким образом, они идентичны согласно всем качественным признакам и отличаются друг от друга только по значениям стандартных промеров (Stekolnikov, 2013). Однако любое суждение о таксономическом значении размерных отличий должно опираться на предварительное выяснение их статистической значимости. Если даже качественные отличия между состояниями какой-либо структуры могут быть связаны серией переходных форм и, в итоге, оцениваться как не имеющие таксономического значения, то тем более это справедливо для отличий по размеру. Следовательно, адекватная математическая обработка данных – неизбежная составная часть любого исследования по систематике краснотелок.

Применение математической статистики в систематике краснотелок сталкивается со следующими особенностями исходного материала:

1. Небольшой размер выборок, объективно обусловленный наличием редких видов и невозможностью либо высокой затратностью повторных сборов в некоторых районах;
2. Достаточно высокие относительные значения различий между выборками. Это связано с тем, что специалиста-систематика интересуют исключительно такие особенности, которые могли бы стать средством идентификации, а не любые сколь угодно малые, но статистически достоверные различия (поиск которых характерен для экспериментальной науки);
3. Дискретность количественных данных, связанная с особенностями измерительной аппаратуры (Стекольников, 2001б). Так, окуляр-микрометр имеет дискретную шкалу, а измеряемый объект может быть относительно мелким: в результате, промеры какой-либо структуры, даже выполненные на достаточно большой выборке, могут иметь всего два-три значения, например 10, 11 и 12 делений микрометра, что после умножения на коэффициент перевода (в нашем случае равный 1.8) и округления до целых дает, соответственно, 18, 20 и 22 микрона. Счетные признаки (например, число щетинок идиосомы), разумеется, дискретны по своей природе;
4. Предположения о нормальности распределения и равенстве дисперсий (гомоскедастичности), составляющие важные условия применимости параметрических методов, таких как критерий Стьюдента, дисперсионный и линейный дискриминантный анализ, не имеют очевидных оснований и практически никогда не могут быть строго доказаны (Орлов, 1987). Наоборот, в ряде случаев очевидна физически или морфологически обусловленная несимметричность распределений. Например, в варьирование ширины лапки ног вносит вклад степень ее расплющивания под предметным стеклом: понятно, что этот фактор должен расширять интервал варьирования показателя только в сторону увеличения, тогда как его нижний предел, равный ширине нерасплющенной лапки, остается стабильным (Стекольников, 2006).

В связи с этим преимущественное значение при обработке количественных данных по клещам-краснотелкам 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*

Как уже было отмечено, условиями применимости наиболее популярного критерия для оценки достоверности различий между двумя выборками по отдельно взятым переменным – критерия Стьюдента (t-критерия) – являются нормальность распределения и равенство дисперсий. В нашем же случае достаточно уверенно предполагать нормальность распределения в генеральной совокупности можно было только для отдельных признаков, причем не во всех выборках. Далеко не всегда также были достаточно близкими дисперсии признаков в разных выборках, что естественно, так как сильные и неустраняемые различия между объемом выборок обычны в таксономической практике.

В связи с этим, для сравнения выборок нами был избран критерий Манна-Уитни, именуемый также критерием Вилкоксона. Он является распространенной альтернативой t-критерию и в некоторых случаях имеет даже большую мощность (StatSoft, 2001), несмотря на то, что в целом непараметрические критерии дают более грубую оценку, чем параметрические. Эти два критерия несколько различаются по своему содержанию: t-критерий сравнивает выборки с точки зрения равенства или неравенства средних значений, тогда как критерий Манна-Уитни сравнивает средние ранги, что можно проинтерпретировать как выяснение того, имеет ли распределение в одной выборке систематически большие значения, чем в другой (Moore et al., 2009).

Следует отметить, что критерий Манна-Уитни плохо применим в тех случаях, когда число различающихся значений в выборке мало (Новиков, Новочадов, 2005). Кроме того, этот критерий не вполне адекватно реализован в большинстве статистических пакетов для персональных компьютеров, в том числе и в пакете Statistica, что в некоторых случаях может приводить к существенной недооценке статистической значимости (Bergmann et al., 2000). Однако поскольку

наша работа имеет таксономическую направленность, недооценкой значимости различий, как правило, можно пренебречь.

Пакет Statistica 8.0 (StatSoft Inc., Tulsa, OK, USA) осуществляет 3 варианта оценки различий с помощью критерия Манна-Уитни: простая аппроксимация нормальным распределением для двусторонней вероятности, аппроксимация с поправкой на наличие совпадений и упрощенный «точный» алгоритм с вычислением удвоенной односторонней вероятности, применимый только в случае отсутствия совпадений (Bergmann et al., 2000). В нашем материале, вследствие значительной дискретности даже метрических признаков, число совпадающих значений в сравниваемых выборках нередко было довольно большим. Поэтому поправка на наличие совпадений обычно давала иное, меньшее значение  $p$ , однако порядок этой величины оставался тем же. Точный алгоритм давал некоторое промежуточное значение.

Мы пользовались также двумя алгоритмами для вычисления критерия Манна-Уитни из пакета coin (Hothorn et al., 2010) в среде статистического анализа R версии 2.14.1 (R Core Team, 2013): асимптотический тест Манна-Уитни с вычислением двусторонних  $p$ -значений и поправкой на наличие совпадений и точный тест Манна-Уитни для двусторонней вероятности.

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

При описании видов у клещей-краснотелок используется более 20 стандартных промеров. В тех случаях, когда сравнивать приходится более двух объектов (экземпляров или выборок, представленных средними значениями всех промеров, т.е. центроидами), неизбежным становится использование того или иного средства наглядного представления таких многомерных данных. Обычным способом сокращения размерности, когда картина расстояний между объектами в многомерном пространстве признаков изображается в виде двумерного графика, является анализ главных компонент (Айвазян и др., 1989; Померанцев, 2008). Нередко уже первые две компоненты объясняют почти всю значимую изменчивость в изучаемом материале, поэтому всеми последующими выделенными компонентами можно пренебречь.

Анализ главных компонент может быть основан на матрице корреляций или

на матрице ковариаций (Дулепов и др., 2004). В первом случае имеет место слишком сильная, на наш взгляд, потеря содержащейся в данных информации, однако во втором случае существует опасность, связанная с преувеличенным вкладом некоторых признаков в общую картину изменчивости. Таковы, например, показатели длины ног, абсолютные значения которых на порядок превышают остальные промеры. Их включение в анализ наряду с другими признаками приводит к тому, что вся картина морфометрических различий фактически сводится к различию по длине ног.

Чтобы справиться с этой проблемой, мы пытались использовать в анализе вместо стандартных показателей длины ног только длину лапки ног III, но в итоге остановились на трансформации этих переменных, путем деления каждой из них на 10, чтобы приблизить их значения к прочим промерам. В некоторых случаях производилась также трансформация показателей числа щетинок идиосомы. Например, у клещей рода *Hirsutiella* эти показатели (число дорсальных и число вентральных щетинок идиосомы), во-первых, слишком велики и, во-вторых, отрицательно коррелируют друг с другом, поскольку отнесение многих щетинок к дорсальным или вентральным неоднозначно. В результате их включение в анализ привносит в модель много излишнего шума. Однако их сумма, деленная на 2, оказывается достаточно осмысленным показателем, ведущим себя примерно так же, как метрические признаки.

Альтернативным способом сокращения размерности в нашей практике являлось многомерное шкалирование. Основная идея этого метода состоит в поиске такого отображения многомерного пространства на плоскость, чтобы потеря информации была при этом наименьшей, иными словами, чтобы порядок расстояний между проекциями точек на плоскость соответствовал порядку исходных расстояний между точками в многомерном пространстве. В качестве расстояния или, наоборот, степени сходства между точками можно взять, вообще говоря, произвольную функцию от их координат. Часто используется обычное геометрическое (эвклидово) расстояние, которое вычисляется как корень из суммы квадратов различий по отдельным промерам для каждой двух объектов:

$$d(x, y) = \sqrt{\sum_{i=1}^n (x_i - y_i)^2}$$

где  $x$  и  $y$  – объекты,  $n$  – число переменных, а  $x_i - y_i$  – различие между объектами  $x$  и  $y$  по  $i$ -й переменной. Поиск наиболее удачной картины расположения точек на плоскости осуществляется в несколько этапов (итераций): берется некоторое исходное расположение и затем точки последовательно смещаются относительно него. На каждом шаге производится оценка качества отображения, которое должно постепенно увеличиваться до достижения максимально возможного предельного значения. Критерии этой оценки разными авторами предлагаются различные, чем, в основном, и определяется разнообразие вариантов метода.

В нашей практике неметрическое (монотонное) многомерное шкалирование выполнялось с помощью пакета Statistica 6.0 по методу, представляющему собой комбинацию методов Гутмана и Краскела, и применялось к матрице евклидовых расстояний между экземплярами. Описание каждого из этих методов можно найти в специальной литературе (Терехина, 1986), а характер их соединения – в документации к пакету Statistica. Матрица расстояний создавалась с помощью блока кластерного анализа программы Statistica. Перед применением шкалирования производилась стандартизация данных.

Многомерное шкалирование, в отличие от анализа главных компонент, не позволяет выявить относительный вклад тех или иных признаков в общие различия между объектами, но, по-видимому, более точно отражает соотношение больших расстояний между кластерами и небольших различий между членами данного кластера (Rohlf, 1970; Sneath, Sokal, 1973). Как показывает наш опыт работы с этим методом, увеличение числа объектов, особенно за счет резко отклоняющихся от общей массы, быстро понижает осмысленность результата. Практически никогда не имеет смысла применять шкалирование, если число объектов превышает 20-30. В программе Statistica максимально допустимое число объектов в этом виде статистического анализа составляет 90.

Ранее шкалирование широко применялось в исследованиях внутривидовой таксономической структуры у ископаемых клещей (Филиппова и др., 1995;

Филиппова, Мусатов, 1996; Филиппова, Панова, 1997), а также для изучения некоторых морфологически сходных видов тлей (Стекольников, Лобанов, 1990).

#### ***1.5.4. Кластерный анализ***

Кластерный анализ, понимаемый и используемый в качестве метода наглядного представления многомерных данных в виде дендрограммы, сопровождается значительно большей редукцией информации, по сравнению с представлением в виде двумерного точечного графика. Его смысл состоит в том, чтобы дать исследователю возможность сосредоточиться только на одном аспекте отношения объектов (или переменных) – порядке их группировки. Метод применяется к матрице расстояний между объектами; как и в случае многомерного шкалирования, мы пользовались евклидовым расстоянием. Из множества алгоритмов кластерного анализа мы обычно выбирали наиболее распространенный метод средней связи (UPGMA).

Полезным дополнением метода кластерного анализа является оценка устойчивости каждого из построенных кластеров. Понятно, что при изменении исходных данных (например, после добавления дополнительных объектов) итоговая дендрограмма может измениться, однако некоторые, наиболее достоверные кластеры, сохраняются. На этом основаны методы бутстреп-анализа, в которых та или иная процедура (например, кластерный анализ) повторяется многократно, со случайным образом изменяемой выборкой, а затем оценивается частота появления того или иного конкретного результата (Moore et al., 2009; Шитиков, 2012). Изменение выборки (бутстреп-репликация) состоит в том, что из нее случайным образом берется один элемент и добавляется в модифицированную выборку (не исключаясь при этом из исходной выборки); процедура повторяется до тех пор, пока объем исходной и модифицированной выборки не сравняется. В итоге измененная выборка может не включать некоторых элементов из исходной выборки, а некоторые другие элементы будут входить в нее несколько раз (т.е. там окажется некоторое число идентичных членов).

Важным недостатком кластерного бутстреп-анализа является возможность переоценки несущественной изменчивости дендрограмм, возникающей при включении в анализ очень большого числа сходных объектов. При этом частота

появления в результатах вполне естественного кластера может стремиться к нулю вследствие того, что его состав в большинстве единичных случаев будет очень слабо варьировать (Shimodaira, 2002). Чтобы преодолеть это искажение, был разработан алгоритм многошкального бутстреп-анализа (Shimodaira, 2005). Его основная идея состоит в том, чтобы изменять объем набора данных, подвергающегося бутстреп-репликации, с последующей оценкой и исключением влияния объема выборки на результат (в обычном бутстреп-анализе объем реплицирующейся выборки остается неизменным). Метод реализован в специальном статистическом пакете `pvclust` (Suzuki, Shimodaira, 2006, 2011), работающем в среде статистического анализа R версии 2.14.1.

На дендрограммах, построенных в пакете `pvclust`, для каждого кластера приводятся две оценки его устойчивости: BP (bootstrap probability) p-значения, основанные на обычной бутстреп-репликации, и AU (approximately unbiased) p-значения, основанные на многошкальной бутстреп-репликации. Приводится также номер каждого кластера, соответствующий порядку его построения и, таким образом, также характеризующий его качество, поскольку первыми всегда выделяются наиболее естественные кластеры. Когда p-значение для какого-либо кластера превышает 0.95 (на графике пишется просто 95), это означает, что нулевая гипотеза о чисто случайном формировании данного кластера отвергается на уровне значимости 0.05. Выбранное нами число репликаций бутстреп-анализа составило 1000.

Как показала наша практика, AU p-значения все же дают несколько заниженную оценку достоверности кластеров, поскольку для некоторых ожидаемо естественных (исходя из их биологического или географического смысла) кластеров получались p-значения, не достигающие порогового, но достаточно близкие к нему.

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

Линейный дискриминантный анализ имеет смысл применять в тех случаях, когда различия между близкими видами заключаются только в разных средних значениях морфометрических признаков, так что интервалы значений по каждому из признаков перекрываются. Хотя ни один из признаков сам по себе не может в

этом случае использоваться для уверенной диагностики нового материала, возможно найти линейную комбинацию всех или части исходных признаков, которая называется дискриминантной функцией и служит надежным критерием для отнесения новых экземпляров к тому или иному виду. В процессе анализа происходит построение таких функций (точнее, поиск коэффициентов и свободного члена линейных комбинаций, составленных из исходных признаков), в числе на 1 меньше, чем число включенных видов: для дискриминации двух видов достаточно одной функции, для дискриминации трех видов нужны две функции и т.д. Функция строится таким образом, чтобы значимым результатом служил ее знак: например, в случае двух видов, одному из них соответствуют отрицательные, а другому – положительные значения функции.

Предпосылкой применения дискриминантного анализа является существование априори произведенной каким-либо способом классификации, т.е. распределения наличного материала между видами. Впоследствии для каждого экземпляра вычисляется апостериорная вероятность его принадлежности к каждому из видов, на основании которой происходит переклассификация материала. Основным критерием качества построенных дискриминантных функций является процент ошибок классификации, т.е. тех экземпляров, которые по результатам применения анализа оказались отнесенными не к своему априори определенному виду. Важно также проверить работу дискриминантной модели на материале, не использовавшемся при ее построении: с этой целью обычно весь наличный материал случайным образом (т.е. с использованием генератора случайных чисел) делят на «обучающую выборку», включенную в анализ, и «тестовую выборку», на которой проверяется качество работы модели.

В систематике клещей-краснотелок дискриминантный анализ был впервые использован, чтобы продемонстрировать морфометрические отличия двух видов *Eutrombicula* из Соединенных Штатов (Bennett, Loomis, 1981). Позже этот метод был использован для поиска отличительных признаков трех видов рода *Odontacarus* из Австралии. Метрические данные при этом предварительно логарифмировались, кроме того, из них было составлено несколько сложных функций, отражающих пропорции щита и, приблизительно, его площадь, соотношения длин ног и т.д. (Veitch, Southcott, 1984), которые были включены в

анализ наряду с некоторыми стандартными промерами. Нами этот вид анализа широко применялся для разрешения проблем диагностики в группах видов *Neotrombicula talmiensis* (Стекольников, 1996, 2001б), *N. autumnalis* (Стекольников, 1997а, б), *N. vulgaris* (Стекольников, 1999а), *N. nagayoi* (Стекольников, 1999б), в родах *Hirsutiella* (Стекольников, 2001в, 2003) и *Leptotrombidium* (Стекольников, 2004).

Везде, кроме последней работы (вычисления для которой производились в пакете Statistica версии 6.0), применялся пакет программ Diadis для выполнения пошагового линейного дискриминантного анализа для двух групп, написанный А.Л. Лобановым (ЗИН РАН) на языках Fortran и FoxPro для ЭВМ БЭСМ-6 (Стекольников, Лобанов, 1990). В качестве критериев эффективности модели, основанной на каждом новом наборе признаков, при этом использовался процент ошибок классификации, расстояние Махаланобиса между центроидами обучающих выборок и критерий Фишера, отражающий статистическую достоверность их разделения. Пошаговое добавление или исключение переменных позволяло нам получить достаточно полное представление о значении каждой переменной и их комплексов в разграничении видов. Однако дизайн нашего анализа содержал ряд недостаточно обоснованных моментов. В частности, несоответствие данных предположениям о нормальности распределения и равенстве дисперсий в сравниваемых группах (существенным для линейного дискриминантного анализа) не позволяет рекомендовать построенные дискриминантные функции для определения нового материала. Отсутствие правильно организованной тестовой выборки также могло приводить к завышению показателей эффективности классификации. Таким образом, во всех упомянутых выше случаях статистическая обработка должна быть проведена заново.

В настоящей работе применение дискриминантного анализа для разрешения проблем диагностики было выполнено на примере группы видов *Neotrombicula minuta*. Это исследование проводилось нами совместно с П.Б. Климовым, который ранее написал прикладную программу для реализации дискриминантного анализа методом «наилучшего подмножества» в пакете SPSS версии 18 (Armonk, NY, USA) (Klimov et al., 2006; Stekolnikov, Klimov, 2010). Программа была доступна на сайте

Мичиганского университета по ссылке: [http://insects.ummz.lsa.umich.edu/acari/Tools/Best\\_Subset/Best\\_Subset\\_SPSS.htm](http://insects.ummz.lsa.umich.edu/acari/Tools/Best_Subset/Best_Subset_SPSS.htm) (в настоящее время сайт на реконструкции и позже будет доступен по новому адресу). На каждой итерации алгоритма «наилучшего подмножества» (т.е. отдельно для каждого набора переменных из множества возможных комбинаций) программа выполняет процедуру поправки на размер, заменяя каждую переменную результатом ее деления на геометрическое среднее всех переменных, после чего производится дискриминантный анализ. Перед выполнением анализа весь материал случайным образом делится на обучающие и тестовые выборки.

Для оценки устойчивости полученного результата в разработанную Климовым схему анализа был включен также метод «складного ножа» (jackknife или leave-one-out), идея которого состоит в многократной модификации исходной выборки, состоящей в том, что из нее каждый раз удаляется один случайным образом выбранный элемент (Шитиков, 2012). Дискриминантный анализ, таким образом, многократно повторялся с каждым набором переменных на выборках, объем которых был на один элемент меньше, чем в исходной выборке.

В итоге получалась таблица, содержащая результаты многих тысяч вариантов анализа. Анализ с каждым набором переменных характеризовался тремя показателями качества дискриминации: процентом ошибок классификации в обучающей выборке, процентом ошибок классификации в тестовой выборке и тем же показателем, полученным на множестве выборок, сгенерированных методом «складного ножа». Выбор наилучшего набора переменных производился путем сортировки таблицы по этим показателям, с учетом также предварительного знания о сравнительной таксономической важности, точности и легкости получения значений тех или иных переменных в процессе измерения. Качество классификации в обучающей выборке, как правило, оказывается завышенным, тогда как тестовая выборка и метод «складного ножа» давали более объективную оценку качества дискриминантных функций.

Перед применением дискриминантного анализа наши данные подвергались проверке на соответствие предположению об их многомерном нормальном распределении с использованием обобщенного теста Шапиро-Уилкса (Villasenor-Alva, Gonzalez-Estrada, 2009) и теста Мардиа (Mardia, 1985). Вычисления

производились в пакетах `mvShapiroTest` (Gonzalez-Estrada, Villasenor-Alva, 2009) и `drpr` (Асуña, 2009), реализованных в среде статистического анализа R версии 2.14.1.

### 1.5.6. Логистическая регрессия

Логистическая регрессия является распространенной альтернативой дискриминантному анализу в эконометрике и экологии. В последние десятилетия она применялась также и в зоологии, включая морфометрическое исследование по клещам (Klimov et al. 2006). Нами этот метод был применен для разграничения двух видов *Neotrombicula* группы *minuta* (Stekolnikov, 2008). В общем смысле, он применяется для предсказания вероятности наступления некоторого события по значениям множества признаков. В случае применения логистической регрессии для решения задач классификации (в частности, для дискриминации двух видов по морфометрическим данным) этим событием является отнесение элемента выборки к одному из двух классов. Как и в дискриминантном анализе, предпосылкой применения метода является априорная классификация, которая сравнивается с апостериорной, проведенной в соответствии со значениями некоторой комбинации множества исходных переменных. Но в логистической регрессии эта комбинация (диагностическая функция) является не линейной, а логистической, имеющей форму:

$$f(x) = \frac{1}{1 + e^{-x}}$$

где  $x$  – линейная комбинация исходных переменных, подобная обычной дискриминантной функции, а  $e$  – основание натурального логарифма (2.71828...). Значения такой диагностической функции лежат в промежутке от 0 до 1; элементы выборки, дающие значения функции  $> 0.5$ , относят к одному классу, а элементы со значениями  $< 0.5$  – к другому. На практике, в случае хорошо различающихся видов, большинство элементов сравниваемых выборок оказываются лежащими на одном из «хвостов» логистической кривой, с апостериорными значениями функции, близкими к 0 или 1 (в то время как априорная классификация присваивает значения 0 всем представителям одного вида и 1 – другого).

Логистическая регрессия применима и в тех случаях, когда методы, основанные на линейной регрессии (например, дискриминантный анализ),

оказываются неэффективными вследствие нарушения предположений о равенстве дисперсий (гомоскедастичности), линейности и нормальности распределения данных (Menard, 2001). В частности, если размеры сравниваемых выборок сильно отличаются (на порядок и больше), что не редкость в таксономических исследованиях, логистическая регрессия может успешнее дискриминантного анализа решать задачу диагностики.

Мера расхождения между наблюдаемыми данными и данными, предсказанными с помощью уравнения регрессии, называется функцией потерь. В нашем варианте метода в качестве этой функции использовалась отрицательная функция правдоподобия (*negative likelihood function*). Существует несколько процедур, позволяющих найти ее минимум и, таким образом, получить наилучшие приближения для параметров уравнения регрессии. Нами для этой цели использовался так называемый квази-ньютоновский алгоритм, который аппроксимирует производные второго порядка для функции потерь, чтобы найти ее минимум. Для отбора переменных мы пользовались пошаговым алгоритмом (с добавлением или исключением переменных), а также методом наилучшего подмножества. Все вычисления производились в пакете Statistica версии 8.0.

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

Интуитивно ясное понятие размера становится весьма неочевидным и неоднозначным при попытке выразить его эксплицитно и указать способ измерения или вычисления. Осмысление практики морфометрических исследований приводит к выделению нескольких весьма различных пониманий этой категории, как и дополнительного к ней понятия формы (Bookstein, 1989). В систематике клещей-краснотелок под размером часто понимается сумма длин ног с одной стороны (*Index pedibus* или *Ip*), представляющая собой самый большой по абсолютному значению морфометрический показатель из числа стандартных промеров, обычно на порядок превышающий промеры щита и длины щетинок. Использованию в этом качестве промеров идиосомы препятствует их значительная вариабельность в зависимости от степени насыщенности клеща и степени его расплющивания под предметным стеклом (Кудряшова, 1998).

Подобное понимание размера никак не соотносит его с формой и вообще

упускает из вида эту категорию. Понятно, между тем, что если отличие по любому отдельно взятому промеру есть размерное отличие, сообщающее, насколько та или иная структура у одного экземпляра в определенном аспекте (например, по ширине) больше или меньше той же структуры у другого экземпляра, то комплексное рассмотрение морфометрической изменчивости ставит задачу различения момента изменения формы и момента изменения размера. Представляется очевидным, например, что два квадрата могут различаться только размером, а их форма идентична, тогда как квадрат и прямоугольник различны по форме, а их сравнение по размеру требует предварительного определения, что мы понимаем под размером (допустим, размером плоской фигуры можно считать ее площадь, а можно – периметр).

Далее можно поставить задачу выявить соотношение изменений формы и размера. Например, существует аллометрическая изменчивость, когда увеличению размера сопутствует последовательное изменение формы (пропорций). Возможна, однако, точка зрения (опирающаяся на соответствующие методы вычисления), с которой это изменение рассматривается как момент размерной изменчивости, тогда как истинно формальная изменчивость не коррелирует с размером по определению.

В нашей практике мы использовали два несовпадающих определения размера – размер как первая главная компонента дисперсии и размер как среднее геометрическое всех промеров. Использование анализа главных компонент связано с пониманием размера как характеристики, скорее, изменчивости, чем измеренного объекта: здесь проводится различие не между размером и формой, а между размерными и не-размерными изменениями, причем размер определяется как мера согласованного варьирования переменных. Надо отметить, что первая главная компонента является аллометрической размерной переменной (Bookstein, 1989): если с согласованным варьированием всех исходных переменных коррелирует какое-либо изменение пропорций, то последнее невыделимо из фактора общего размера. Когда первая компонента объясняет более 50 % дисперсии, причем корреляции большинства переменных с ней достаточно высоки (скажем, превышают 0.6), можно с уверенностью говорить о преимущественно размерном характере изменчивости, однако вопрос о том, в какой мере тут меняется

собственно «величина», а в какой мере пропорции, в данном случае не ставится.

По сравнению с первой главной компонентой, среднее геометрическое является интуитивно более ясным выражением «величины» объекта, как его собственного свойства, а не функции его отличий от других объектов. Оно определяется как:

$$GM(x_1, x_2, \dots, x_n) = \sqrt[n]{x_1 x_2 \dots x_n}$$

где  $n$ , в данном случае – число переменных (промеров объекта  $x$ ), а  $x_i$  – значение  $i$ -й переменной. Нами геометрическое среднее вычислялось по эквивалентной формуле:

$$GM(x_1, x_2, \dots, x_n) = \text{Exp}\left(\frac{\log(x_1) + \log(x_2) + \dots + \log(x_n)}{n}\right)$$

где  $\text{Exp}$  – экспонента, а  $\log$  – натуральный логарифм, путем введения столбца с автоматически вычисляемыми значениями в таблице пакета Statistica 8.0. Помимо оценки размера как такового, геометрическое среднее использовалось нами 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; Klimov et al., 2006). Таким способом конструировались модифицированные переменные, варьирование которых, как предполагается, отражает только изменение пропорций, но не размера. Показано, что этот метод поправки на размер наиболее состоятелен с точки зрения математической статистики (Jungers et al., 1995). Технически способ вычислений состоял во введении столбцов с автоматически вычисляемыми значениями в таблице пакета Statistica.

Следует отметить, что введение поправки на размер оправдано не во всех случаях. Часто размерные отличия составляют настолько существенную часть общей дисперсии, что исключение размера вообще обесмысливает данные (Jungers et al., 1995).

#### **1.5.8. Регрессионный анализ**

Для демонстрации связи размерных показателей (отдельных промеров, первой главной компоненты или среднего геометрического) с высотой над уровнем моря нами использовалась простая линейная регрессия, как дополнительная опция

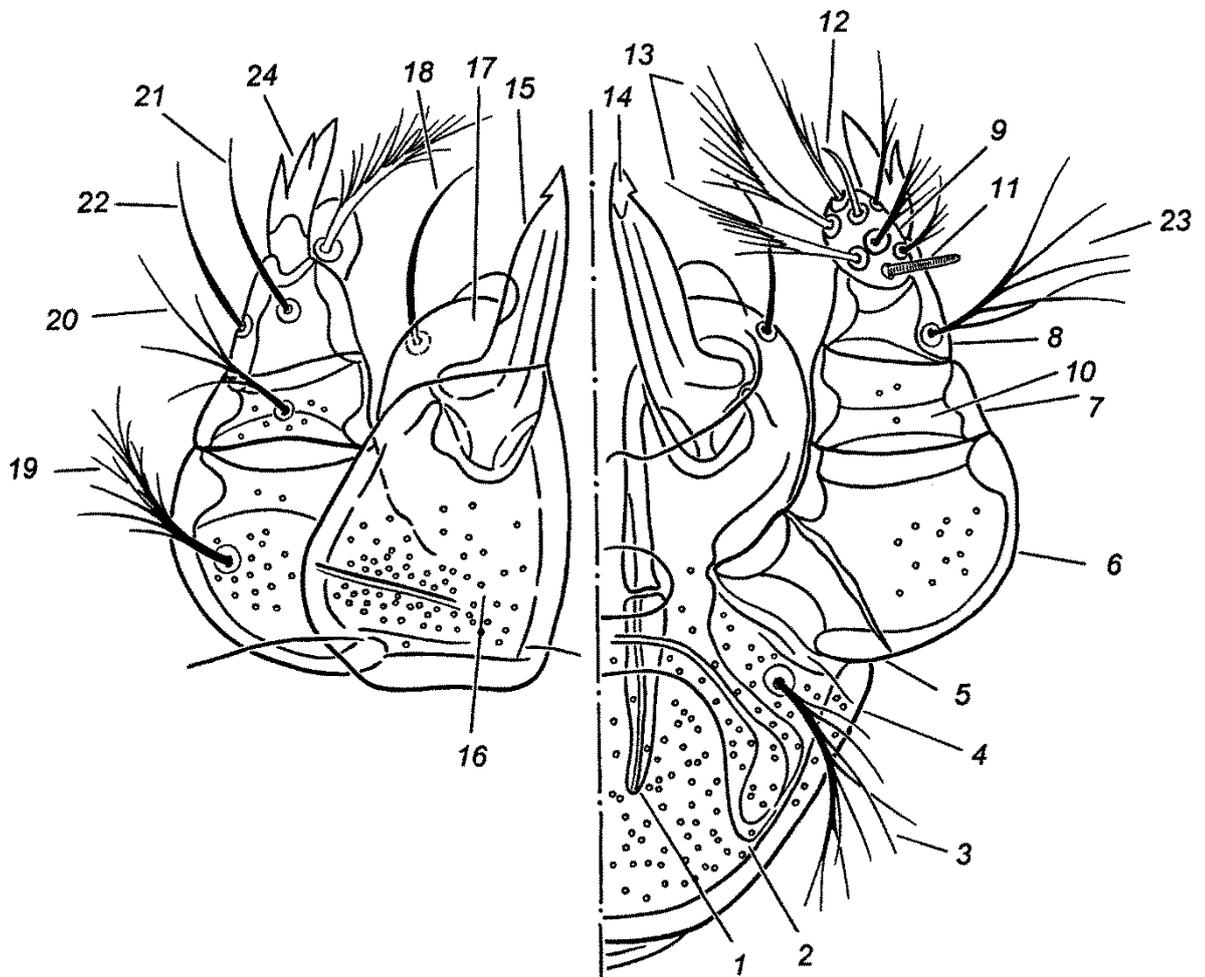
к двумерному точечному графику в программе Statistica 8.0. В качестве результатов нами в дальнейшем приводятся уравнение регрессии, линия регрессии, ее 95 % доверительный интервал и 95 % эллипс для предсказанного интервала (только графическое представление), коэффициент корреляции зависимой переменной (в данном случае, размера) и фактора (высоты), уровень достоверности корреляции (р-значение) и коэффициент детерминации, который для модели регрессии данного типа равен квадрату коэффициента корреляции зависимой переменной с фактором.

Коэффициент детерминации представляет собой долю дисперсии зависимой переменной, объясняемую влиянием фактора. В наших примерах его величина варьирует примерно от 0.2 до 0.4, что при весьма высоком размахе индивидуальной изменчивости в каждой локальной выборке следует считать довольно значительным показателем.

## ГЛАВА 2. МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ ОЧЕРК

### 2.1. Наружное строение личинки

Тело личинки подразделяется на гнатосому и идиосому. Гнатосома (рис. 2) помещается терминально и состоит из гнатококсы, двух пальп и двух хелицер.



**Рисунок 2.** *Neotrombicula autumnalis*, гнатосома с дорсальной и вентральной сторон. 1 – хелицеральная аподема; 2 – эпистомальная аподема; 3 – гнатококсальная щетинка; 4 – гнатококса; 5 – вертлуг пальпы; 6 – бедро пальпы; 7 – колено пальпы; 8 – голень пальпы; 9 – лапка пальпы; 10 – склеритное кольцо; 11 – соленидий  $\omega$  на лапке пальпы; 12 – эупатидий  $\zeta$  на лапке пальпы; 13 – опушенные щетинки на лапке пальпы; 14 – треугольная шапочка когтя хелицер; 15 – коготь хелицеры; 16 – базальный членик хелицеры; 17 – боковой край гипостома; 18 – галеальная щетинка; 19 – щетинка бедра пальпы; 20 – щетинка колена пальпы; 21 – дорсальная щетинка голени пальпы; 22 – латеральная щетинка голени пальпы; 23 – вентральная щетинка голени пальпы; 24 – коготь пальпы.

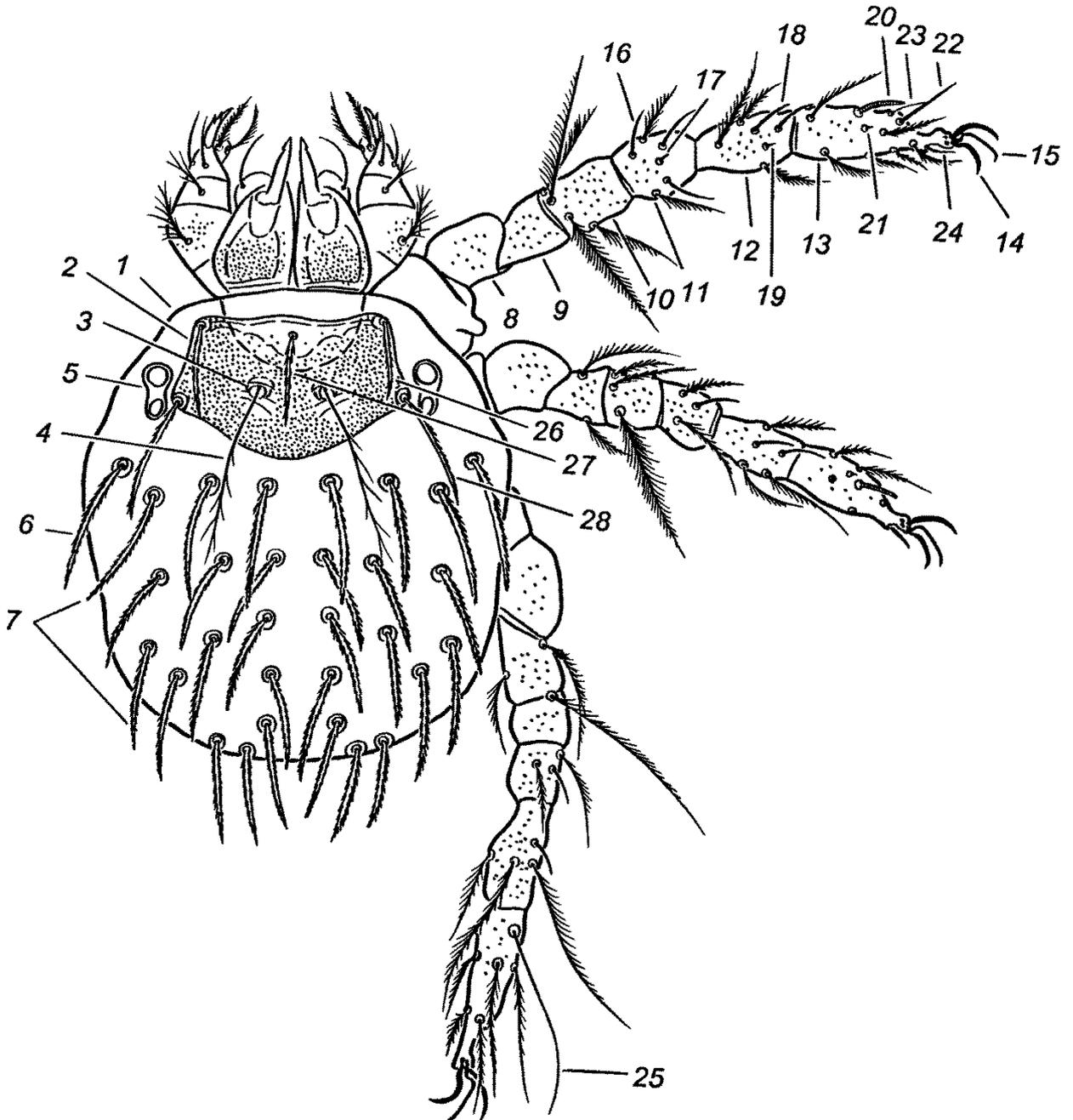
Пальпы состоят из пяти члеников: вертлуга, бедра, колена, голени и лапки.

Бедро и колено пальп дорсально несут по одной щетинке. Голень пальп несет три щетинки: дорсальную, латеральную и вентральную. Апикально голень заканчивается когтем пальпы, обычно разделенным на 2-3, реже на большее число ветвей, а в средней части от нее вентрально (на препарате обычно – медиовентрально) отходит лапка, несущая 4-7 неспециализированных ветвистых щетинок, базально расположенный палочковидный соленидий  $\omega$  (tarsala) и нередко субапикальный эупатидий  $\zeta$  (subterminala). Хелицера состоит из базального членика и когтя или подвижного пальца, апикальная часть которого обычно имеет характерный вид «треуголки» (tricuspid cap); он также может нести разнообразные по размеру и форме боковые зубцы. Гнатококса (гнатобаза) несет пару ветвистых щетинок, расположенных вблизи оснований пальп и соответствующих триторостральным щетинкам других простигматических клещей (Wohltmann et al., 2006). Впереди она переходит в гипостом, боковые края которого загибаются вверх, охватывая дистальные участки хелицер (Шатров, 1981). Они несут пару так называемых «галеальных» щетинок, соответствующих дейторостральным щетинкам прочих Prostigmata (Wohltmann et al., 2006). На препарате в глубине гнатосомы видны ее внутренние структуры: глотка, хелицеральные аподемы (или сигмовидные участки) и субхелицеральная пластинка с двумя каудальными ветвями – эпистомальными (или капитулярными) аподемами (Shatrov et al., 2016).

Опушение щетинок пальп и галеальных щетинок имеет систематическое значение на видовом и родовом уровне. Эти щетинки, в самых разных комбинациях, могут быть гладкими, вильчатыми, ветвистыми или несущими короткие реснички.

Идиосома (рис. 3) у голодных личинок имеет яйцевидные очертания, у напившихся она увеличивается в несколько раз и может становиться цилиндрической, грушевидной или шаровидной. Дорсально на идиосоме расположены одна-две пары глаз (иногда глаза отсутствуют), спинные щетинки и дорсальный щит. Щит несет пару трихоботрий – органов пространственной ориентации, состоящих из чашевидной ботридии и выходящей из нее сенсиллы. Последняя может быть бичевидной (гладкой или несущей разнообразное число ветвей и ресничек), а также в разной степени вздутой – от веретеновидной до шаровидной. Кроме того, на щите всегда находятся две антеролатеральных и две

постеролатеральных щетинки, за исключением тех случаев, когда его задние углы редуцированы и постеролатеральные щетинки оказываются вне щита.

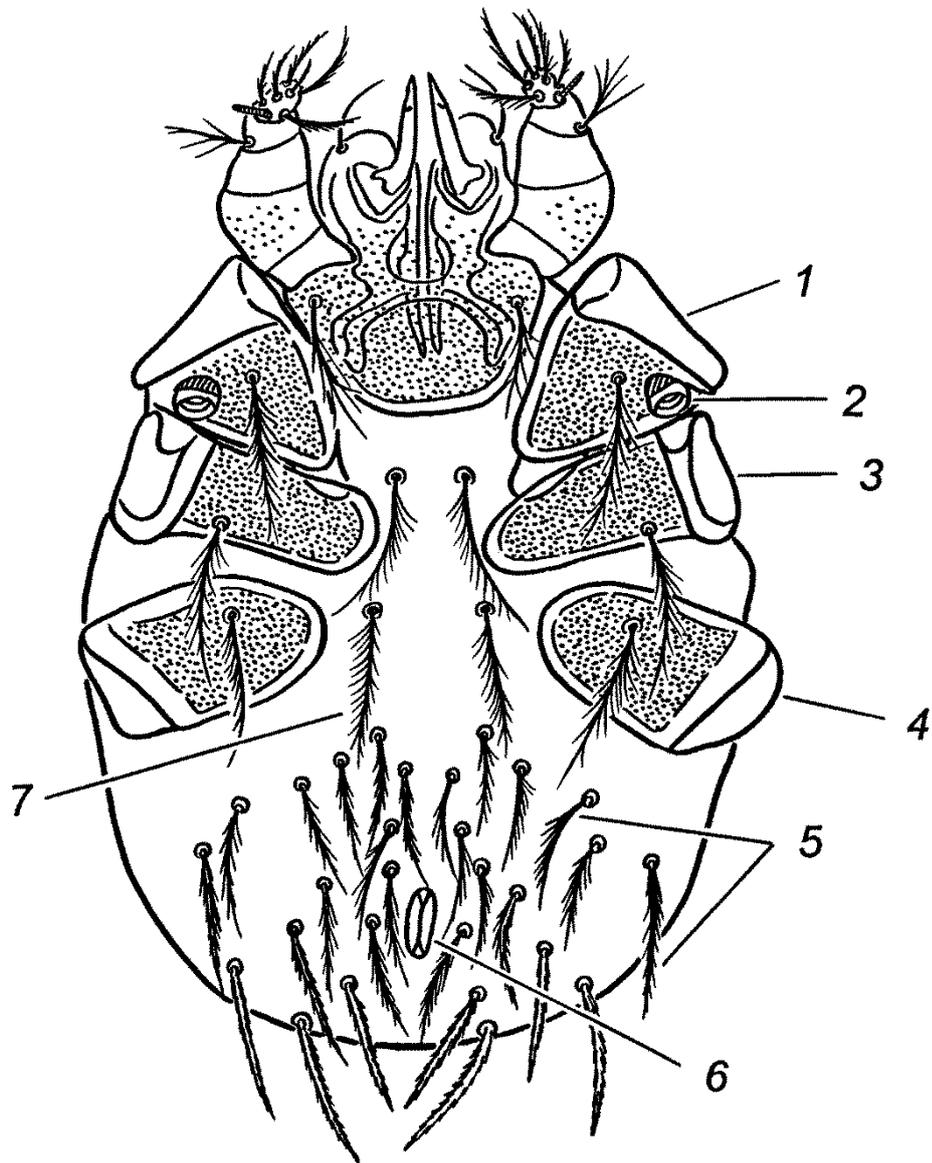


**Рисунок 3.** *Neotrombicula autumnalis*. Общий вид личинки с дорсальной стороны. 1 – идиосома; 2 – щит; 3 – ботридия; 4 – сенсилла; 5 – глаза; 6 – плечевая щетинка; 7 – спинные щетинки; 8 – вертлуг; 9 – проксимальная часть бедра (basifemur); 10 – дистальная часть бедра (telofemur); 11 – колено; 12 – голень; 13 – лапка; 14 – коготок; 15 – эмподий; 16 – genuala; 17 – microgenuala; 18 – tibiala; 19 – microtibiala; 20 – tarsala; 21 – microtarsala; 22 – subterminala; 23 – parasubterminala; 24 – pretarsala; 25 – mastitarsala; 26 – переднебоковая щетинка щита (AL); 27 – переднецентральная щетинка щита (AM); 28 – заднебоковая щетинка щита (PL).

Антеромедиальные щетинки могут иметься, в количестве одной или двух, либо отсутствовать. Дополнительные щетинки, расположенные на заднем крае щита, называются пост-постеролатеральными, а расположенные между щитом и глазами – окуло-скутальными. Число ассоциированных со щитом щетинок также может возрастать, когда он распространяется в каудальном направлении, захватывая ряды спинных щетинок.

Спинные щетинки обычно сгруппированы в несколько поперечных рядов, соответствующих сегментам тела, которые, согласно унифицированной номенклатуре для простигматических клещей, обозначаются буквами латинского алфавита С, D, E, F и H (Kethley, 1990; Wohltmann et al., 2006). У личинок тромбикулид в наиболее простом случае  $C = 8$ ,  $D = 6$ ,  $E = 6$  или  $4$ ,  $F = 4$  или  $2$ ,  $H = 2$ . В таксономической практике эта номенклатура, как правило, не используется, поскольку она пересекается с ранее введенными обозначениями (D – спинные щетинки, H – плечевые щетинки) и, кроме того, правильная картина расположения рядов у краснотелок часто нарушена. Плечевыми щетинками называются две краевые щетинки 1-го ряда, заметно смещенные вперед и более крупные по размеру. У представителей некоторых родов встречаются так называемые подплечевые щетинки, расположенные на боковой поверхности идиосомы между коксами ног 2 и 3 пары. В случае увеличения числа щетинок, которое происходит параллельно в разных родах краснотелок, границы между рядами спинных щетинок и само число рядов становятся неочевидными, прежде всего по краям. Число плечевых щетинок возрастает до 6-8, передние ряды становятся двойными и даже тройными; наконец, когда число спинных щетинок превышает 200, они могут оказаться расположенными мозаично, без какого-либо намека на поперечные ряды.

Спинные и скутальные щетинки обычно несут бородки, которые могут быть разными по форме – от коротких прилегающих чешуек до толстых изогнутых шипов. Бородки располагаются на щетинке в два, три или четыре продольных ряда; в случае особенно большого количества длинных бородок щетинка выглядит как «ламповая щетка», и отдельные ряды бородок неразличимы. Сами щетинки по форме также довольно разнообразны: они могут быть короткими игловидными, вытянутыми на конце в тонкий бич, ланцетовидными, листовидными и даже перисторассеченными, как листья некоторых папоротников.



**Рисунок 4.** *Neotrombicula autumnalis*. Общий вид личинки с вентральной стороны. 1 – кокса I; 2 – урстигма; 3 – кокса II; 4 – кокса III; 5 – брюшные щетинки; 6 – экскреторная пора; 7 – стерналиные щетинки.

Вентрально на идиосоме прикрепляются шесть ног, расположены экскреторная пора, стерналиные и вентральные (брюшные) щетинки (рис. 4). Коксы ног слиты с вентральной поверхностью идиосомы и не являются, собственно говоря, частью свободной конечности. Между коксами I и II пар ног помещается структура, называемая урстигмой, функция которой неизвестна. Еще одна структура с неизвестной функцией, которую можно наблюдать на препаратах у представителей некоторых родов – так называемые «трахеи» и «стигмы» – симметричная относительно сагиттальной плоскости и залегающая ближе к

вентральной поверхности идиосомы проводящая система, состоящая из двух продольных извитых кольчатых канальцев, которые слепо заканчиваются вблизи каудального конца тела, а впереди открываются вздутыми воронкообразными отверстиями в районе основания гнатосомы.

Щетинки вентральной поверхности идиосомы более единообразны по форме и характеру опушения, чем спинные щетинки: они тонкие и опушены тонкими, вытянутыми бородачками. Брюшные щетинки, расположенные впереди экскреторной поры, называют преанальными, а расположенные позади – постанальными. Щетинки заднего конца тела иногда называют каудальными. Четкой границы между щетинками идиосомы разных типов не существует: форма и длина щетинок постепенно меняется от преанальных к постанальным, затем к каудальным и дорсальным. Щетинки, расположенные на коксах ног, образуют единый комплекс со стернальными щетинками, поскольку морфологические ряды, построенные с учетом различий между таксонами, а также морфологических аномалий, дают картину «перехода» стернальной щетинки на коксу и обратно (Стекольников, 2001a). Стернальные щетинки, в свою очередь, не всегда четко обособлены от преанальных: есть виды, у которых число задних стернальных щетинок сильно увеличено, и границу между ними и последующими вентральными щетинками провести невозможно. Преанальные щетинки в общем случае расположены неупорядоченно; постанальные образуют расходящиеся от экскреторной поры в каудальном направлении продольные ряды. Условно записать расположение брюшных щетинок в виде поперечных рядов возможно только для видов с небольшим числом щетинок, например: 6 (преанальные)-2-2-4.

Ноги обычно состоят из 7 члеников: лапки (*tarsus*), голени (*tibia*), колена (*genu*), двух члеников бедра – *basifemur* и *telofemur*, вертлуга (*trochanter*) и таза (*coxa*). Членики бедра могут быть слитыми на всех ногах или на ногах задней и средней пары – тогда ноги оказываются 6-члениковыми. Каждый членик ног и пальп укреплен 1-2 склеритными кольцами или полукольцами. На каждом членике имеется характерное для подсемейства, рода или вида число опушенных щетинок, а на некоторых – еще и специализированные гладкие щетинки. Последние в типичном случае распределены следующим образом:

Ноги I: лапка – *pretarsala* I или PT' (эупатидий ζ), *subterminala* или ST

(эупатидий ζ), parasubterminala или pST, tarsala I или S<sub>1</sub> (соленидий ω), microtarsala I или f1 (фамулюс ε); голень – 2 tibialae (соленидии φ) и microtibiala; колено – 1-3 genualae (соленидии σ) и microgenuala.

Ноги II: pretarsala II или PT" (эупатидий ζ), tarsala II или S<sub>2</sub> (соленидий ω), microtarsala II или f2 (фамулюс ε), 2 tibialae (соленидии φ), genuala (соленидий σ).

Ноги III: tibiala (соленидий φ), genuala (соленидий σ). На разных члениках также могут присутствовать тонкие, длинные, бичевидные щетинки (mastitarsalae, mastitibialae, mastigenualae и mastifemoralae), гладкие или с немногими ресничками; на слитом бедре снизу обычно имеется короткая ventrofemorala.

Модификации хетотаксии ног заключаются в отсутствии тех или иных щетинок (чаще всего исчезают, в разных комбинациях, genuala II, tibiala и genuala III) или, наоборот, в их мультипликации, в разном положении щетинок на членике и друг относительно друга, а также в некоторых особенностях их формы (например, tarsala II может быть апикально вытянутой либо вздутой).

Лапки ног в типичном случае заканчиваются двумя коготками и сходным с ними эмподием. Коготки иногда асимметричны (один толще другого), а эмподий может видоизменяться или редуцироваться. У некоторых видов и родов коготки несут реснички (онихотрихия) – иногда еле заметные, а в иных случаях сравнимые по размеру с самими коготками.

Поверхность щита, коксы ног и гнатококсы, а в меньшей степени и свободные части ног, пальпы и базальный членик хелицер покрыты пунктировкой, густота и размер которой имеет систематическое значение, а иногда также несут кутикулярные складки разной формы и степени выраженности.

## **2.2. Условные обозначения**

### **2.2.1. История терминологии**

В систематике краснотелок широко применяются специфические, не встречающиеся более нигде в акарологии, условные обозначения для разных структур и признаков (Goff et al., 1982; Кудряшова, 1998; Stekolnikov, Daniel, 2012). Они, разумеется, не могут и не должны подменять собой словесное описание таксонов, использующее стандартную акарологическую терминологию, однако предваряющий описание краткий диагноз, состоящий из «диагностических

формул», служит хорошим подспорьем для специалиста по тромбикулидам, позволяющим легче уловить своеобразие данного таксона. В настоящее время эти специфические обозначения в целом достаточно стабильны, единообразны и успешно выполняют свою функцию. Они делятся на диагностические формулы, включающие состояния качественных признаков и некоторые составные количественные показатели, и стандартные промеры, включающие мерные и счетные признаки, а также некоторые индексы (прежде всего, суммарные показатели). Некоторые аббревиатуры, введенные для обозначения промеров (например, длин разных щетинок), используются и для обозначения соответствующих структур (самих щетинок).

Из числа использующихся до настоящего времени обозначений первыми были созданы аббревиатуры для промеров щита и его щетинок (Womersley, Heaslip, 1943). Первый терминологический глоссарий (Wharton et al., 1951) добавил к ним только одну диагностическую формулу – расположение дорсальных щетинок идиосомы по рядам (DS). Дальнейшая разработка системы символьных обозначений осуществлялась, главным образом, Веркаммен-Гранжаном (Vercammen-Grandjean, 1958a, 1960, 1965, 1968). В частности, именно он ввел в практику наиболее сложную «синтетическую определительную формулу» – SIF (Vercammen-Grandjean, 1960).

В целом, при стабильном общем «ядре» системы обозначений, ее состав у разных авторов сильно варьирует, особенно за счет промеров, число которых обнаруживает тенденцию к неоправданному увеличению. Так, если в 50-е годы Вомерсли использовал около 18 морфометрических признаков (Womersley, 1952), а Шлугер – только 8 (Шлугер, 1957), то в 90-е годы Кудряшова использует 23 промера (Кудряшова, 1993), Гофф – 30 (Goff, 1992), а Харадов – 42-45 (Харадов, 1996). Колебинова, при описании в 70-е годы *Neotrombicula vercammengrandjeani*, использовала 40 промеров (Kolebinova, 1971a), а приводя описание того же вида в итоговой монографии (Колебинова, 1992), дает значения уже 58 мерных признаков. Отметим, что наращивание набора признаков за счет промеров быстро теряет смысл. Когда относительное таксономическое значение признаков неясно, увеличение их числа, как очевидно, может только запутать картину и ничего не даст ни для диагностики, ни для классификации. Тем более, если речь идет о

мерных признаках, к которым сложно выработать такой же интуитивный подход, как к качественным.

Некоторую проблему представляют разные способы измерения, практиковавшиеся разными авторами. Так, читая работы Шлугер и Колебиновой, надо иметь в виду, что под «длиной ног» они понимали длину только свободной части ноги, без коксы (Стекольников, 2001в). Нами также была продемонстрирована возможность систематической ошибки измерений, обусловленной неточной калибровкой измерительного прибора (Stekolnikov, Kar, 2015): выполненные нами промеры голотипа *Neotrombicula heptneri* Kudryashova, 1973 были систематически больше, чем приведенные в первоописании (Кудряшова и др., 1973).

Последний крупный терминологический глоссарий по клещам-краснотелкам, в котором суммированы все ранее использовавшиеся варианты обозначений, был опубликован Гоффом с соавторами (Goff et al., 1982). Мы в основном следуем этой работе, однако в некоторых случаях пользуемся терминологией Кудряшовой (1979, 1998), которая не во всем совпадает с терминологией Гоффа. Ряд признаков и обозначений постепенно вводился и модифицировался нами: в монографиях и крупных ревизиях мы приводим полный перечень обозначений (Stekolnikov, Daniel, 2012; Stekolnikov, 2013; Stekolnikov, Gonzalez-Acuña, 2015; Chaisiri et al., 2016). Ниже приводятся только обозначения, в настоящее время используемые нами в таксономической практике.

Поскольку развитие систематики тромбикулид происходило достаточно обособленно от исследований других групп протистических клещей, возникла некоторая несогласованность морфологической терминологии между ними, так что даже специалист-акаролог не всегда может полностью понять отдельные детали описания какого-либо таксона клеща-краснотелки. Полная ревизия терминологии, используемой для описания краснотелок, разумеется, была бы неоправданной, поскольку сравнимость любого нового описания со всем массивом опубликованных ранее диагнозов несравненно важнее, чем удобство восприятия таксономического текста для неспециалиста по данной группе, но гомологизация структур в родственных группах также необходима. Эта работа была частично проделана Вольтманном с соавторами (Wohltmann et al., 2006), которые впервые

применили терминологию, используемую в исследованиях по Prostigmata в целом, при описании новых видов клещей-краснотелок.

### 2.2.2. Диагностические формулы

SIF – синтетическая определительная формула, в которую входят следующие признаки:

1. Характер и число щетинок на лапке пальп. Неспециализированные ветвистые щетинки обозначаются буквой В, гладкие – буквой N, эупатидий ζ (subterminala) – буквой S. Соленидий ω (tarsala) не указывается, поскольку он присутствует всегда;
2. Галеальная щетинка гладкая (N), ветвистая (B), несущая одну ресничку (b) или вильчатая (f);
3. Число зубцов, на которое разделен коготь пальп;
4. Число genualae на колене ног I пары;
5. Число genualae на колене ног II пары;
6. Число genualae на колене ног III пары;
7. Число tibialae на голени ног III пары;
8. Число mastitarsalae на ноге III пары;
9. Число mastitibialae на ноге III пары;
10. Число mastigenualae или дополнительных genualae на ноге III пары;
11. Число mastifemoralae на ноге III пары.

Пример формулы: SIF = 7BS-N-3-3111.1000. Соответствует *Neotrombicula autumnalis* и многим другим видам, имеющим 7 ветвистых щетинок и эупатидий ζ на лапке пальп, гладкую галеальную щетинку, трехветвистый коготь пальп, 3 genualae I, 1 genuala II, 1 genuala III, 1 tibiala III и 1 mastitarsala III.

fPr – формула щетинок пальп. Указывается характер щетинок (гладкая N, ветвистая B, с одной ресничкой b, вильчатая f) последовательно на бедре, колене и голени (дорсальная, латеральная, вентральная), например: B/B/NNB.

fD – формула спинных щетинок, где указано число плечевых (H) и собственно спинных (D) щетинок в каждом ряду, например: 2H-8-6-6-4-2. Интервалы изменчивости заключаются в круглые скобки; двойные и тройные ряды – в квадратные скобки; щетинки в каудальной области, не поддающиеся

распределению по рядам, заменяются многоточием. Пример: 4H-[(9-12)-(6-8)]-[(6-8)-4(5)]-(7-11)-...

fSc – формула щита, показывающая отношения длин его щетинок. Например, если постеролатеральные щетинки (PL) строго длиннее антеромедиальной (AM), а последняя всегда длиннее антеролатеральных (AL), то fSc: PL > AM > AL.

fsp – формула числа члеников ног I-III пары, например: 7.6.6.

fCx – формула числа щетинок на коксах ног I-III пары, например: 1.1.1.

fSt – формула числа стернальных щетинок отдельно между коксами ног I и III пары, например: 2.2.

### 2.2.3. Стандартные промеры

1. AW – расстояние между основаниями антеролатеральных щетинок щита;
2. PW – расстояние между основаниями постеролатеральных щетинок щита;
3. SB – расстояние между основаниями сенсилл;
4. ASB – расстояние от уровня оснований сенсилл до наиболее выступающей точки переднего края щита;
5. PSB – расстояние от уровня оснований сенсилл до наиболее выступающей точки заднего края щита;
6. SD – длина щита (сумма ASB и PSB);
7. P-PL – расстояние от уровня постеролатеральных щетинок до наиболее выступающей точки заднего края щита;
8. AP – расстояние от антеролатеральной до постеролатеральной щетинки щита с одной стороны;
9. AM – длина антеромедиальной щетинки щита;
10. AL – длина антеролатеральных щетинок щита;
11. PL – длина постеролатеральных щетинок щита;
12. PPL – длина пост-постеролатеральных щетинок щита;
13. S – длина сенсилл;
14. H – длина плечевых щетинок;
15. D<sub>min</sub> – длина самой короткой спинной щетинки (не считая плечевых);
16. D<sub>max</sub> – длина самой длинной спинной щетинки (не считая плечевых);

17.  $V_{\min}$  – длина самой короткой брюшной щетинки (не считая коксальных и стернальных);
18.  $V_{\max}$  – длина самой длинной брюшной щетинки (не считая коксальных и стернальных);
19.  $pa$  – длина ноги I пары (включая коксу);
20.  $pm$  – длина ноги II пары (включая коксу);
21.  $pp$  – длина ноги III пары (включая коксу);
22.  $Ip$  – длина ног I-III пары (сумма  $pa$ ,  $pm$  и  $pp$ );
23.  $DS$  – число спинных щетинок идиосомы (включая плечевые);
24.  $VS$  – число брюшных щетинок идиосомы (не считая коксальных и стернальных);
25.  $NDV$  – число спинных и брюшных щетинок идиосомы (сумма  $DS$  и  $VS$ );
26.  $TaIII$  – длина лапки ног III;
27.  $TaIIIW$  – ширина лапки ног III;
28.  $dmt$  – расстояние от основания лапки ног III до основания *mastitarsala*;
29.  $m-t$  – относительное расстояние *mastitarsala* от основания ноги III ( $dmt/TaIII$ ).

Промеры щита показаны на рис. 5.

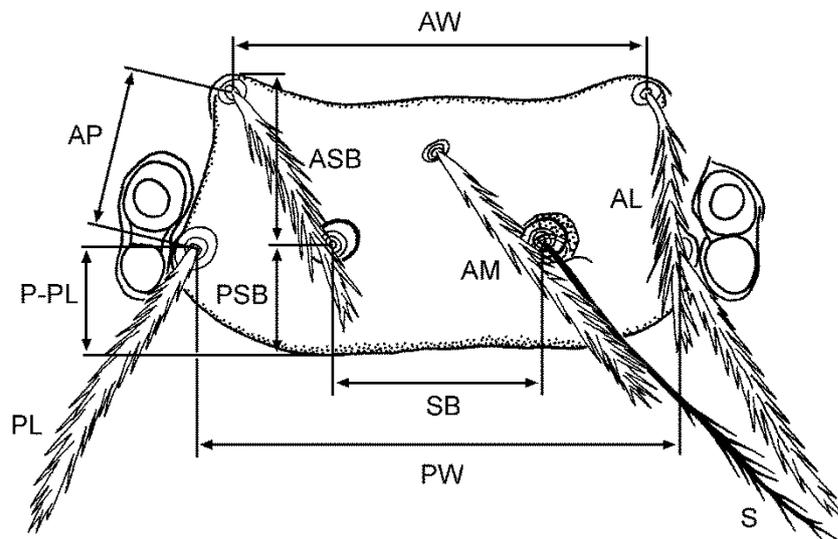


Рисунок 5. *Leptotrombidium* sp. Промеры щита.

## ГЛАВА 3. ФОРМЫ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ

### 3.1. Географическая изменчивость

Тривиальный факт существования морфологических отличий между выборками, которые считаются принадлежащими к одному виду, но взяты в удаленных друг от друга местах сбора, ставит перед исследователем задачу выявления структуры морфологического вида. Состоит ли он из нескольких хорошо различимых форм со своими ареалами, которые могли бы быть описаны в качестве подвидов или даже самостоятельных видов, обнаруживается ли в его пределах клинальная изменчивость, или внутривидовая вариация определяется в основном факторами, одинаково влияющими на морфологию в любой части ареала?

Первым значимым результатом, который можно получить после установления самого факта отличий между выборками (оно, как уже сказано, тривиально, поэтому мы не будем на нем специально останавливаться), является обнаружение корреляции между морфологическим сходством и географической близостью. Этот результат будет проиллюстрирован данными по изменчивости европейского вида *Neotrombicula inopinata*.

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. Ниже мы приведем пример установления размерного характера изменчивости, по результатам изучения средиземноморского вида *Brunehaldia brunehaldi*. Затем на примере азиатских и кавказских форм широко распространенного вида *Neotrombicula scrupulosa* будет продемонстрирована более

сложная внутривидовая структура, включающая как размерные, так и различающиеся по форме группировки.

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

Вид *Neotrombicula inopinata* (Oudemans, 1909) был описан, как *Thrombidium inopinatum*, из окрестностей Бремена (Германия). Типовой материал не был обозначен автором описания. Фуллер, выполнивший детальную ревизию коллекции Удеманса, не смог его обнаружить (Fuller, 1952). Позднее Кепка (Керка, 1964а) отождествил этот вид сразу с двумя ранее описанными формами: подвидом *Trombicula autumnalis germanica* Willmann, 1952, описанным из Нижней Саксонии (Германия), и «типом а» личинок *Trombicula autumnalis* выделенным Ричардсом по результатам исследования изменчивости «урожайного клеща» в Англии (Richards, 1950). В итоге вид был низведен до подвида *Neotrombicula autumnalis*. Дальнейшая история упоминаний этого таксона достаточно сложна, поскольку разные авторы продолжали использовать название *Trombicula germanica*, трактуя его то как подвид *N. autumnalis*, то как самостоятельный вид. Следует также упомянуть ошибочную идентификацию Колебиновой (1966, 1992), которая определила как *Neotrombicula inopinata* вид, тождественный, согласно всем приведенным ей признакам, *N. vulgaris* (Schluger, 1955) (Стекольников, 1999а), а материал, соответствующий первоописанию *N. inopinata*, обозначила как *Neotrombicula vernalis* (Willmann, 1942) (Kolebinova, 1969; Колебинова, 1992).

В настоящее время трактовка этого вида опирается на переописание, содержащееся в монографии Кудряшовой (1998). *Neotrombicula inopinata* – самостоятельный вид, отличающийся от *N. autumnalis* наличием 8 и более щетинок идиосомы в 1-2 дорсальных рядах. Только в редких случаях в одном из этих рядов может быть 6 или 7 щетинок, в то время как у *N. autumnalis* всегда по 6 щетинок в обоих рядах. Соответственно, общее число дорсальных щетинок идиосомы у *N. inopinata* составляет 36-45, а у *N. autumnalis* 26-33. Кроме того, *N. inopinata* в среднем крупнее, чем *N. autumnalis* (у первого вида больше размеры скутума, длиннее щетинки и ноги), хотя интервалы всех промеров у этих двух видов перекрываются, если взять для сравнения географически достаточно

разнообразный материал (Stekolnikov et al., 2014).

Ареал *N. inopinata* простирается от Западной Европы до Восточного Кавказа. Этот вид был отмечен в Англии, Испании, Франции, Германии, Австрии, Чехии, Словакии, Венгрии, Югославии, Болгарии, Румынии, Польше, на Украине и в России (Северный и Восточный Кавказ) (Solomon, 1968; Haitlinger, 1979; Kováčik, 1983; Daniel et al., 1995; Кудряшова, 1998; Maqol et al., 2010; Stekolnikov et al., 2014).

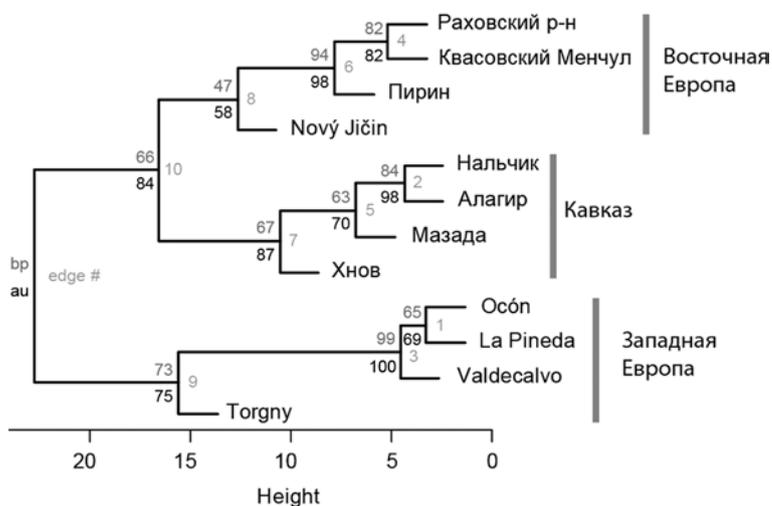
Нами были выполнены промеры следующего материала по этому виду из коллекций ЗИН РАН (СПб), ЗММУ (Москва) и IRSNB (Брюссель, Бельгия):

1. Испания, провинция Ла Риоха, La Pineda (42° 06' 00" N, 2° 33' 00" W) – 10 экз.;
2. Испания, провинция Ла Риоха, Valdecalso (42° 07' 00" N, 2° 31' 30" W) – 5 экз.;
3. Испания, провинция Ла Риоха, Osón (42° 17' 15" N, 02° 14' 30" W) – 9 экз.;
4. Бельгия, Torgny (49° 30' N, 5° 28" E) – 2 экз.;
5. Чехия, Nový Jičín (49° 34' N, 17° 59' E) – 10 экз.;
6. Украина, Закарпатская обл., Раховский р-н, гора Квасовский Менчул (48° 10' N, 24° 20' E) – 6 экз.;
7. Украина, Закарпатская обл., Раховский р-н – 10 экз.;
8. Болгария, гора Пирин (41° 46' N, 23° 24' E) – 8 экз.;
9. Кабардино-Балкария, Нальчик (43° 26' 20" N, 43° 35' 47" E) – 10 экз.;
10. Северная Осетия, Алагир (43° 02' N, 44° 13' E) – 7 экз.;
11. Дагестан, Мазада (42° 11' 40" N, 46° 22' 26" E) – 5 экз.;
12. Дагестан, 6 км восточнее Хнов (41° 21' 29" N, 47° 31' 36" E) – 1 экз.

Для каждой выборки вычислялись средние значения следующих 17 показателей: AW, PW, SB, ASB, PSB, P-PL, AP, AM, AL, PL, H, pa, pm, pp, DS, VS и dmt. Значения длины ног (pa, pm и pp) были поделены на 10, чтобы приблизить порядок их величины к остальным промерам. Затем с помощью статистического пакета rvcust, реализованного в программной среде вычислений R, был выполнен кластерный анализ с бутстреп-поддержкой по алгоритму UPGMA (метод невзвешенного попарного среднего), примененный к матрице евклидовых расстояний между центроидами всех 12 выборок по всем 17 переменным. Число

повторностей в бутстреп-анализе составляло 1000.

Результаты кластерного анализа четко демонстрируют согласование морфометрических и географических дистанций между выборками (рис. 6). Во-первых, все три кластера со 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). Во-вторых, группировка выборок на более высоком уровне, хотя и не имеет столь же достоверной статистической поддержки, следует географической (меридиональной) последовательности мест сбора (рис. 7), образуя три больших кластера, включающих, соответственно, западноевропейские, восточноевропейские и кавказские выборки.



**Рисунок 6.** Географическая изменчивость *Neotrombicula inopinata* по результатам кластерного анализа. bp – bootstrap probability р-значение, au – approximately unbiased р-значение, edge # – порядок образования кластеров.

Можно предположить, что наличная морфометрическая изменчивость *Neotrombicula inopinata* отражает историю расселения этого вида, распространявшегося по Европе с востока на запад (скажем, из кавказского рефугиума после окончания последнего крупного оледенения) 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.

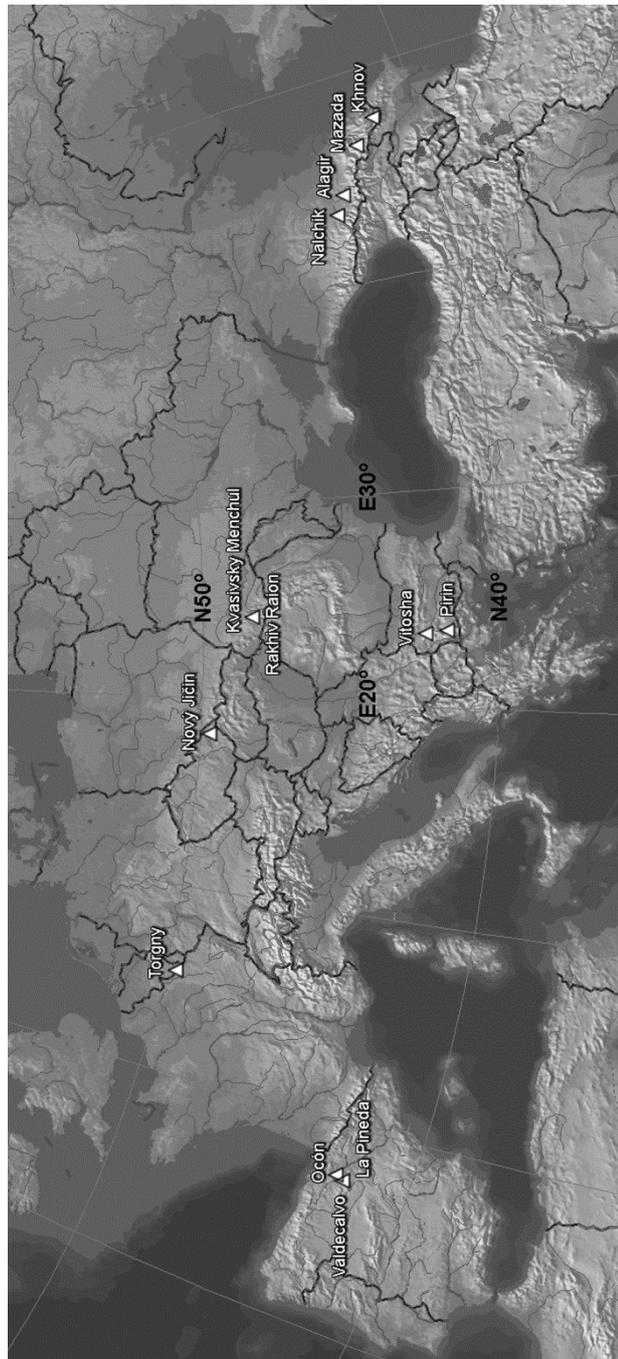


Рисунок 7. Места сбора *Neotrombicula inopinata*.

### 3.1.2. Размерные формы *Brunehaldia brunehaldi*

Вид *Brunehaldia brunehaldi* (Vercammen-Grandjean, 1956) был описан с грызунов из окрестностей Касабланки (Марокко) (Vercammen-Grandjean, 1956). Описанный десятилетием позже из окрестностей монастыря св. Екатерины на Синае (Египет) *Brunehaldia aegypti* (Vercammen-Grandjean et Kolebinova, 1966) отличался от *B. brunehaldi* только заметно большим размером, включая большие числа щетинок идиосомы (Vercammen-Grandjean, Kolebinova, 1966). Нами был

изучен собственный материал из Турции: как оказалось, он занимает промежуточное по размеру положение между этими двумя видами (Stekolnikov, Daniel, 2012). Так, турецкие экземпляры отличались от *B. brunehaldi* (судя по приведенным в первоописании средним значениям 10 типовых экз.) более крупным щитом (AW 68-75 против 67, PW 81-90 против 79, PSB 15-20 против 12 и SD 48-55 против 43), более длинными ногами (Ip 792-925 против 733) и большим числом плечевых щетинок (8-10 против 4). В то же время наш материал отличался от голотипа *B. aegypti* меньшим AW (68-75 против 79), более короткими щетинками (AM 32-41 против 46, PL 53-72 против 77, H 48-61 против 62-68,  $D_{max}$  47-65 против 70 и  $V_{min}$  25-31 против 34), более короткими сенсиллами (S 32-41 против 51), более короткой лапкой ног III (TaIII 61-74 против 88; измерение выполнено по рисунку в первоописании), а также меньшим числом щетинок идиосомы (NDV 118-170 против 192).

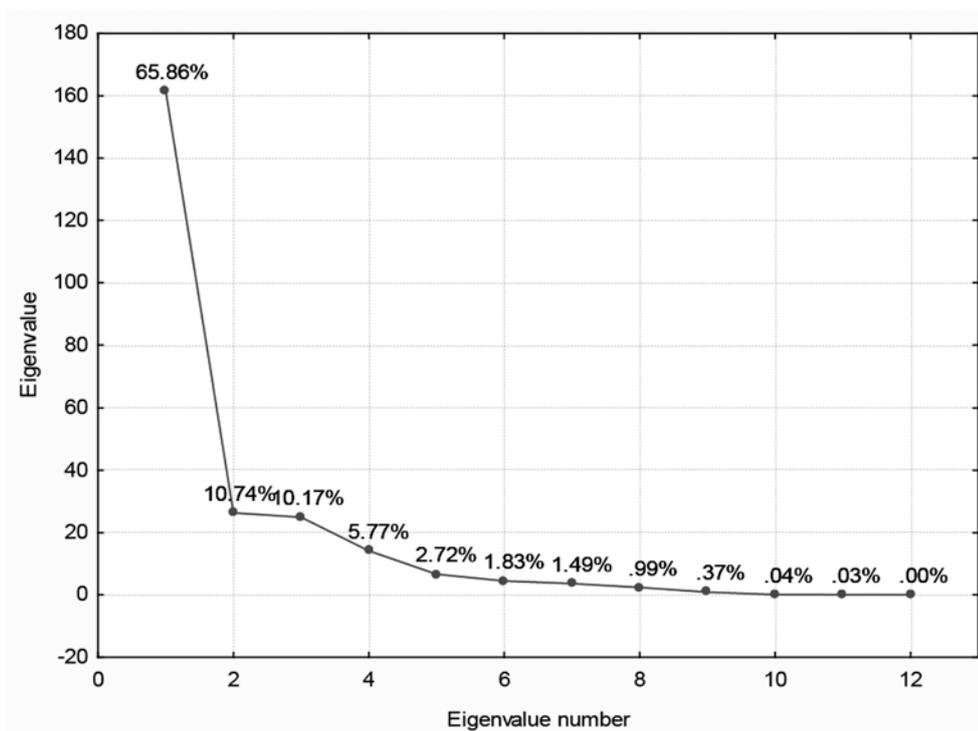
Чтобы оценить возможное таксономическое значение этих морфометрических различий, мы провели основанный на ковариациях анализ главных компонент. В модель были включены 12 переменных (AW, PW, SB, ASB, PSB, AP, AM, AL, PL,  $D_{min}$ ,  $D_{max}$  и Ip/10). Последняя переменная (сумма длин ног) была поделена на 10, чтобы приблизить размах ее значений к другим морфометрическим показателям. Анализ проводился для выборки, включающей 10 экз. из Турции, центроид для 10 типовых экз. *B. brunehaldi* (согласно первоописанию), голотип *B. aegypti* (согласно первоописанию), а также центроид для типовой серии описанного из Ирана *B. iranica* (Kudryashova, Neronov et Farang-Azad, 1978). Этот вид морфометрически близок к турецкому материалу, но обладает четким неметрическим отличием от последнего: ветвистой *parasubterminala* на лапке ног I. Приведенные в первоописании *B. iranica* средние значения переменных (Кудряшова и др., 1978) были дополнены значениями  $D_{min}$  и  $D_{max}$ , измеренными только у голотипа. Предварительные варианты анализа включали также числа щетинок идиосомы (DS и VS, либо их сумма, NDV), но характер их варьирования в данном случае отличался от такового метрических переменных, поэтому они не вошли в окончательную модель. Переменная P-PL была исключена, поскольку этот промер не был выполнен для *B. brunehaldi* и *B. aegypti*, а переменная H – поскольку она отсутствовала в первоописании *B. iranica*.

Анализ главных компонент был проведен в двух вариантах: с исходными переменными и с переменными, модифицированными согласно используемому нами методу поправки на размер, когда каждая из них делится на геометрическое среднее всех переменных. Геометрическое среднее вычислялось для каждого экземпляра по формуле:

$$GM = \text{Exp}((\log(AW) + \log(PW) + \log(SB) + \log(ASB) + \log(PSB) + \log(AP) + \log(AM) + \log(AL) + \log(PL) + \log(D_{\min}) + \log(D_{\max}) + \log(Ip/10))/12),$$

после чего значение  $AW$  для этого экземпляра заменялось на  $AW/GM$ ,  $PW$  на  $PW/GM$  и т.д.

Как показали результаты анализа с исходными переменными, вклад размера, в смысле согласованного варьирования большинства переменных (Darroch, Mosimann, 1985), в морфометрическую изменчивость в пределах данной выборки достаточно велик. Первая главная компонента объясняет более 65 % общей дисперсии (рис. 8), причем нагрузки на эту компоненту велики ( $> 0.6$ ) у всех переменных, кроме  $SB$  и  $PSB$  (табл. 1).

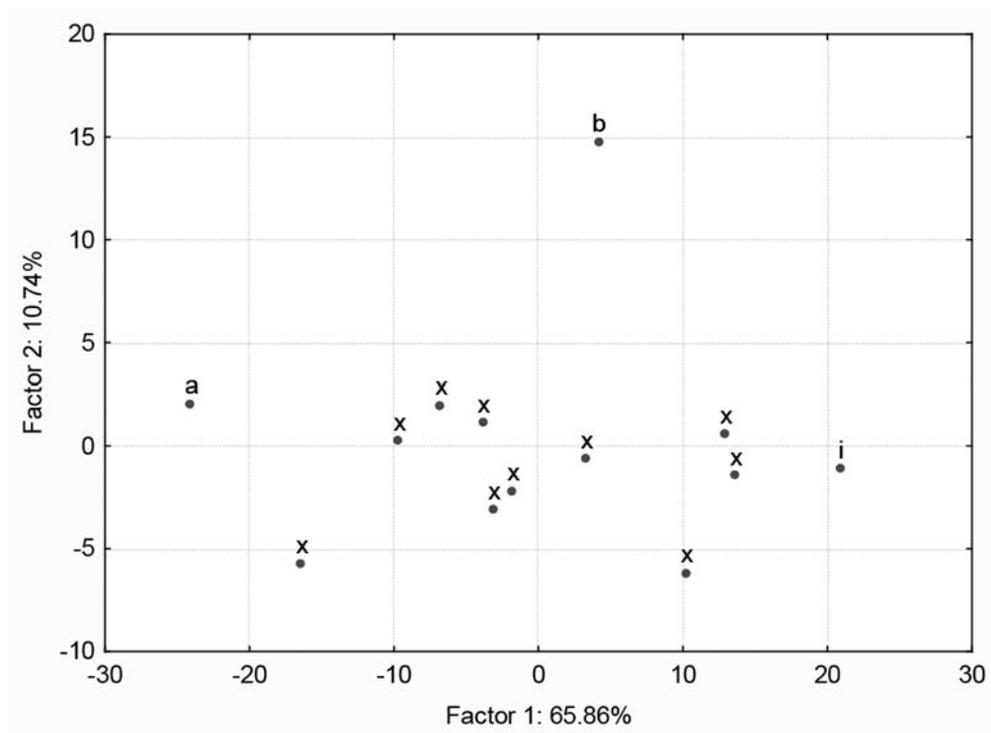


**Рисунок 8.** Результат анализа главных компонент для видов рода *Brunehaldia*: собственные значения (eigenvalues) матрицы ковариаций и процент дисперсии, объясняемый выделенными компонентами.

**Таблица 1.** Виды рода *Brunehaldia*: корреляции переменных с главными компонентами (нагрузки на компоненты). Нагрузки с абсолютными значениями  $> 0.6$  выделены звездочкой (\*).

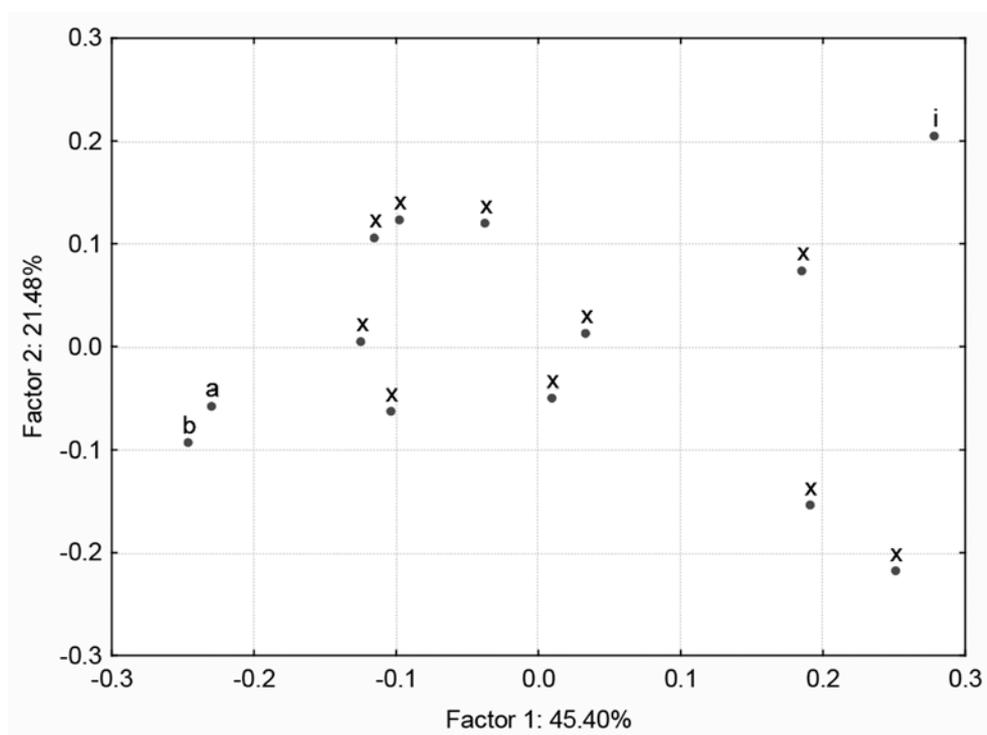
Переменная	Компонента 1	Компонента 2	Компонента 3
AW	-0.814*	-0.181	0.338
PW	-0.682*	-0.284	0.619*
SB	-0.576	-0.166	0.304
ASB	-0.622*	-0.403	-0.285
PSB	-0.049	-0.496	0.520
AP	-0.866*	-0.127	0.247
AM	-0.830*	0.160	0.208
AL	-0.741*	-0.371	-0.460
PL	-0.877*	0.089	-0.366
D <sub>min</sub>	-0.689*	-0.024	0.402
D <sub>max</sub>	-0.921*	0.350	0.057
Ip/10	-0.692*	-0.639*	0.081

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. 9).



**Рисунок 9.** Результат анализа главных компонент для видов рода *Brunehaldia*: распределение экземпляров по значениям первых двух компонент. а – голотип *Brunehaldia aegypti*, б – голотип *B. brunehaldi*, и – типовая серия *B. iranica* (центроид), х – 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. 10). 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 10.** Результат анализа главных компонент для видов рода *Brunehaldia* (с поправкой на размер): распределение экземпляров по значениям первых двух компонент. а – голотип *Brunehaldia aegypti*, b – 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***

Клещи-краснотелки из группы видов *Neotrombicula minuta* являются одними из обычных эктопаразитов грызунов в Центральной Азии и на Кавказе (Кудряшова, 1979, 1998). Виды в этой группе, как и в других группах видов из рода *Neotrombicula*, отличаются друг от друга незначительно, обнаруживая при этом существенную внутривидовую изменчивость (Стекольников, 1995). Всего к ней относят 14 видов, из которых один (*Neotrombicula scrupulosa* Kudryashova, 1993) распространен особенно широко (от Китая до Болгарии), а большинство остальных известны только из того места, где они были описаны (Stekolnikov, Klimov, 2010). Нами была изучена изменчивость этого вида на протяжении всего известного ареала. Были выделены три формы: равнинная азиатская, горная азиатская и кавказская, со следующим количеством экземпляров в выборках (общий объем измеренного материала – 244 личинки):

Равнинная азиатская форма (48 экз.): Монголия, Баянджаргалан (3); Сев.

Казахстан, р. Ишим (4); Сев. Казахстан, оз. Имантау (7); Сев. Казахстан, Алгабас (4); Башкирия, Уфа (15); Алтайский край, Уксунай (4); Алтайский край, Новотараба (3); Алтайский край, Еронда (2); Алтайский край, Новая Барда (4); Алтайский край, Бабий Лог (2).

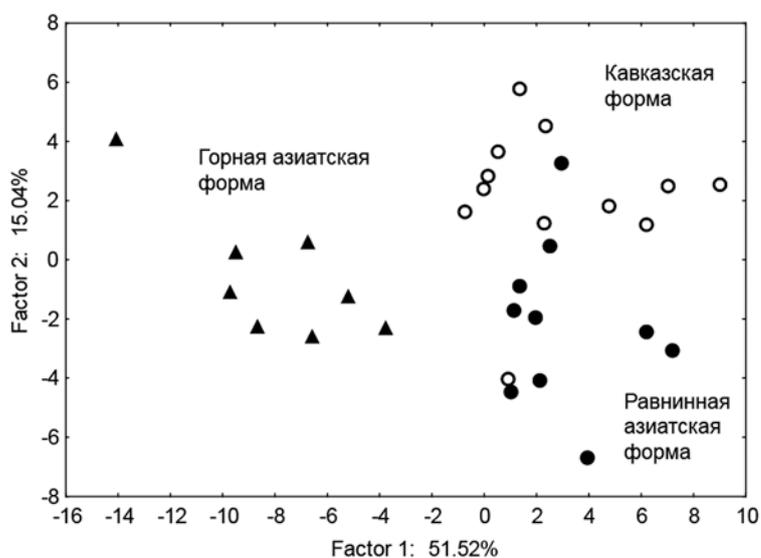
Горная азиатская форма (82 экз.): Юж. Казахстан, Алма-Ата (9); Вост. Казахстан, горы Саур (8); Кыргызстан, Орто-Сырт (11); Кыргызстан, Семиз-Бель (6); Кыргызстан, Аламединское ущ. (3); Алтай, Кош-Агач (15); Тува, Алдыы-Шынаа (15); Тува, р. Барлык (15).

Кавказская форма (114 экз.): Сев. Турция, гора Марсис (15); Армения, Агарцин (6); Адыгея, Гузерипль (17); Карачаево-Черкессия, Теберда (6); Карачаево-Черкессия, р. Бадук (15); Кабардино-Балкария, Безенги (20); Северная Осетия, Бурон (5); Дагестан, Мазада (5); Дагестан, Ашильта (6); Дагестан, Куруш (17); Дагестан, Тлох (1); Дагестан, Хнов (1).

При морфометрическом анализе использовались следующие 17 переменных: AW, PW, SB, ASB, PSB, P-PL, AP, AM, AL, PL, H,  $D_{\min}$ ,  $D_{\max}$ ,  $D_{1-4}$  (число плечевых щетинок + число дорсальных щетинок идиосомы в первых 4-х рядах), VC (число всех остальных щетинок идиосомы, кроме стернальных), TaIII и dmt. Длина лапки ног III (TaIII) в данном случае использовалась вместо всех остальных показателей длины ног (pa, pm, pp и Ip), чтобы размах изменчивости всех переменных был примерно одного порядка. Показатели  $D_{1-4}$  и VC использовались вместо стандартных признаков DS (число плечевых и дорсальных щетинок идиосомы) и VS (число вентральных щетинок идиосомы), поскольку граница между 4-м и 5-м рядами дорсальных щетинок у *N. scrupulosa* (как и у других видов группы *minuta*) является намного более четкой, чем граница между дорсальными и вентральными щетинками идиосомы. Соответственно,  $D_{1-4}$  и VC являются менее субъективными показателями и вносят меньше искажений в картину изменчивости. Показатель dmt (расстояние от основания лапки ног III до основания mastitarsala) в нашей практике не измерялся, а вычислялся, как произведение индекса m-t и длины лапки ног III, поскольку ранее мы включали в исходные данные только m-t (вычисленный с 3 десятичными знаками).

Анализ главных компонент (на основе ковариаций) для центроидов перечисленных выше выборок 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 географическим формам (рис. 11): большинство выборок горной азиатской формы образует обособленный кластер, а области распределения выборок равнинной азиатской и кавказской форм пересекаются достаточно слабо (только выборка из Армении и одна выборка из Алтайского края расположены в пределах «чужого» кластера).



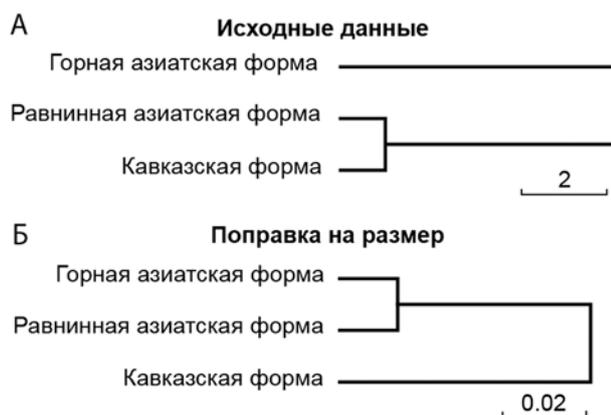
**Рисунок 11.** Географическая изменчивость *Neotrombicula scrupulosa* по результатам анализа главных компонент.

Результаты анализа главных компонент показывают также, что вклад «размера» во внутривидовую морфометрическую изменчивость *Neotrombicula scrupulosa* достаточно велик. Первая компонента, интерпретирующаяся в качестве «размера», объясняет более 50 % общей дисперсии, причем нагрузки 10 из 17 переменных на эту компоненту превышают 0.6 (табл. 2).

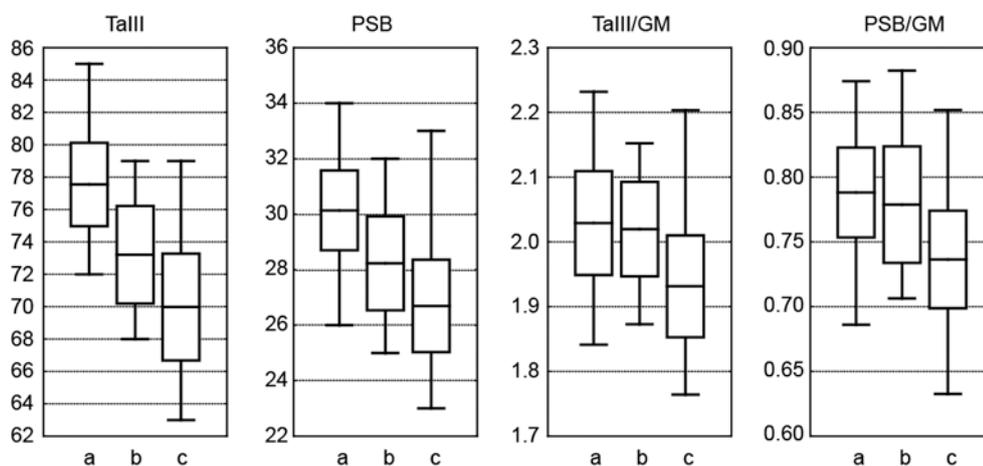
**Таблица 2.** *Neotrombicula scrupulosa*: корреляции переменных с главными компонентами (нагрузки на компоненты). Нагрузки с абсолютными значениями  $> 0.6$  выделены звездочкой (\*).

Переменная	Компонента 1	Компонента 2
AW	-0.738*	0.298
PW	-0.823*	0.395
SB	-0.713*	0.315
ASB	-0.437	0.357
PSB	-0.725*	-0.351
P-PL	-0.440	-0.082
AP	-0.870*	-0.068
AM	-0.546	0.537
AL	-0.551	0.485
PL	-0.834*	0.197
H	-0.833*	0.028
D <sub>min</sub>	-0.832*	0.072
D <sub>max</sub>	-0.749*	0.295
D <sub>1-4</sub>	-0.297	0.443
VC	-0.535	-0.286
TaIII	-0.798*	-0.555
dmt	-0.134	-0.219

По результатам кластерного анализа равнинная азиатская и кавказская формы оказываются близкими друг к другу и удаленными от горной азиатской формы (рис. 12, 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 уже образуют кластер обе азиатские формы, противостоящие кавказской (рис. 12, Б).



**Рисунок 12.** Группировка географических форм *Neotrombicula scrupulosa*. Результаты кластерного анализа (эвклидовы расстояния, метод одиночной связи).



**Рисунок 13.** Основные диагностические признаки географических форм *Neotrombicula scrupulosa*. Интервалы значений и среднее  $\pm$  стандартное отклонение. а – горная азиатская форма, b – равнинная азиатская форма, с – кавказская форма, GM – геометрическое среднее всех 17 переменных.

Таким образом, различия между азиатскими формами оказываются, главным образом, размерными – горная форма включает более крупных особей, чем равнинная – в то время как 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 (TaIII) и расстояния от уровня сенсилл до заднего края щита (PSB) (рис. 13). Так как это различие является не слишком большим 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 явный пример экогеографической изменчивости (которая будет подробнее рассмотрена на других примерах): 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

Разные авторы неоднократно отмечали связь морфологии краснотелок с климатом в местах обитания. Так, личинки тромбикулид из разных родов, обитающие в пустынях, отличаются мелкими размерами, короткими ногами, наличием уплощенных или укороченных щетинок идиосомы и уменьшением размера или полной редукцией некоторых специализированных щетинок на ногах (Loomis, 1970, 1973). Автор этих наблюдений предполагал, что все такие особенности адаптивны и служат для уменьшения потери влаги. Известно, кроме того, что представители одного и того же вида краснотелок, собранные на большей высоте, оказываются в среднем крупнее. Так, например, у *Leptotrombidium raropinne* (Schluger, 1957): «При SD = 40-45 и AP = 22-23 Ip всегда менее 800. При SD = 43-49 и AP = 24-29 Ip всегда более 800. Первое сочетание характерно для особей с Гиссарского хр., обитающих на высоте 1100-2300 м над ур. м. (горный лесной и субальпийский пояс). Второе сочетание характерно для особей из Западного Пакистана и окрестностей оз. Искандер-Куль в Таджикистане (3900 м над ур. м.)» (Кудряшова, 1988, с. 61).

Этот эффект является вариантом так называемого «правила Бергмана», которое отмечалось у множества животных из разных типов, в частности, млекопитающих, моллюсков и членистоногих – корреляция размера с холодностью климата, наблюдающаяся при сравнении материалов одного вида с разных широт или высот над уровнем моря. Значительный объем данных, накопленный по этой теме еще в середине 20 века, демонстрируется тем обстоятельством, что Майр (1968) приводит даже не примеры наиболее выдающихся работ по «экогеографическим закономерностям», а список основных сводок. Некоторые результаты такого рода были получены и для клещей. Так, корреляция размерных показателей с широтой была выявлена у личинок иксодовых клещей из рода *Haemaphysalis* на материале из Северной Америки (Thomas, 1968), а у некоторых

гамазовых клещей – на материале из Сибири (Богданов, 1980; Давыдова, 1982). Недавно корреляция размера с высотой была выявлена у самок четырехногого клеща *Abacarus panticis* (Eriophyidae) на Тайване (Kuo et al., 2013).

Возможные причины бергмановской изменчивости у эктотермных организмов подробно рассмотрены в обзоре Винарского (2013). Достаточно влиятельны как гипотезы о преимущественно адаптивной природе этого явления, так и его объяснения прямым воздействием температуры на рост и развитие. Как показали лабораторные эксперименты, у эктотермных организмов при повышении температуры скорость развития, как правило, увеличивается сильнее скорости роста, в результате чего определенные стадии зрелости достигаются при меньшем размере (Мина, Клевезаль, 1976). Существуют также попытки объяснить бергмановские клины у эктотермов правилом Ренша, согласно которому максимальные размеры достигаются организмом в области температурного оптимума (Терентьев, 1970). Очевидно что, как и многие другие эмпирические закономерности, правило Бергмана является суммарным эффектом множества факторов, действующих в разных направлениях, набор которых различен в разных группах животных. Неудивительно поэтому, что в ряде случаев наблюдается «обратное правило Бергмана», при котором размер животного в более холодном климате, наоборот, уменьшается (Blanckenhorn, Demont, 2004). В частности, в разных отрядах насекомых, согласно последним обзорам, чаще наблюдается именно такая закономерность (Винарский, 2013).

Что касается клещей-краснотелок, то в качестве причины описанных ниже корреляций размера личинок с высотой над уровнем моря нам наиболее вероятным представляется прямое воздействие температуры на скорость роста и развития долгоживущих постларвальных фаз тромбикулид, которое только опосредованно сказывается на размере личинок (более крупные взрослые особи откладывают более крупные яйца, из которых получаются более крупные личинки). К сожалению, лабораторные эксперименты по воздействию абиотических факторов на тромбикулид немногочисленны (Шатров, 1992). До настоящего времени были получены данные только о влиянии температуры на сроки развития и влажности – на выживаемость краснотелок (Hsu, Chen, 1960; Kulkarni, 1988).

Отметим, что для констатации наличия в каком-либо случае бергмановской

или противобергмановской клины сравнения выборок по отдельным промерам недостаточно, поскольку даже однонаправленное варьирование нескольких переменных (увеличение или уменьшение значений) может сопровождаться изменением пропорций, т.е. формы, а не только общего размера. Необходимо пользоваться каким-либо интегральным показателем. В нашей практике их применялось два: первый фактор в анализе главных компонент и геометрическое среднее всех промеров.

Безусловно, высота над уровнем моря не всегда оказывается главным фактором, влияющим на климат, даже в пределах одной горной системы. Например, дно горного ущелья, окруженного высокими отрогами, может располагаться на меньшей абсолютной высоте, чем вершины в близлежащих предгорьях, и, тем не менее, обладать более «высокогорным» климатом по сравнению с ними. Таким образом, при исследовании экогеографических закономерностей большее значение может иметь не высота места сбора как такового, а общий характер окружающего ландшафта.

Ниже будут приведены, прежде всего, наиболее показательные примеры, демонстрирующие линейную зависимость между размером и высотой места сбора над уровнем моря. На достаточно большом материале в разных таксонах клещей-красотелок нами были обнаружены как бергмановские, так и противобергмановские клины. Будут также описаны случаи корреляции размера с общим характером ландшафта и результаты сравнения двух или нескольких выборок, подобно упомянутому наблюдению Кудряшовой.

Закономерности, аналогичные правилу Бергмана, могут быть выявлены и при сравнении разных видов красотелок. Так, например, наиболее северный из евроазиатских видов красотелок, *Neotrombicula uliginosa* Kudryashova, 1998, обнаруженный в Заполярье, на Кольском полуострове, является одним из наиболее крупных видов *Neotrombicula*. Точно так же наиболее южный из известных видов красотелок, *Proschoengastia antarctica* Stekolnikov et González-Acuña, 2015, описанный с острова Наварино (архипелаг Огненная Земля), находящемся на расстоянии около 1000 км от Антарктиды, вместе с тем оказывается крупнейшим чилийским видом. Из их числа он сравним по размеру только с *Whartonacarus chaetosa* (Brennan and Jones, 1961), но превосходит его по длине (и, соответственно,

площади) щита, по длине щетинок идиосомы, а также по толщине ног.

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

*Neotrombicula sympatrica* Stekolnikov, 2001 – это вид из группы *talmiensis*, распространенной от Дальнего Востока до Западной Европы. Номинативный вид группы упоминался (как “*Trombicula talmini* sp. n.”) в первой же работе, посвященной разнообразию тромбикулид на территории СССР (Шлугер, 1947). Он был обнаружен при обработке сборов из окрестностей озера Тальми в Южном Приморье. Описание, в форме набора признаков определительной таблицы, было дано через несколько лет (Шлугер, 1955), причем вид получил название *Trombicula talmiensis* Schluger, 1955. Позже, в соответствии с изменением общих представлений о классификации краснотелок, этот вид был помещен сначала в подрод, а затем в род *Neotrombicula* (Daniel, 1959; Шлугер, 1962). Было опубликовано множество сообщений о находках *N. talmiensis* на территории, простирающейся от Сахалина до Западной Европы (Кудряшова, 1979).

С самого начала изучения *N. talmiensis* возникла проблема, связанная с его морфологической изменчивостью. Кардос, в своем исследовании по систематике *Neotrombicula* из Кореи (Kardos, 1961), сообщает о значительной вариабельности стандартных промеров у этого вида (например, SD = 53-63, AM = 42-53, PL = 58-71) и числа щетинок идиосомы в 1-м спинном ряду (6-10) и во втором спинном ряду (6-8). Даже такие важные диагностические признаки, как опушенность галеальной щетинки и щетинок голени пальп, обнаружили некоторую изменчивость: по данным Кардоса, у 3 % экземпляров обе галеальные щетинки оказались гладкими, у 5 % гладкими были обе дорсальные, и у 1 % – латеральные щетинки голени пальп (согласно первоописанию, все эти щетинки должны быть ветвистыми).

Позже Шлугер и Высоцкая (1970) описали подвид *Neotrombicula talmiensis carpathicum* Schluger et Vysotzkaja, 1970 из Закарпатской обл. Украины. Проведенная нами ревизия (Стекольников, 1996), основанная как на ранее изученном другими авторами, так и на собственном материале, выявила наличие в Западном Закавказье еще одного вида, который был нами ошибочно определен как *Neotrombicula pilosa* (Feider, 1948), а впоследствии описан в качестве

самостоятельного вида *Neotrombicula pontica* Stekolnikov, 2001. Ранг карпатского подвида был повышен до вида (*Neotrombicula carpathica*); к нему была отнесена часть западнокавказского материала, а также сборы из Армении и Тувы.

Следующая ревизия (Стекольников, 2001б) была основана на существенно более обширном материале. В дополнение к примерно 200 экз., вошедшим в ревизию 1996 г., было промерено еще около тысячи, в том числе собранных нами в Турции, на Кавказе и в Киргизии. В итоге результаты предыдущей работы были полностью пересмотрены. Закавказские, дагестанские, малоазиатские, киргизские и тувинские представители группы *talmiensis* были описаны в качестве самостоятельного вида *Neotrombicula sympatrica*. На Западном Кавказе ареал этого вида пересекается с ареалом *N. carpathica*, распространенного на Кавказе к северу от Главного хребта, а также в Карпатах.

Все виды группы *talmiensis* отличаются друг от друга только количественными признаками и их точное определение возможно лишь с использованием дискриминантных функций (Стекольников, 2001б). Так, *N. pontica* отличается от *N. carpathica* большим числом щетинок идиосомы (NDV = 75-99 против 63-77), более короткими ногами (Ip = 782-847 против 844-920, TaIII = 67-74 против 70-80), меньшим m-t (0.180 против 0.192), а также в среднем немного меньшим размером щита (PW = 92 против 95, ASB = 31 против 33) и немного большими средними значениями длин некоторых щетинок (AM = 54 против 51, H = 64 против 62, D<sub>min</sub> = 47 против 43, D<sub>max</sub> = 63 против 59).

*Neotrombicula sympatrica* отличается от *N. carpathica* более длинными щетинками щита и идиосомы (PL = 67-78 против 57-69, H = 65-75 против 57-68, D<sub>min</sub> = 43-52 против 39-48, D<sub>max</sub> = 61-70 против 54-64), более длинными ногами (Ip = 892-973 против 844-920, TaIII = 77-86 против 70-80) и меньшим m-t (0.168 против 0.192).

Большой и разнообразный материал по *N. sympatrica* позволяет получить достаточно демонстративные данные о связи размерных показателей этого вида с физико-географическими параметрами, а именно с высотой над уровнем моря (Стекольников, 2002). Для исследования нами были использованы только кавказские, турецкие и армянские материалы (рис. 14): тувинские и киргизские были отложены, чтобы исключить вероятное влияние на результат различий между

популяциями из столь удаленных частей ареала этого весьма переменного вида.



**Рисунок 14.** Места сбора *Neotrombicula sympatrica* на Кавказе и в Закавказье.

Общее число промеренных экземпляров из этих мест сбора составило 286; все они были собраны в горах, на высоте приблизительно от 150 до 2000 м (табл. 3). Все материалы собраны нами и хранятся в коллекции ЗИН, кроме выборки из Армении (коллектор Мартиросян, 1962 г.), хранящейся в ЗММУ.

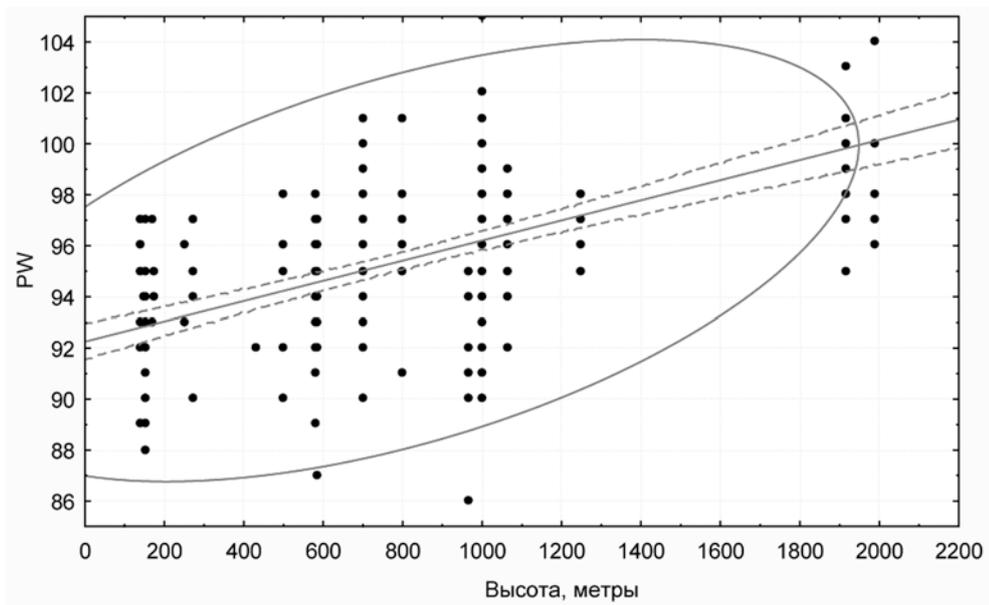
**Таблица 3.** Материал по *Neotrombicula sympatrica*: промеренные экземпляры с Западного Кавказа (Краснодарский край) и из Закавказья (Турция, Армения). Коллекторы: Мартиросян (материал из Лчашена) и А.А. Стекольников (остальные выборки). Выборки расположены в порядке увеличения высоты над уровнем моря.

Место сбора	Дата сбора	Координаты	Высота, Число	
			м	экз.
р. Малая Собачка	24.08.2000	44° 26' 16" N, 39° 07' 24" E	143	12
Горячий Ключ	23.08.2000	44° 35' 44" N, 39° 05' 59" E	150	1
Анастасиевка	23.08.1994	44° 10' 42" N, 39° 17' 44" E	153	18
Пластунка, р. Сочи	05.09.2000	43° 42' 28" N, 39° 47' 08" E	156	15
г. Собер-Баш	24.08.1995	44° 41' 42" N, 38° 31' 44" E	170	2
станция Чинары	26.08.2000	44° 22' 47" N, 39° 11' 31" E	175	2
Марьино, 30-й км	19.08.2000	43° 56' 12" N, 39° 30' 40" E	253	2
Пшада	23.08.1995	44° 39' 39" N, 38° 27' 57" E	275	5
Алтубинал	29.08.1995	44° 10' 19" N, 39° 30' 35" E	434	1
Турция, Ризе, долина Абу	29.06.1998	41° 12' 54" N, 41° 18' 11" E	500	8
г. Стагоки	18.08.2000	43° 58' 27" N, 39° 34' 55" E	584	15
кордон Лаура	19-29.07.1994	43° 41' 51" N, 40° 16' 12" E	585	13
кордон Ачипсе	21.07.1994	43° 43' 46" N, 40° 14' 40" E	700	50
г. Шесси	27.08.1995	44° 08' 11" N, 39° 32' 10" E	800	6
хр. Прохладный	07.09.2000	43° 44' 51" N, 39° 50' 08" E	968	12
Красная Поляна, приют Ачишхо	01.09.2000	43° 42' 39" N, 40° 10' 40" E	1000	7
хр. Аибга, зап. склон	13.08.1994	43° 40' 03" N, 40° 13' 47" E	1000	18
хр. Аибга, водопад	14.08.1994	43° 40' 03" N, 40° 13' 47" E	1000	19
хр. Аибга, зап. склон, лес	14.08.1994	43° 40' 03" N, 40° 13' 47" E	1000	10
г. Семашхо	22.08.1994	44° 12' 19" N, 39° 18' 44" E	1000	24
р. Пшеха	11.08.2000	44° 02' 17" N, 39° 50' 07" E	1065	16
г. Аутль	16.08.2000	43° 56' 47" N, 39° 43' 05" E	1251	8
Армения, Лчашен	10.07.1962	40° 30' 59" N, 44° 56' 13" E	1918	10
массив Фишт-Оштен,	30.08.1994	44° 00' 29" N, 39° 54' 10" E	1990	12
оз. Псенодах				
Всего экз.:				286

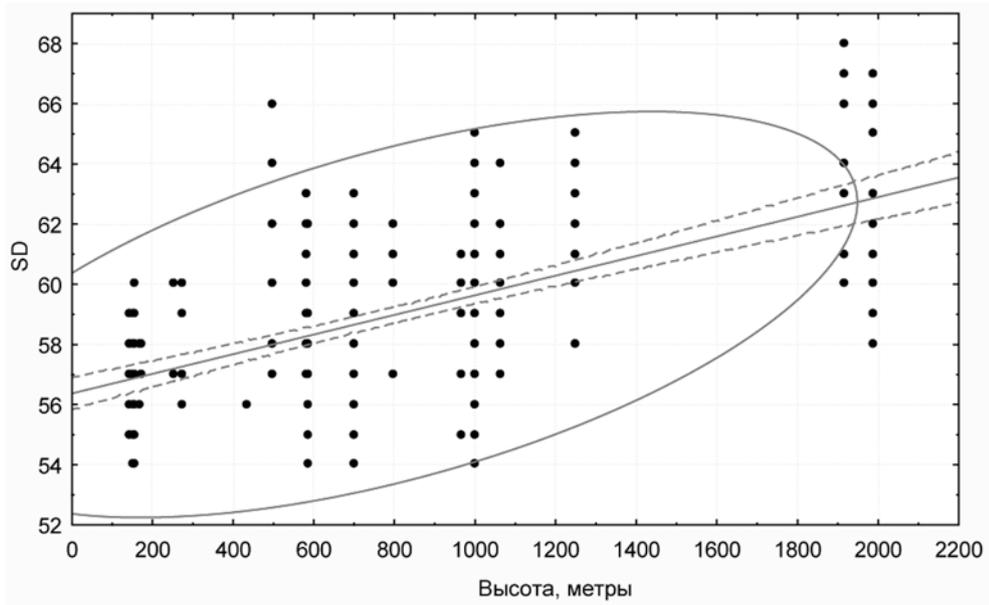
Из числа отдельных промеров наиболее четко увеличивались с высотой ширина щита (PW) и его длина (SD) (рис. 15, 16). Достаточно убедительно выглядит и график зависимости общего размера от высоты (рис. 17). Общий размер каждого экземпляра вычислялся как геометрическое среднее всех промеров, по формуле:

$$GM = \text{Exp}((\log(AW) + \log(PW) + \log(SB) + \log(ASB) + \log(PSB) + \log(P-PL) + \log(AP) + \log(AM) + \log(AL) + \log(PL) + \log(H) + \log(D_{\min}) + \log(D_{\max}) + \log(pa/10) + \log(pm/10) + \log(pp/10) + \log(DS) + \log(VS) + \log(TaПЛ) + \log(dmt))/20).$$

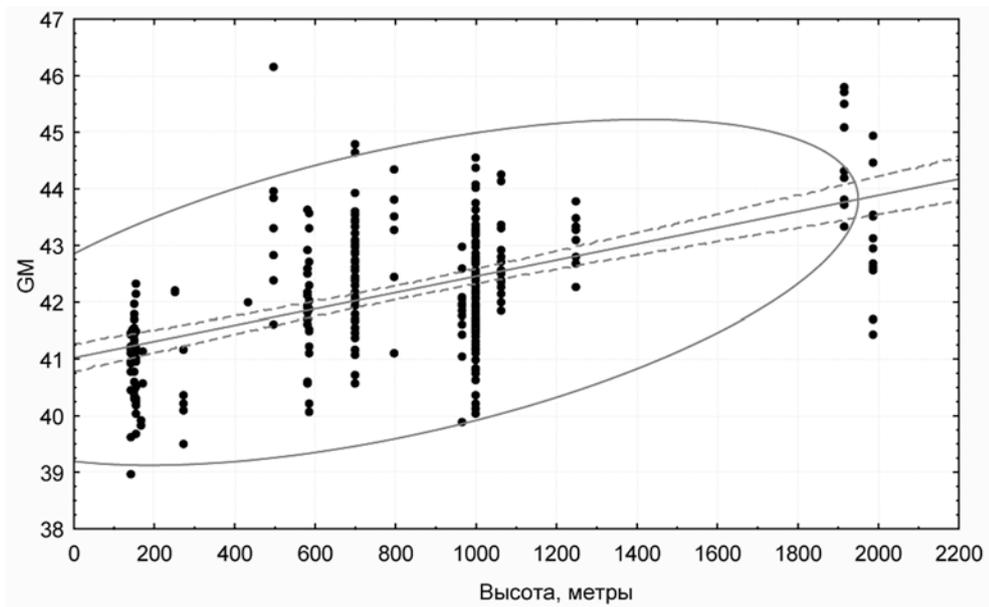
Длины ног были поделены на 10 с целью приблизить порядок величины этих показателей к остальным промерам.



**Рисунок 15.** Связь ширины щита с высотой у *Neotrombicula sympatrica* на Кавказе и в Закавказье. Линия регрессии, ее 95 % доверительный интервал и 95 % эллипс для предсказанного интервала. Уравнение регрессии:  $y = 92.2512 + 0.004 \cdot x$ ; коэффициент корреляции:  $r = 0.5220$ ,  $p = 0.0000$ ; коэффициент детерминации:  $r^2 = 0.2725$ .

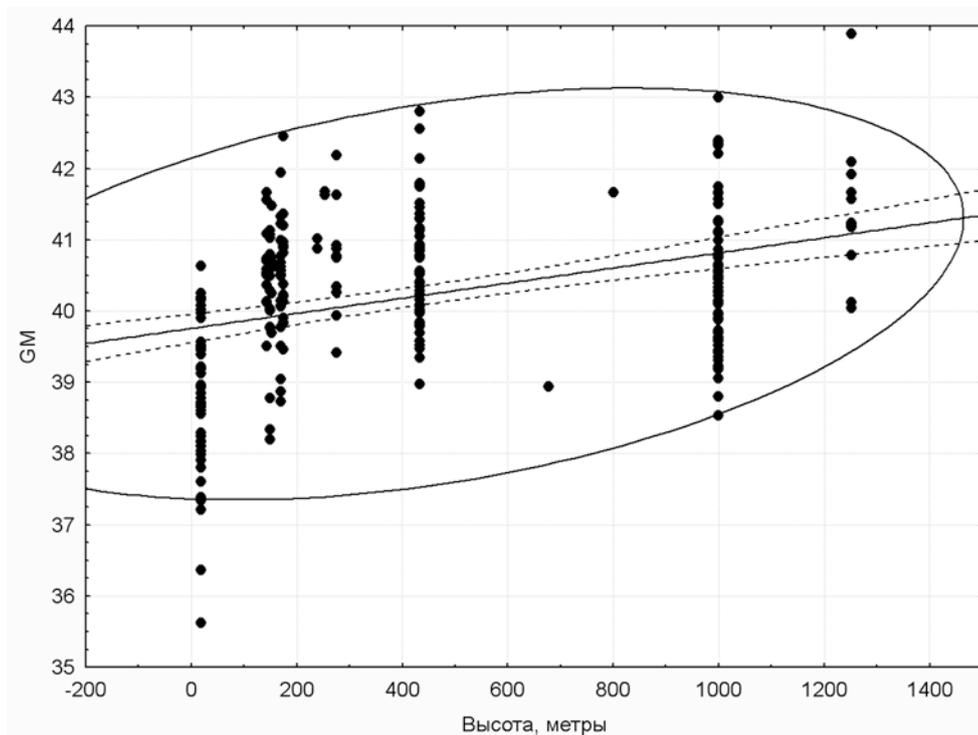


**Рисунок 16.** Связь длины щита с высотой у *Neotrombicula sympatrica* на Кавказе и в Закавказье. Линия регрессии, ее 95 % доверительный интервал и 95 % эллипс для предсказанного интервала. Уравнение регрессии:  $y = 56.3707 + 0.0033 \cdot x$ ; коэффициент корреляции:  $r = 0.5536$ ,  $p = 0.0000$ ; коэффициент детерминации:  $r^2 = 0.3065$ .



**Рисунок 17.** Связь общего размера с высотой у *Neotrombicula sympatrica* на Кавказе и в Закавказье. Линия регрессии, ее 95 % доверительный интервал и 95 % эллипс для предсказанного интервала. Уравнение регрессии:  $y = 41.023 + 0.0014 \cdot x$ ; коэффициент корреляции:  $r = 0.5370$ ,  $p = 0.0000$ ; коэффициент детерминации:  $r^2 = 0.2884$ .

Таким образом, можно считать доказанным фактом наличие высотной бергмановской клины в западной части ареала *Neotrombicula sympatrica*.



**Рисунок 18.** Связь общего размера с высотой у западнокавказского вида *Neotrombicula pontica*. Линия регрессии, ее 95 % доверительный интервал и 95 % эллипс для предсказанного интервала. Уравнение регрессии:  $y = 39.7562 + 0.0011 \cdot x$ ; коэффициент корреляции:  $r = 0.3694$ ,  $p = 0.0000$ ; коэффициент детерминации:  $r^2 = 0.1364$ .

Несмотря на значительно меньший интервал высот, в которых найден *N. pontica*, у него также обнаруживается корреляция общего размера с высотой, хотя и небольшая (рис. 18). Все места сбора *N. pontica* относятся к Краснодарскому краю: этот вид отмечался всегда вместе с *N. sympatrica*, за исключением крупной выборки из Краснодара (18 м над ур. моря) и 2 экз. из локалитета южнее Майкопа (240 м).

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

Вид *Hirsutiella steineri* (Керка, 1966) относится к небольшому и достаточно однообразному роду клещей-краснотелок, распространенному только в Западной Палеарктике: от Испании до Казахстана и от Архангельской обл. до юга Турции. Представители *Hirsutiella* часто отмечаются как доминирующие по встречаемости и численности тромбикулиды, например, в средней и северо-западной частях России. В Европе они служат обычным объектом исследований по биологии,

экологии и анатомии краснотелок (Shatrov, 1997, 1998a, 1998b; Moniuszko et al., 2015, 2016). Род был ревизован нами (Стекольников, 2001в): в дополнение к 10 известным на тот момент видам позже был описан еще один (Imaz et al., 2006).

На Кавказе, в Закавказье и в Малой Азии известно 3 вида, отличающихся между собой только по морфометрическим признакам: *Hirsutiella alpina* Stekolnikov, 2001, *H. steineri* и *H. llogorensis* (Daniel, 1960). Можно заметить, что различия между ними примерно соответствуют бергмановской экогеографической закономерности: самый мелкий вид *H. llogorensis* оказывается в среднем более низкогорным. Он встречается на высотах от 0 до 2000 м, прежде всего в лесной зоне, в то время как *H. steineri* и *H. alpina* найдены на высоте от 455 до 2780 м и особенно характерны для альпики (Стекольников, 2001в).

Ранее нами исследовались корреляции отдельных промеров с высотой в пределах каждого из этих трех видов (Стекольников, 2003). Наилучшие возможности для этого предоставляет *H. steineri*, сборы которого образуют достаточно непрерывный ряд по высоте, в диапазоне от 455 м (подножие горы Бештау) до 2780 м (гора Большая Хатипара) (табл. 4, рис. 19). На этом материале были обнаружены достоверные положительные корреляции с высотой показателей ширины и длины щита, длины ног и длины некоторых щетинок (PL,  $D_{\min}$ ). Несмотря на попытки поставить эти результаты под сомнение (например, было выдвинуто предположение о том, что более мелкая «восточная» форма данного вида собиралась в среднем на меньших высотах, чем «западная» – и это привело к систематической ошибке), по крайней мере показатель ширины щита (PW) сохранял корреляцию с высотой в любом случае.

**Таблица 4.** Материал по *Hirsutiella steineri*: промеренные экземпляры. Коллекторы: И.В. Панова (Армения), С.Н. Рыбин (Северная Осетия), А.Б. Шатров (Дагестан) и А.А. Стекольников (остальной материал).

Место сбора	Дата сбора	Координаты	Высота,	Число
			м	экз.
<b>Турция</b>				
оз. Авлан	24.04.2009	36° 34' 47" N, 29° 59' 15" E	1300	2
г. Кызларсивриси	26.04.2009	36° 34' 52" N, 30° 03' 17" E	2135	5
г. Каранфиль	04.05.2009	37° 39' 21" N, 35° 06' 02" E	1678	1

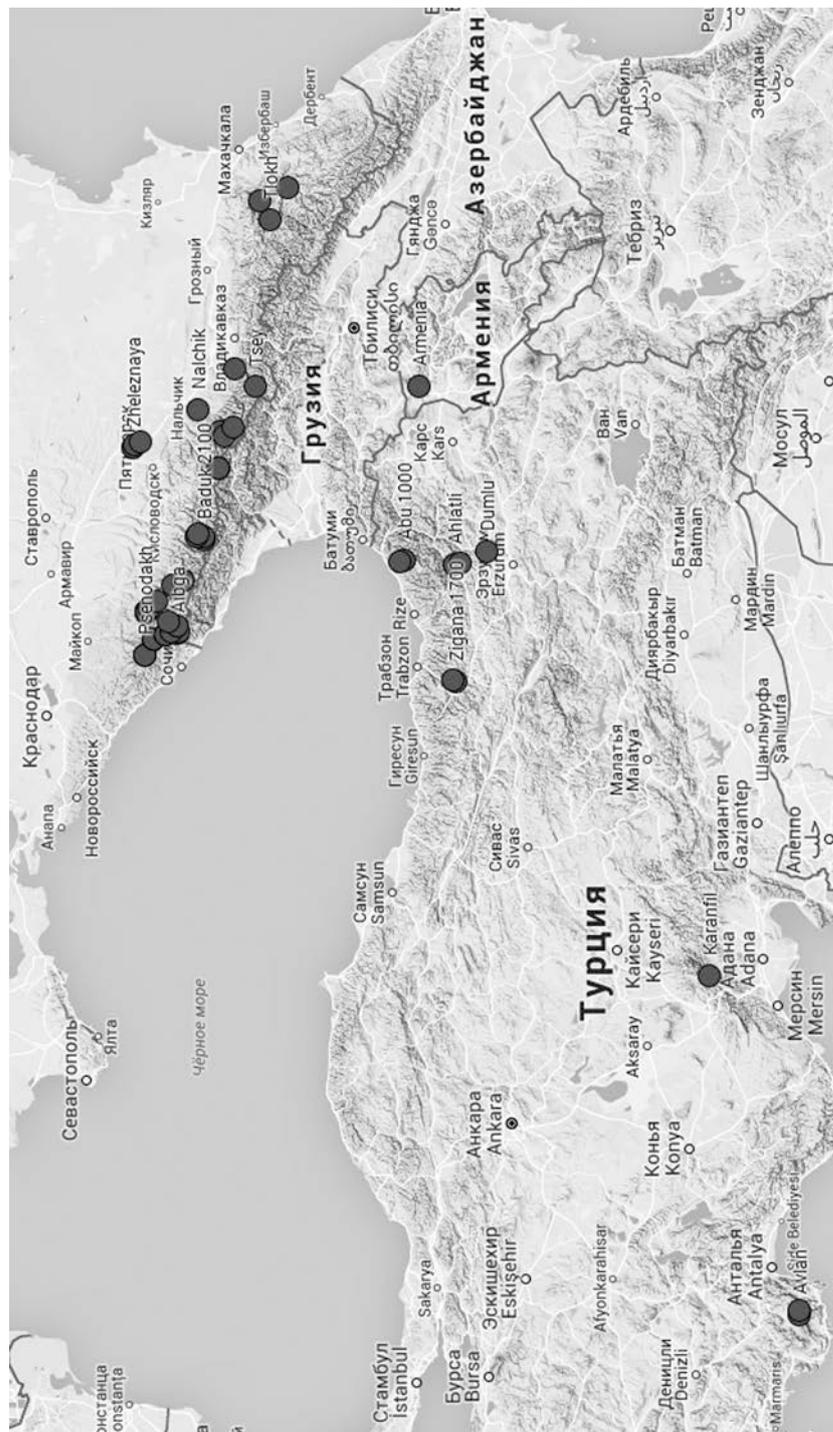
*Продолжение таблицы*

Uğurtaş	12.06.1998	40° 35' 14" N, 39° 30' 11" E	1750	2
хр. Зигана	11.06.1998	40° 37' 00" N, 39° 31' 16" E	2500	12
Алатли	21.06.1998	40° 36' 04" N, 41° 16' 14" E	1800	2
горы Думлу	16.06.1998	40° 13' 16" N, 41° 27' 42" E	2300	2
хр. Месцит	19.06.1998	40° 32' 09" N, 41° 17' 43" E	2650	5
долина Абу	27-28.06.1998	41° 09' 56" N, 41° 20' 17" E	1000	3
долина Абу	29.06.1998	41° 12' 54" N, 41° 18' 11" E	500	2
<b>Армения</b>				
Мусаэлян	21.06.1980	40° 59' 29" N, 43° 56' 22" E	2054	2
<b>Краснодарский край</b>				
оз. Псенодах	30.08.1994	44° 00' 38" N, 39° 53' 55" E	1965	2
оз. Псенодах	30.08.1994	44° 00' 29" N, 39° 54' 10" E	1990	21
г. Абаго	24.07.1991	43° 54' 34" N, 40° 08' 06" E	2080	2
г. Абаго	20.07.1991	43° 54' 35" N, 40° 08' 12" E	2150	1
г. Абаго	17-19.07.1991	43° 54' 36" N, 40° 08' 31" E	2300	11
г. Чугуш	24-26.07.1994	43° 46' 48" N, 40° 12' 27" E	2230	11
г. Чугуш	26.07.1994	43° 46' 47" N, 40° 13' 03" E	2600	1
хр. Аибга	13.08.1994	43° 40' 03" N, 40° 13' 47" E	1000	1
хр. Аибга	15.08.1994	43° 38' 60" N, 40° 14' 45" E	2000	2
кордон Ачипсе	21.07.1994	43° 43' 46" N, 40° 14' 40" E	700	1
р. Пслух	31.07.1994	43° 39' 49" N, 40° 20' 54" E	800	1
лагерь Холодный	05.08.1994	43° 45' 29" N, 40° 25' 02" E	1750	15
г. Сундуки	09-10.06.2002	43° 59' 16" N, 40° 32' 42" E	2100	4
г. Сундуки	12.06.2002	43° 59' 23" N, 40° 33' 20" E	1925	13
г. Сундуки	12.06.2002	43° 59' 44" N, 40° 33' 27" E	1700	1
г. Шапка	03.06.2002	43° 57' 59" N, 40° 35' 55" E	1930	14
3-я Рота	06.06.2002	43° 52' 50" N, 40° 42' 54" E	950	3
<b>Карачаево-Черкессия</b>				
г. Загедан	16.08.1995	43° 41' 20" N, 40° 55' 46" E	2550	8
г. Уруп	14-15.08.1995	43° 42' 11" N, 40° 57' 50" E	1940	12
Пхия	09.08.1995	43° 35' 36" N, 41° 01' 19" E	1770	5
р. Бадук	12.07.1997	43° 22' 36" N, 41° 38' 38" E	2110	2
р. Бадук	10.07.1997	43° 22' 51" N, 41° 40' 26" E	1800	6
г. Бол. Хатипара	17.07.1997	43° 26' 43" N, 41° 41' 22" E	2780	12

*Продолжение таблицы*

Теберда	08.07.1997	43° 26' 36" N, 41° 43' 44" E	1450	4
<b>Кабардино-Балкария</b>				
лагерь Джантуган	28.06.1996	43° 13' 00" N, 42° 42' 25" E	2400	5
лагерь Джантуган	27.06.1996	43° 12' 54" N, 42° 43' 02" E	2520	3
Безенги	13.06.1996	43° 11' 50" N, 43° 15' 25" E	1500	1
Безенги, 1-й кордон	16.06.1996	43° 09' 24" N, 43° 12' 12" E	1750	3
р. Черек Балкарский	26-30.05.1996	43° 02' 45" N, 43° 20' 21" E	1510	6
Нальчик	24.06.1996	43° 26' 20" N, 43° 35' 47" E	800	1
<b>Ставропольский край</b>				
Железноводск	08.06.1996	44° 08' 14" N, 43° 01' 47" E	750	1
г. Бештау	09.06.1996	44° 07' 13" N, 43° 04' 26" E	455	1
г. Машук	10.06.1996	44° 03' 18" N, 43° 06' 13" E	700	1
<b>Северная Осетия</b>				
Цей	13-15.06.1976	42° 48' 22" N, 43° 56' 55" E	1900	8
Алагир	18.04-8.05.1976	43° 01' 60" N, 44° 13' 00" E	625	19
<b>Дагестан</b>				
Тлох	03-05.07.1988	42° 38' 39" N, 46° 27' 25" E	1050	22
Ашильта	01.07.1988	42° 45' 25" N, 46° 44' 05" E	965	2
Мурада	15-18.07.1988	42° 27' 12" N, 46° 55' 31" E	1210	22
<b>Всего экз.:</b>				<b>286</b>

---



**Рисунок 19.** Места сбора *Hirsutiella steineri* на Кавказе, в Армении и Турции.

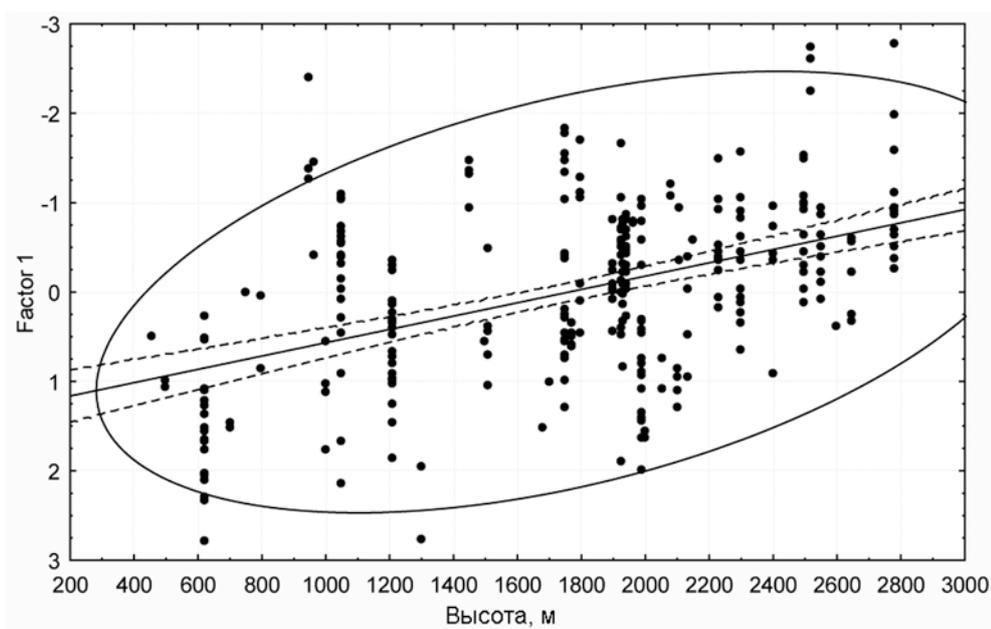
Исследование же связи с высотой общего размера, вместо отдельных промеров, дает достаточно демонстративный результат, показывающий, что, независимо от различий между географическими формами *H. steineri*, бергмановские высотные клины в его пределах вполне реальны. Согласно результатам анализа главных компонент, основанного на матрице ковариаций, первый фактор, объясняющий 45.52 % дисперсии, коррелирует, главным образом, с

показателями ширины щита (AW и PW), длиной заднебоковых щетинок щита (PL) и других щетинок идиосомы (PL, H,  $D_{\min}$  и  $D_{\max}$ ), а также с длиной ног (pa/10-TaIII) (табл. 5).

**Таблица 5.** *Hirsutiella steineri*: корреляции переменных с главными компонентами (нагрузки на компоненты). Нагрузки с абсолютными значениями  $> 0.6$  выделены звездочкой (\*).

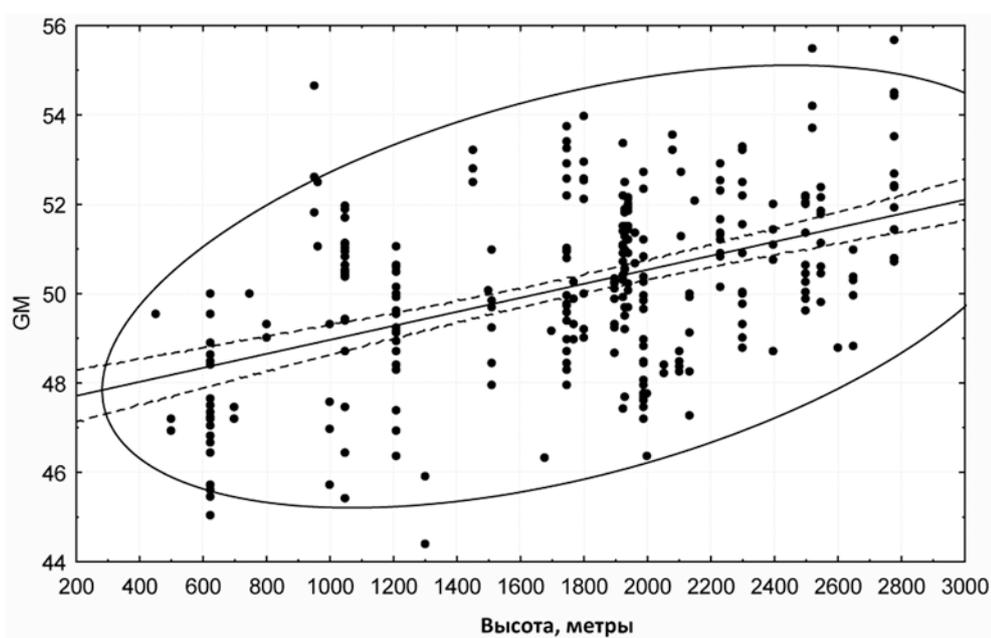
Переменная	Компонента 1	Компонента 2
AW	-0.727*	0.420
PW	-0.760*	0.599
SB	-0.523	0.296
ASB	-0.402	0.170
PSB	-0.447	0.358
P-PL	-0.343	0.387
AP	-0.398	0.096
AM	-0.513	0.081
AL	-0.568	-0.201
PL	-0.732*	-0.415
H	-0.832*	-0.290
$D_{\min}$	-0.681*	0.225
$D_{\max}$	-0.693*	-0.420
pa/10	-0.812*	0.072
pm/10	-0.806*	0.080
pp/10	-0.722*	0.007
TaIII	-0.670*	-0.377
dmt	-0.371	-0.103

Связь этого фактора с высотой невелика по значению, но достаточно достоверна (рис. 20).



**Рисунок 20.** Связь первой главной компоненты с высотой у *Hirsutiella steineri* на Кавказе, в Армении и Турции. Линия регрессии, ее 95 % доверительный интервал и 95 % эллипс для предсказанного интервала. Уравнение регрессии:  $y = 1.3121 - 0.0007 \cdot x$ ; коэффициент корреляции:  $r = -0.4463$ ,  $p = 0.0000$ ; коэффициент детерминации:  $r^2 = 0.1992$ .

Достаточно показателен и график связи с высотой общего размера (геометрического среднего всех промеров) (рис. 21). При вычислении этого показателя к набору переменных, использовавшихся в анализе главных компонент, были добавлены числа щетинок идиосомы (DS и VS).



**Рисунок 21.** Связь геометрического среднего всех промеров (GM) с высотой у *Hirsutiella*

*steineri* на Кавказе, в Армении и Турции. Линия регрессии, ее 95 % доверительный интервал и 95 % эллипс для предсказанного интервала. Уравнение регрессии:  $y = 47.3985 + 0.0016 \cdot x$ ; коэффициент корреляции:  $r = 0.4683$ ,  $p = 0.0000$ ; коэффициент детерминации:  $r^2 = 0.2193$ .

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

Центр разнообразия рода *Leptotrombidium* находится в Юго-Восточной Азии, где его виды являются одними из главных резервуаров и переносчиков возбудителей кустарникового тифа (Strickman, 2001). Этот крупнейший род краснотелок насчитывает 342 описанных вида, однако в Европе отмечено всего 11 (Stekolnikov, 2013), а в Малой Азии – 1 (Stekolnikov, Daniel, 2012). Достаточно большой и разнообразный материал, собранный нами на Кавказе и в Турции (дополненный сборами А.Б. Шатрова в Дагестане и С.Н. Рыбина в Северной Осетии, а также некоторым числом экземпляров из коллекции ЗММУ), позволил изучить внутривидовую изменчивость трех 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).

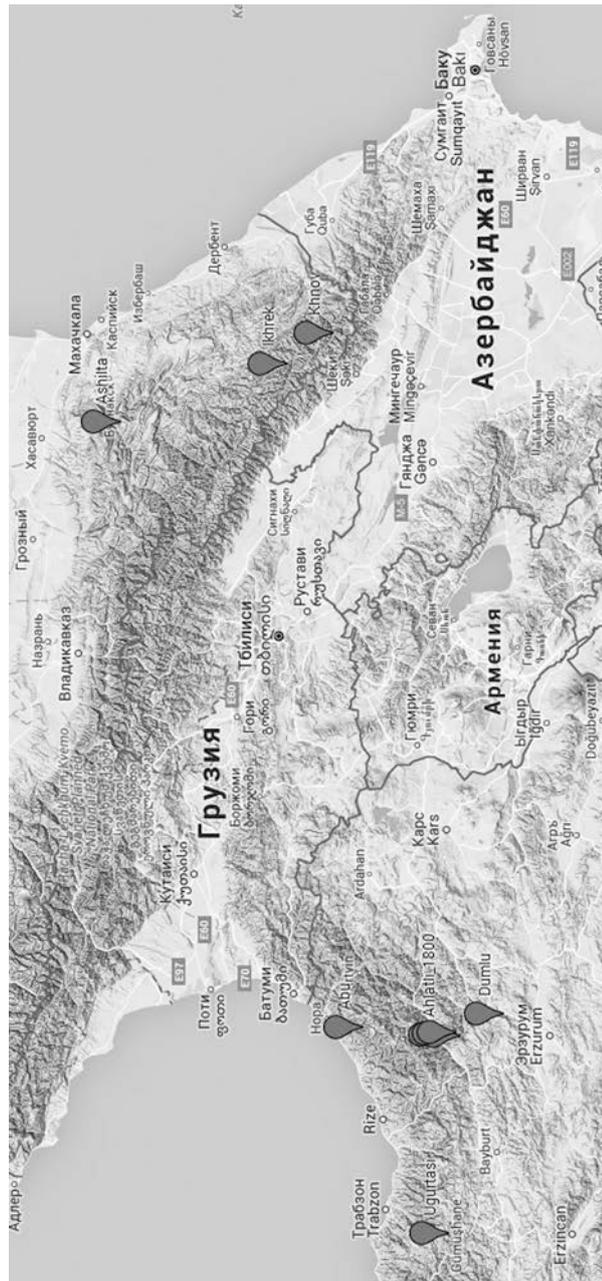
Число промеренных экземпляров *L. europaeum* составило 62 (табл. 6). Эти клещи были собраны в Турции и Дагестане (рис. 22), на высоте от 965 до 2650 м.

**Таблица 6.** Материал по *Leptotrombidium europaeum* из Турции и Дагестана: промеренные экземпляры. Коллекторы: А.А. Стекольников (Турция) и А.Б. Шатров (Дагестан).

Место сбора	Дата сбора	Координаты	Высота, м	Число экз.
<b>Турция</b>				
Uğurtaş	12.06.1998	40° 35' 14" N, 39° 30' 11" E	1750	9
горы Думлу	16.06.1998	40° 13' 16" N, 41° 27' 42" E	2300	4
Алатли	21.06.1998	40° 36' 04" N, 41° 16' 14" E	1800	1
Алатли	20.06.1998	40° 34' 15" N, 41° 17' 24" E	2030	1
долина Абу	27-28.06.1998	41° 09' 56" N, 41° 20' 17" E	1000	11
хр. Месцит	18.06.1998	40° 30' 54" N, 41° 15' 49" E	2100	2

## Продолжение таблицы

хр. Месцит	19.06.1998	40° 32' 09" N, 41° 17' 43" E	2650	6
<b>Дагестан</b>				
Ашильта	01.07.1988	42° 45' 25" N, 46° 44' 05" E	965	13
Хнов	21-22.06.1988	41° 21' 29" N, 47° 31' 36" E	1600	12
Ихрек	17.06.1988	41° 39' 45" N, 47° 15' 20" E	1600	3
<b>Всего экз.:</b>				<b>62</b>



**Рисунок 22.** Места сбора *Leptotrombidium europaicum* в Турции и Дагестане.

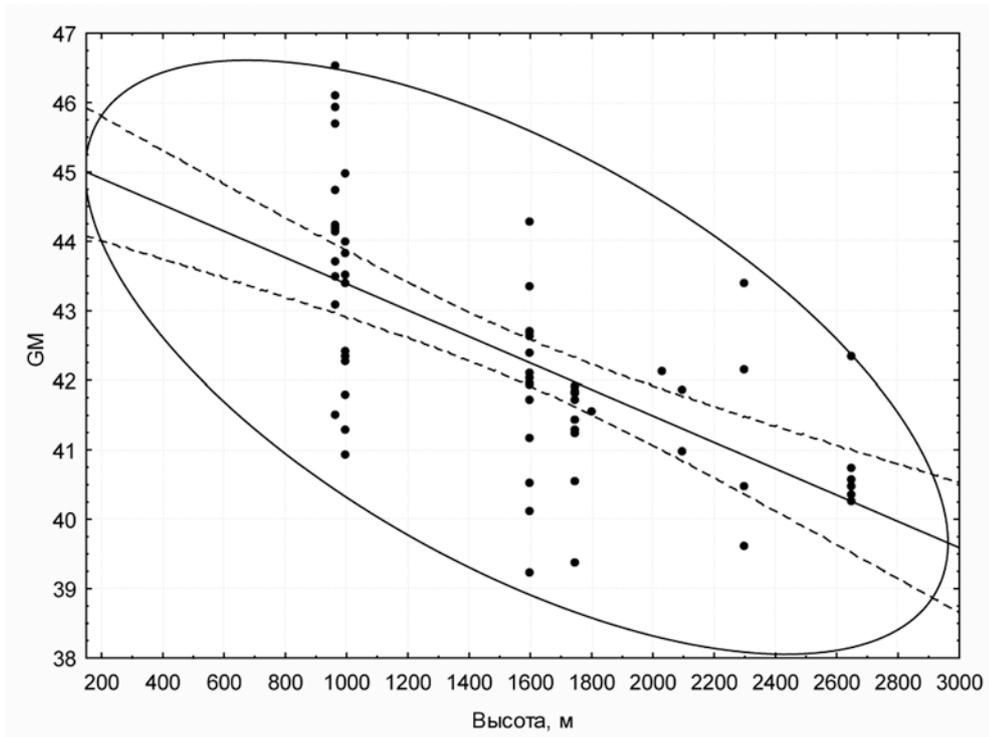
Первая главная компонента демонстрирует достаточно высокую долю

согласованной (размерной) изменчивости 17 промеров, включенных в модель: она объясняет 45.65 % дисперсии (вторая компонента – 21.69 %, третья – 8.11 % и т.д.), причем нагрузки на эту компоненту превышают 0.6 у 12 переменных, а у остальных 5 они не ниже 0.421 (табл. 7).

**Таблица 7.** *Leptotrombidium europaicum*: корреляции переменных с главными компонентами (нагрузки на компоненты). Нагрузки с абсолютными значениями > 0.6 выделены звездочкой (\*).

Переменная	Компонента 1	Компонента 2	Компонента 3
AW	0.729*	-0.299	0.367
PW	0.804*	-0.300	0.377
SB	0.592	-0.200	0.420
ASB	0.606*	-0.223	0.139
PSB	0.421	-0.239	0.079
P-PL	0.466	-0.162	0.088
AP	0.487	-0.338	0.025
AM	0.676*	0.438	0.339
AL	0.661*	-0.056	-0.047
PL	0.636*	0.641*	-0.189
H	0.776*	0.421	-0.222
D <sub>min</sub>	0.550	0.511	0.004
D <sub>max</sub>	0.710*	0.441	-0.311
pa/10	0.754*	-0.486	-0.066
pm/10	0.715*	-0.454	-0.146
pp/10	0.729*	-0.584	-0.241
TaIII	0.634*	-0.665*	-0.340

В отличие от рассмотренных ранее примеров связи размера с высотой над уровнем моря, в случае *L. europaicum* корреляция геометрического среднего 19 переменных (17 промеров, вошедших в модель анализа главных компонент, а также числа щетинок идиосомы – DS и VS) с высотой оказывается обратной (рис. 23). Это означает, что высокогорные экземпляры в среднем меньше низкогорных: у них меньше щит, короче ноги и щетинки.



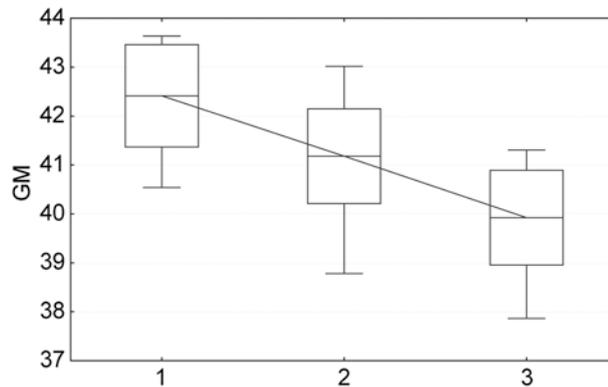
**Рисунок 23.** Связь геометрического среднего 19 промеров (GM) с высотой у *Leptotrombidium europaicum* в Дагестане и Турции. Линия регрессии, ее 95 % доверительный интервал и 95 % эллипс для предсказанного интервала. Уравнение регрессии:  $y = 45.2838 - 0.0019 \cdot x$ ; коэффициент корреляции:  $r = -0.6247$ ,  $p = 0.0000$ ; коэффициент детерминации:  $r^2 = 0.3902$ .

Характер изменчивости у *L. alanicum* оказывается иным. Несмотря на то, что этот вид был изучен на большем материале (226 промеренных экз., собранных в Краснодарском крае, Карачаево-Черкессии, Кабардино-Балкарии, Дагестане, Армении и Азербайджане, на высотах от 10 до 2203 м), он в целом не обнаруживает связи размера с высотой. Тем не менее, в дагестанском материале по этому виду была выявлена изменчивость, которую можно интерпретировать в качестве противобергмановской, как и у *L. europaicum*. Этот материал можно разделить на три группы: 1) Ашильта + Тлох, места сбора, относящиеся к долине р. Андийское Койсу; 2) Мурада + Мазада, из долины р. Аварское Койсу; 3) Ихрек + Хнов, долины притоков р. Самур (рис. 24).



**Рисунок 24.** Места сбора *Leptotrombidium alanicum* в Дагестане.

Сравнение показывает, что общий размер уменьшается от группы 1 к группе 3 (рис. 25). Отметим, что последовательность мест сбора для этого ряда выборок ориентирована с северо-запада на юго-восток, вдоль Главного Кавказского хребта. Кроме того, она совпадает с порядком расстояний от Главного хребта: Ашильта находится на максимальном, а Хнов – на минимальном расстоянии от последнего. Ашильта, Тлох и Мурада относятся к внутригорной природной зоне Дагестана, а Мазада, Ихрек и Хнов – к высокогорной. Таким образом, последовательное уменьшение общего размера в этом ряду может быть связано с теми климатическими изменениями, которые происходят при приближении к высокогорным массивам (Стекольников, 2004).



**Рисунок 25.** Геометрическое среднее 19 промеров (GM) у трех дагестанских форм *Leptotrombidium alanicum*. Среднее +/- стандартное отклонение, минимум и максимум. 1 – Ашил'та + Тлох (n = 10), 2 – Мурада + Мазада (n = 20), 3 – Ихрек + Хнов (n = 15).

Рассмотрение изменчивости *L. paradox* по отдельным промерам также приводило к заключению о наличии у этого вида клинальной изменчивости. Так, при сравнении материала из Краснодарского края, Северной Осетии и Дагестана видно, что в этом ряду (т.е. по направлению с запада на восток, вдоль Большого Кавказа) несколько уменьшаются показатели длины щита, а длины щетинок и длина лапки ног III, наоборот, сильно увеличиваются (Стекольников, 2004). Однако это изменение касается пропорций разных промеров (т.е. формы): какого-либо закономерного изменения общего размера в данном случае не наблюдается.

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

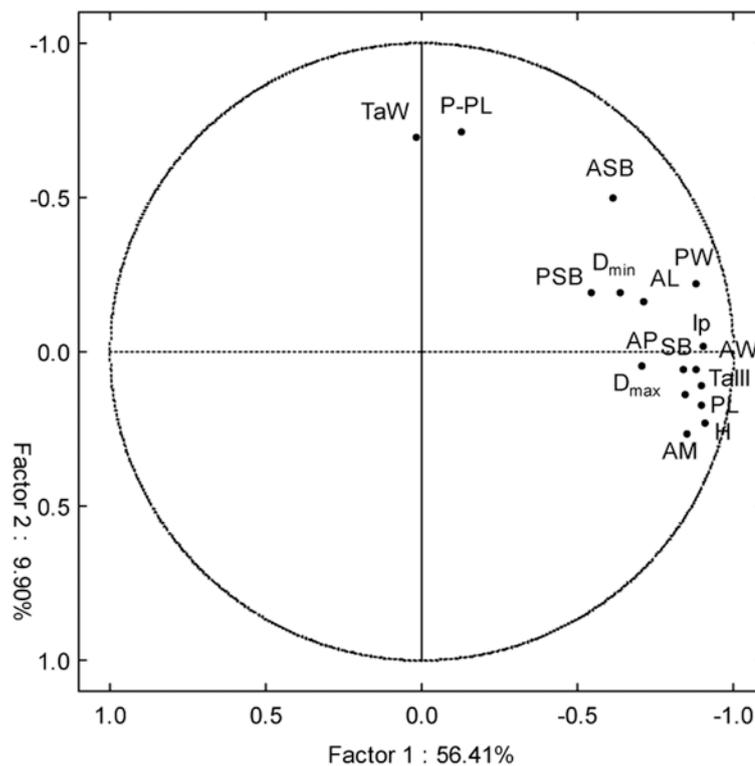
Вид *Leptotrombidium dihumeralis* был описан из Пакистана (Traub, Nadchatram, 1967), а позднее также обнаружен в Индии, Афганистане, Таджикистане, Кыргызстане и Казахстане (Кудряшова, 1998; Стекольников, 2006). Он относится к группе видов *abidi*, которая Кудряшовой (1988) была выделена в самостоятельный род *Montivagum*.

Нами было изучено 112 личинок из коллекции Зоологического института РАН (Санкт-Петербург), собранных в следующих пунктах:

1. Казахстан, Алма-Атинская обл., Талас, хр. Кетмень (12 экз.);
2. Кыргызстан, Киргизский хр., урочище Ала-Арча, щель Малиновая, 1700 м (15 экз.);
3. Кыргызстан, Сары-Челекский заповедник, урочище Ак-Таш, 2100 м (12 экз.);
4. Кыргызстан, Сары-Челекский заповедник, урочище Туманьяк, 1600 м (12 экз.);

- экз.);
5. Кыргызстан, Сары-Челекский заповедник, урочище Верхний Кечкиль, 1900 м (12 экз.);
  6. Таджикистан, р. Ванч, Вишхарвак (14 экз.);
  7. Пакистан, Восточный Гиндукуш, Тирич-Мир, Шаньяк (Shekhniyak), 3650 м (35 экз.).

Для изучения морфометрической изменчивости этого вида нами был использован анализ главных компонент, основанный на матрице корреляций (Стекольников, 2006). Каждый включенный в анализ экземпляр характеризовался следующими 16 признаками: AW, PW, SB, ASB, PSB, P-PL, AP, AM, AL, PL, H,  $D_{min}$ ,  $D_{max}$ , Ip, TaIII, TaIIIW. Числа щетинок не использовались в анализе, поскольку они варьировали независимо от метрических переменных.

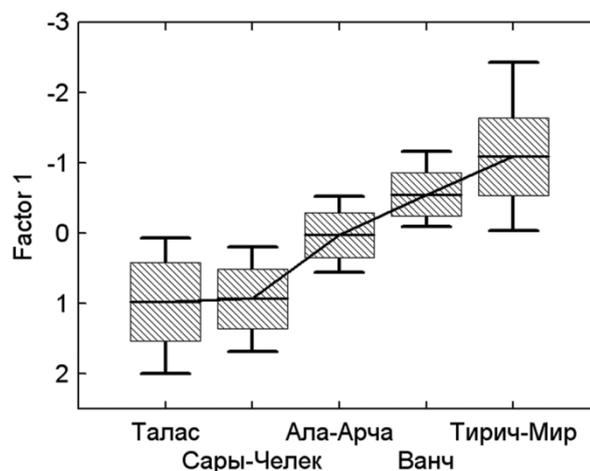


**Рисунок 26.** Результат анализа главных компонент для *Leptotrombidium dihumeralis*: значения первых двух факторов для мерных признаков.

Как показали результаты анализа, варьирование большинства промеров сильно связано с первым фактором, объясняющим более 56 % общей дисперсии (рис. 26). Таким образом, его можно интерпретировать в качестве фактора «общего

размера», понимаемого как мера согласованного варьирования разных признаков. Сильнее всего с этим фактором связаны показатели длины ног (Ip и TaIII), длины щетинок (AM, AL, PL, H) и ширины щита (AW, PW, SB).

Построим теперь интервальный график значений первого фактора для всех выборок (объединив три выборки из Сары-Челекского заповедника в одну), расположив их в порядке уменьшения среднего значения фактора (рис. 27). Увеличение размера экземпляров в данном случае соответствует перемещению в область отрицательных значений фактора, что не должно удивлять, поскольку первая главная компонента не является «размером» в обычном смысле этого слова. Не отличаются друг от друга по «общему размеру» выборки из Таласа и Сары-Челека, остальные же отличия между соседними выборками в этом ряду являются весьма четкими. Значимость различий подтверждается с помощью критерия Манна-Уитни: все они достоверны на уровне 0.001.



**Рисунок 27.** Интервалы значений первого фактора (общий размер особи) для выборок *Leptotrombidium dihumeralis*: минимум, максимум и среднее  $\pm$  стандартное отклонение.

Рассмотрим теперь характер ландшафта в местах сбора (рис. 28):

1. Селение Талас Нарынкольского р-на Алма-Атинской обл. находится в отрогах хр. Кетмень, с вершинами, не достигающими 3500 м. Ближайшая гора высотой более 4000 м (Баскаркара, 4059 м) отстоит примерно на 60 км от места сбора;
2. Сары-Челекский заповедник расположен в районе, примыкающем с севера к Ферганской долине. Высота хребтов, окружающих места сбора, не

- превышает 3000 м. Однако к северо-западу проходит Чаткальский хр.; примерно в 20-30 км от мест сбора его высота достигает 4500 м;
3. Место сбора в урочище Ала-Арча находится в отрогах Киргизского хр., вершины которого в этом районе значительно выше 4000 м. В частности, менее чем в 20 км от места сбора находится пик Западный Аламедин (4875 м);
  4. Место сбора в долине р. Ванч окружено высокогорными массивами Западного Памира. С юго-востока проходит Ванчский хр., множество вершин которого превышают 4500 м, а с севера – еще более высокий Дарвазский хр. В частности, примерно в 23 км от места сбора находится вершина-шеститысячник, гора Арнавад (6083 м);
  5. Наконец, выборка из Пакистана собрана примерно в 14 км от вершины Тирич-Мир (7690 м) в непосредственной близости от языков Тиричского ледника, на высоте более 3500 м.



**Рисунок 28.** Места сбора *Leptotrombidium dihumeralis*.

Таким образом, по нарастанию высокогорного характера окружающего ландшафта места сбора расположены в таком порядке: Талас + Сары-Челек - Ала-Арча - Ванч - Тирич-Мир, что полностью совпадает с порядком расположения

выборок по увеличению общего размера особи. Следовательно, в данном случае выполняется очевидная экогеографическая закономерность: размерные показатели особей увеличиваются с ростом высокогорного характера окружающего ландшафта (т.е., как можно предположить, с ростом холодности климата), причем у *L. dihumerale* в этой закономерности участвует большинство мерных признаков и можно говорить об экологической обусловленности общего размера особи.

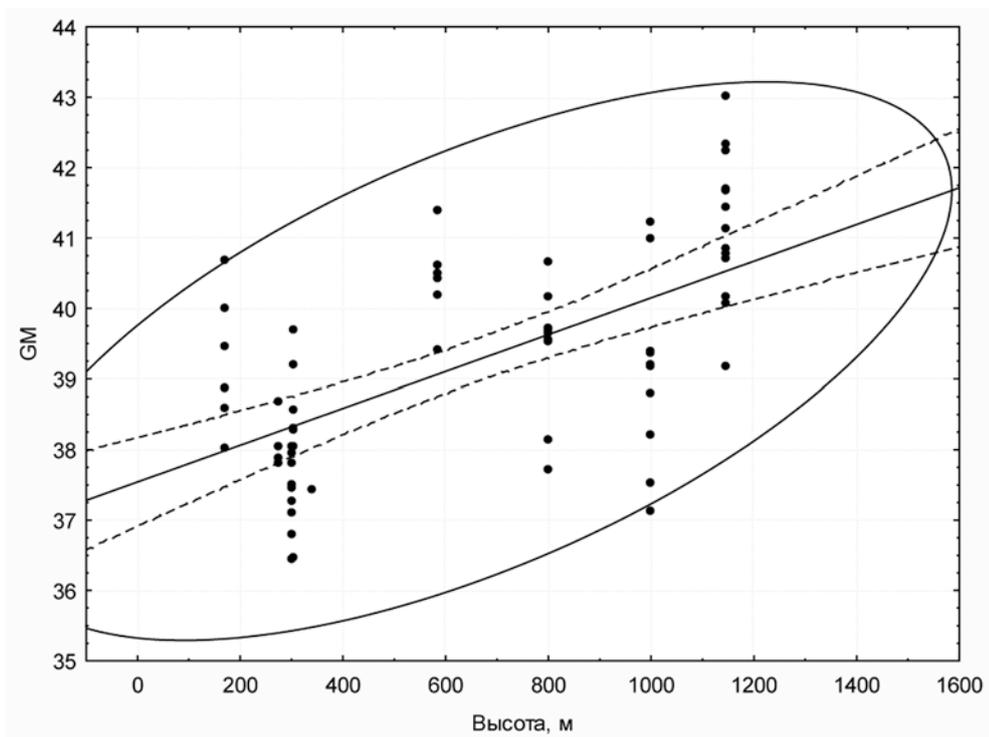
Как уже отмечалось в разделе 3.2.1, сходные закономерности изменчивости были отмечены Н.И. Кудряшовой у другого вида из группы *abidi* – *Leptotrombidium raropinne*: щит и ноги были длинее у особей, собранных на большей высоте. С другой стороны, отнесенный ей к более крупной форме пакистанский материал был собран на небольшой высоте, 2135 м, и не в высокогорном ландшафте (Traub, Nadchatram, 1967). Поэтому для более уверенного суждения о направлениях изменчивости у *L. raropinne* требуются дополнительные исследования.

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

Вид *Neotrombicula vulgaris* (Schluger, 1955) был описан, путем приведения признаков в определительной таблице, по материалу из Ставропольского края. Позже он отмечался на Украине, в Польше, Венгрии, Болгарии, Молдавии, Грузии, Азербайджане, Турции, Израиле, Туркменистане и Китае. В России, помимо Ставропольского края, *N. vulgaris* известен в Краснодарском крае и Северной Осетии (Стекольников, 1999а; Stekolnikov, Daniel, 2012). В монографии Кудряшовой (1998) вслед за описанием этого таксона, следовали описания трех близких к нему видов: *N. absoluta* Schluger, 1966, *N. baschkirica* Kudryashova, 1998 и *N. kharadovi* Kudryashova, 1998. Таким образом, ей фактически была выделена группа видов *vulgaris*, включавшая достаточно широко распространенных краснотелок, которые при паразитологических сборах нередко отмечаются в качестве доминантов. Группа была ревизована нами (Стекольников, 1999а): в ее состав, помимо упомянутых выше видов, были включены *N. aideriensis* Stekolnikov, 1999 с Западного Копетдага и *N. macrovulgaris* Stekolnikov, 1999 из Карачаево-Черкессии. Позже из Непала был описан еще один вид, *N. kounickyi* Daniel et Stekolnikov, 2009, близкий к *N. macrovulgaris*. Впоследствии в группу *vulgaris* были включены *N. palestinensis* (Radford, 1957) из Израиля и *N. kizlarsivrisiensis*

Stekolnikov et Daniel, 2012, описанный из Турции (Stekolnikov, Daniel, 2012).

Исследование экогеографической изменчивости *N. vulgaris* было выполнено на материале из Краснодарского и Ставропольского края, Грузии, Турции и Туркмении, объем которого составил 66 экз. (табл. 8). Общий размер вычислялся как геометрическое среднее (GM) 20 переменных (AW-D<sub>max</sub>, DS, VS, pa/10, pm/10, pp/10, ТаIII и dmt). Рост этого показателя с высотой наглядно демонстрируется графиком (рис. 29).

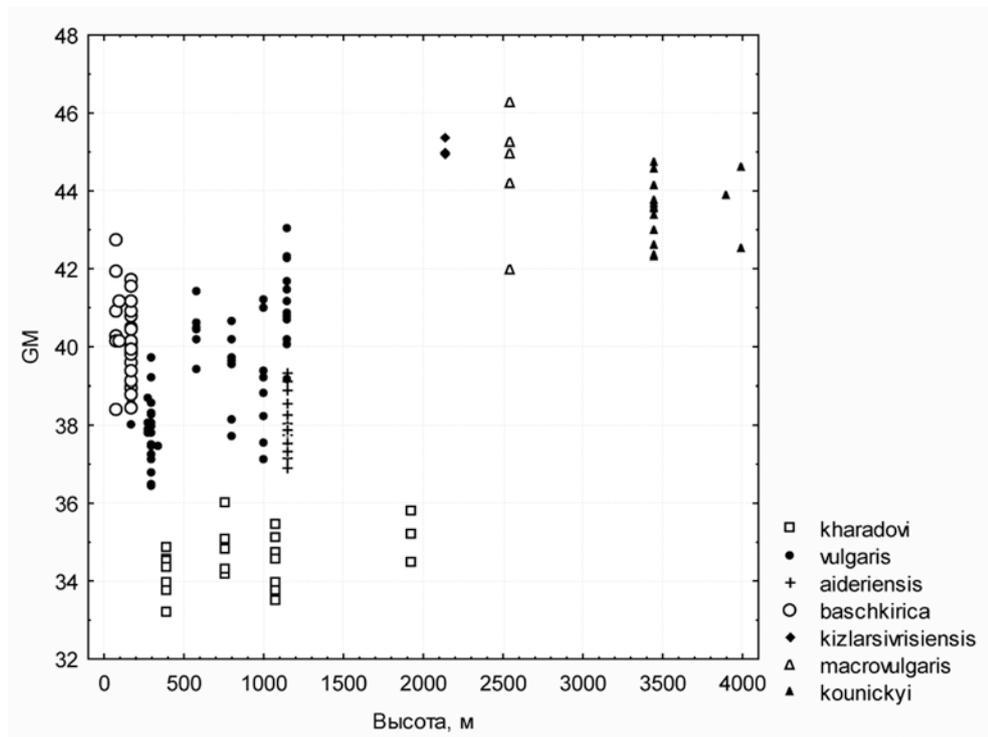


**Рисунок 29.** Связь геометрического среднего 20 промеров (GM) с высотой у *Neotrombicula vulgaris*. Линия регрессии, ее 95 % доверительный интервал и 95 % эллипс для предсказанного интервала. Уравнение регрессии:  $y = 37.5419 + 0.0026 \cdot x$ ; коэффициент корреляции:  $r = 0.6106$ ,  $p = 0.00000$ ; коэффициент детерминации:  $r^2 = 0.3728$ .

**Таблица 8.** Материал по *Neotrombicula vulgaris*: промеренные экземпляры. Выборки расположены в порядке увеличения высоты над уровнем моря.

Место сбора	Дата сбора	Коллектор	Координаты	Высота, м	Число экз.
Краснодарский край, г. Собер-Баш	24.08.1995	А.А. Стекольников	44° 41' 42" N, 38° 31' 44" E	170	6
Краснодарский край, г. Пшада	23.08.1995	А.А. Стекольников	44° 39' 39" N, 38° 27' 57" E	275	4
Ставропольский край, Александровское	-	В.П. Петров	44° 42' 50" N, 42° 59' 53" E	300	10
Грузия, Гардабани	Ноябрь 1989	Л.Д. Сагдиева	41° 27' 28" N, 45° 05' 28" E	305	7
Турция, Айваджик	12.10.1969	М. Даниел	39° 34' 41" N, 26° 21' 52" E	340	1
Краснодарский край, кордон Лаура	19-29.07.1994	А.А. Стекольников	43° 41' 51" N, 40° 16' 12" E	585	6
Краснодарский край, г. Шесси	27.08.1995	А.А. Стекольников	44° 08' 11" N, 39° 32' 10" E	800	10
Краснодарский край, г. Семашхо	22.08.1994	А.А. Стекольников	44° 12' 19" N, 39° 18' 44" E	1000	5
Краснодарский край, хр. Аибга	13-14.08.1994	А.А. Стекольников	43° 40' 03" N, 40° 13' 47" E	1000	5
Туркмения, Кара-Кала, ущелье Ай-Дере	21.10.1981	А.Б. Шатров	38° 25' 15" N, 56° 53' 03" E	1148	4
Туркмения, Кара-Кала, ущелье Ай-Дере	19-23.10.1982	Е.В. Другова	38° 25' 15" N, 56° 53' 03" E	1148	9
Всего экз.:					66

Некоторые следы экогеографических закономерностей можно также заметить, сравнивая отдельные виды группы *vulgaris* (рис. 30). Как мы видим, три наиболее крупных вида – *N. kizlarsivrisiensis*, *N. macrovulgaris* и *N. kounickyi* – являются и наиболее высокогорными, а из остальных 4 видов самый мелкий, *N. kharadovi*, является наиболее южным, особенно по сравнению с *N. baschkirica* (табл. 9).



**Рисунок 30.** Связь геометрического среднего 20 промеров (GM) с высотой у видов группы *vulgaris*.

**Таблица 9.** Места сбора видов группы *vulgaris*. Выборки расположены в порядке уменьшения широты.

Вид	Место сбора	Высота	Координаты
<i>baschkirica</i>	Республика Коми, Оквад	76	62° 12' 15" N, 50° 15' 35" E
<i>baschkirica</i>	Кировская обл., Грызуны	174	57° 05' 22" N, 51° 43' 23" E
<i>baschkirica</i>	Тюменская обл., Батени	100	56° 21' 50" N, 65° 18' 47" E
<i>baschkirica</i>	Чувашия, Гарт	176	55° 07' 41" N, 46° 40' 06" E
<i>baschkirica</i>	Башкирия, Уфа	175	54° 44' 08" N, 55° 58' 19" E
<i>kharadovi</i>	Казахстан, Киевка	397	50° 15' 38" N, 71° 32' 55" E
<i>vulgaris</i>	Ставропольский край	300	44° 42' 50" N, 42° 59' 53" E

*Продолжение таблицы*

<i>vulgaris</i>	Краснодарский край, Собер-Баш	170	44° 41' 42" N, 38° 31' 44" E
<i>vulgaris</i>	Краснодарский край, Пшада	275	44° 39' 39" N, 38° 27' 57" E
<i>vulgaris</i>	Краснодарский край, Семашхо	1000	44° 12' 19" N, 39° 18' 44" E
<i>vulgaris</i>	Краснодарский край, Шесси	800	44° 08' 11" N, 39° 32' 10" E
<i>vulgaris</i>	Краснодарский край, Лаура	585	43° 41' 51" N, 40° 16' 12" E
<i>macrovulgaris</i>	Карачаево-Черкессия, Загедан	2550	43° 41' 20" N, 40° 55' 46" E
<i>vulgaris</i>	Краснодарский край, Аибга	1000	43° 40' 03" N, 40° 13' 47" E
<i>kharadovi</i>	Казахстан, Чунджа	767	43° 32' 15" N, 79° 27' 53" E
<i>vulgaris</i>	Грузия, Гардабани	305	41° 27' 28" N, 45° 05' 28" E
<i>kharadovi</i>	Киргизия, Узген, Мырза-Аке	1073	40° 45' 22" N, 73° 25' 36" E
<i>vulgaris</i>	Турция, Айваджик	340	39° 34' 41" N, 26° 21' 52" E
<i>aideriensis</i>	Туркмения, Ай-Дере	1148	38° 25' 15" N, 56° 53' 03" E
<i>vulgaris</i>	Туркмения, Ай-Дере	1148	38° 25' 15" N, 56° 53' 03" E
<i>kharadovi</i>	Таджикистан, Вишхарвак	1925	38° 13' 48" N, 71° 31' 43" E
<i>kizlarsivrisiensis</i>	Турция, Кызларсиврис	2135	36° 34' 52" N, 30° 03' 17" E
<i>kounickyi</i>	Непал, Макалу, Тадоса	3900	27° 47' 59" N, 87° 06' 26" E
<i>kounickyi</i>	Непал, Макалу, Тадоса	4000	27° 47' 59" N, 87° 06' 26" E
<i>kounickyi</i>	Непал, Макалу, Фематан	3450	27° 44' 21" N, 87° 11' 15" E

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

Вид *Shunsennia oudemansi* (Schluger, 1955), относящийся к подсемейству *Leeuwenhoeekiinae*, известен из Таджикистана, Киргизии и Пакистана; очевидно, он тождественен описанному из Пакистана *Shunsennia wissemani* Traub et Nadchatram, 1966, отличающемуся от *Sh. oudemansi* только менее крупным щитом и более короткими щетинками щита и идиосомы (Кудряшова, 1998; Daniel, Stekolnikov, 2005). Нами были выполнены промеры его представителей из трех мест сбора в Афганистане, охарактеризованных ниже:

1. Восточный Гиндукуш, Долина Ишмурх (36° 53' N, 72° 29' E), высота 3700-4100 м, вблизи нижней части Ишмурхского ледника, морены и осыпи с участками травянистой растительности;
2. Восточный Гиндукуш, Долина Чап (36° 54' 31" N, 72° 25' 33" E), высота 3990 м, плоское дно долины, высокогорная степь (ассоциация *Artemisia* + *Stipa*

*himalaica*);

3. Кабул (34° 30' N; 69° 10' E), высота около 1800 м, сельскохозяйственные угодья (поля, арыки, сложенные из камней огады).

Краснотелки были собраны М. Даниелом (M. Daniel) во время первой Чехословацкой экспедиции в Гиндукуш в 1965 г. и В. Буквой (V. Bukva) в Кабуле в 1977 г. Материал хранится в ЗИН РАН (Daniel et al., 2010).

Как показало сравнение результатов с использованием двустороннего 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 (переменные AW-AP), щетинок AL и V, числом щетинок идиосомы (DS, VS и NDV), а также длиной ног (ра-TaIII). В высокогорных выборках значения всех этих переменных больше, чем в Кабульской (табл. 10).

**Таблица 10.** Морфометрические различия между двумя выборками *Shunsennia oudemansi* из Афганистана: интервалы, средние, статистическая достоверность (p-значение) согласно двустороннему критерию Манна-Уитни.

Переменная	Гиндукуш (n = 7)	Кабул (n = 6)	p-значение
AW	86-98, 94	85-94, 89	0.0344
PW	114-120, 118	99-103, 101	0.0012
SB	34-39, 37	34-37, 35	> 0.1
ASB	40-50, 46	36-43, 40	0.0093
PSB	19-25, 21	16-23, 20	> 0.1
SD	60-72, 67	54-66, 60	0.0181
P-PL	11-22, 18	16-22, 18	> 0.5
AA	13-16, 14	9-14, 11	0.0099
AP	40-49, 45	34-38, 36	0.0012
AM	56-64, 61	58-63, 61	> 0.5
AL	66-74, 71	59-68, 63 (n = 5)	0.0051
PL	58-76, 66	56-64, 60	> 0.1
S	97 (n = 1)	74-86, 80 (n = 2)	NA
H	69-79, 74	70-78, 74	> 0.5
D <sub>min</sub>	36-45, 41	34-40, 37	> 0.05
D <sub>max</sub>	67-81, 74	67-74, 71	> 0.1

Продолжение таблицы

V <sub>min</sub>	30-35, 33	23-27, 25 (n = 3)	0.0167
V <sub>max</sub>	60-68, 64	52-56, 54 (n = 3)	0.0167
DS	81-95, 90	70-76, 73	0.0012
VS	75-91, 85	63-68, 66	0.0012
NDV	158-184, 175	134-143, 138	0.0012
Pa	407-450, 430	308-331, 322	0.0012
pm	378-427, 400	293-311, 302	0.0012
Pp	378-472, 440	337-351, 343	0.0012
Ip	1212-1334, 1270	945-988, 967	0.0012
TaIII	100-117, 107	79-88, 84	0.0012

Небольшой объем промеренного материала не позволяет детально исследовать компоненты размера и формы, однако наличие в этом случае закономерности, соответствующей правилу Бергмана, достаточно очевидно из приведенной таблицы: высокогорные *Shunsennia oudemansi* из Афганистана крупнее низкогорных.

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

Вид *Neotrombicula delijani* Kudryashova, 1977 был описан из Ирана (Кудряшова, 1977). Впоследствии нами, на основании определения собственных сборов, обработки спиртовых материалов из коллекции ЗИН РАН и ревизии коллекции Зоомузея МГУ, этот вид отмечался в Волгоградской обл., на Западном, Северном и Восточном Кавказе, в Туркменистане и Армении (Стекольников, 1997б). К нему также предположительно была отнесена часть материала из Западной Турции, определенная Кепкой (Кепка, 1966) как “*Neotrombicula autumnalis autumnalis*”.

Изучение внутривидовой структуры *N. delijani* привело нас к заключению о наличии у этого вида клинальной изменчивости, связанной с климатом. Было замечено, что значения промеров, характеризующих ширину (AW, PW) и длину (PSB, SD) щита, а в меньшей степени и длины некоторых щетинок (PL и средняя длина дорсальных щетинок идиосомы), нарастают в ряду выборок, расположенных вдоль северного макросклона Большого Кавказа (Сукко – Майкоп – Кисловодск –

Куруш). Слева к этому ряду примыкает выборка из Волгоградской обл. (Ленинск), а справа – выборки из Ирана и Армении (Мусаэлян) (Стекольников, 1998). Анализ географической литературы (Гвоздецкий, 1954; Климатический атлас СССР, 1960; Кавказ, 1966) показывал, что в этом ряду существенно уменьшается степень засушливости климата, и он становится все более холодным. Так, например, количество осадков в теплый период в районе Ленинска составляет 175-200 мм, в Сукко – 200-350, в Майкопе – 400-500, в Кисловодске – около 500, в окрестностях Куруша – 400-600 и в районе Мусаэлян – 600-700 мм. Средняя температура воздуха в июле для этих мест такова: Ленинск – 24, Сукко – 23, Майкоп – 22, Кисловодск – 16-20, Куруш и Мусаэлян – 12-16 °С (Климатический атлас СССР, 1960).

Таким образом, наблюдалась отрицательная корреляция размера щита и длины некоторых щетинок с температурой и засушливостью климата в местах сбора. Вместе с тем, показатели длины ног ( $Ip$ ,  $TaIII$ ), числа щетинок идиосомы ( $DS$ ,  $VS$ ) и длина переднецентральной щетинки щита ( $AM$ ) варьировали достаточно независимо друг от друга и прочих переменных, так что в целом внутривидовая изменчивость *N. delijani* относительно слабо связана с общим размером. Ошибочное заключение о том, что «картина связей между признаками демонстрирует высокую согласованность изменений большинства из них» (Стекольников, 1998) было обусловлено тем, что не был принят во внимание процент дисперсии, объясняемый каждым из факторов.

После дополнения материала по этому виду за счет сборов, проведенных нами в Северо-Восточной Турции, картина связи общего размера *N. delijani* с высотой выглядит следующим образом. Всего в анализ было включено 45 экз., собранных на высотах от –6 (Ахтуба) до 2650 м (Месцит) (табл. 11, рис. 31). Общий размер вычислялся как геометрическое среднее ( $GM$ ) 20 переменных ( $AW$ ,  $D_{max}$ ,  $DS$ ,  $VS$ ,  $pa/10$ ,  $pm/10$ ,  $pp/10$ ,  $TaIII$  и  $dmt$ ). Как показывает график (рис. 32), некоторая зависимость общего размера от высоты у *N. delijani* действительно существует, но она не особенно четкая. Бергмановская клинальная изменчивость в этом случае маскируется существенными различиями пропорций между разными географическими формами.

**Таблица 11.** Материал по *Neotrombicula delijani*: промеренные экземпляры. Выборки расположены в порядке увеличения высоты над уровнем моря.

Место сбора	Дата сбора	Коллектор	Координаты	Высота, м	Число экз.
Волгоградская обл., Ленинский р-н, р. Ахтуба	19.08.1952	Н.А. Никитина	48° 42' 08" N, 45° 11' 53" E	-6	4
Краснодарский край, Сукко	17.07.1992	А.А. Стекольников	44° 47' 42" N, 37° 27' 02" E	60	1
Краснодарский край, Сукко	28.07.1992	А.А. Стекольников	44° 49' 05" N, 37° 28' 34" E	234	4
Краснодарский край, Майкоп	29-31.07.1991	А.А. Стекольников	44° 32' 17" N, 40° 06' 39" E	240	8
Туркменистан, Кара-Кала, Пархай	15.10.1981	А.Б. Шатров	38° 29' 14" N, 56° 15' 46" E	520	1
Ставропольский край, Кисловодск	1889 г.	Дронов	43° 54' 48" N, 42° 43' 15" E	800	4
Иран, 16 км сев. Делиджана	14.10.1969	В.М. Неронов	34° 08' 12" N, 50° 38' 51" E	1600	2
Турция, Алатли	20.06.1998	А.А. Стекольников	40° 34' 15" N, 41° 17' 24" E	2030	4
Армения, Мусаэлян	06.09.1979	И.В. Панова	40° 59' 29" N, 43° 56' 22" E	2054	1
Турция, горы Думлу	16.06.1998	А.А. Стекольников	40° 13' 16" N, 41° 27' 42" E	2300	2
Дагестан, Ахтынский р-н, Куруш	5-9.07.1990	А.А. Стекольников	41° 15' 40" N, 47° 46' 08" E	2600	10
Турция, хр. Месцит	19.06.1998	А.А. Стекольников	40° 32' 09" N, 41° 17' 43" E	2650	4
Всего экз.:					45



Рисунок 31. Места сбора *Neotrombicula delijani*.

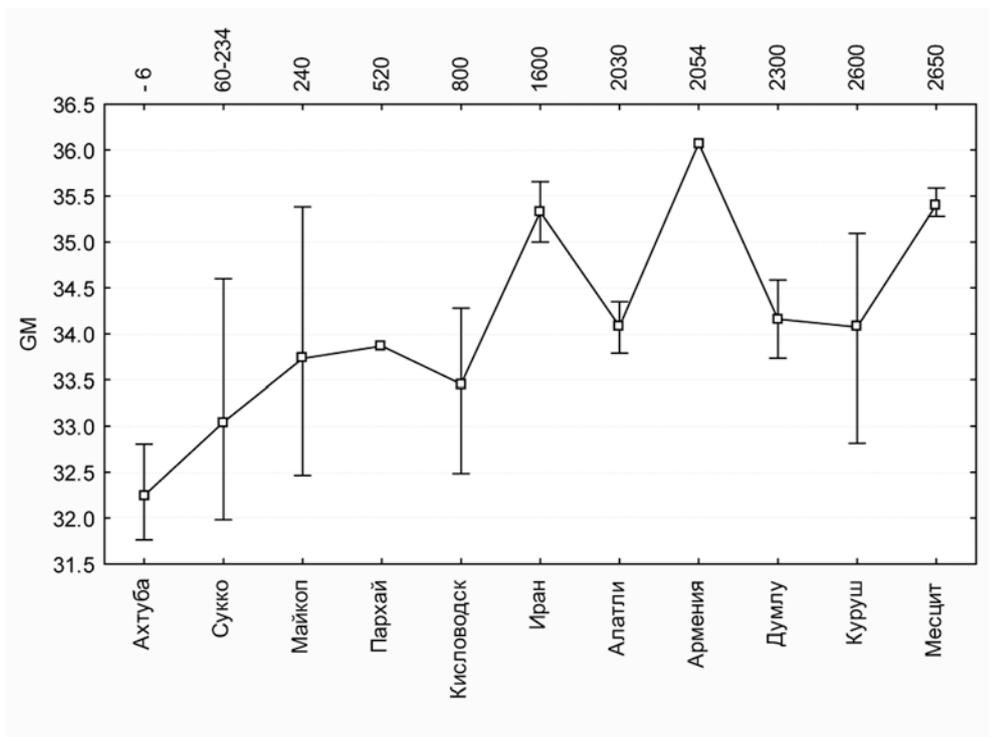


Рисунок 32. Связь общего размера (GM) с высотой у *Neotrombicula delijani*: средние, минимумы и максимумы для разных мест сбора.

### 3.3. Изменчивость дискретных признаков

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

Внутривидовая изменчивость качественных признаков, зафиксированная у клещей-краснотелок, простирается от очевидных уродств, т.е. особенностей строения, которые не характеризуют ни один из их таксонов, через появление черт, свойственных представителям других подсемейств, родов или видов, до наличия в пределах одного вида нескольких вариантов строения. Разные виды аномалий были отмечены исследователями, изучившими изменчивость в лабораторной культуре *Leptotrombidium akamushi* (Brumpt, 1910). Объем выборки, с которой они работали, составил 196 экз. (Goksu et al., 1960); у каждого клеща было тщательно зафиксировано множество морфологических признаков – прежде всего, числа щетинок идиосомы, ног и пальп. Уродства, которые были выявлены авторами, включали случаи ветвления опушенной щетинки идиосомы или появление у нее бокового отростка. Были также получены данные о варьировании числа щетинок на лапках ног и лапках пальп в потомстве разных родительских пар. Заметим, что число щетинок на лапках ног, хотя оно обычно постоянно в пределах рода, все же иногда различается у близких видов, а вот число щетинок на лапке пальп считается стабильным признаком, служащим для идентификации родов.

Ванг, в работе, специально посвященной «уродствам» у личинок тромбикулид из рода *Leptotrombidium*, описал такие отклонения, как отсутствие одной из щетинок щита (AM, AL или PL) и появление дополнительных щетинок на щите и коксах ног (Wang, 1985). Аномалии самых разных типов были исследованы на большом и таксономически разнообразном материале Харатовым (2005). Описанные и проиллюстрированные им случаи редукции задних краев щита особенно интересны, поскольку в разных родах краснотелок встречаются виды, у которых эта редукция (наличие «пенискутума») становится стабильным таксономическим признаком – как например, у описанного нами нового вида *Walchia chavali* Stekolnikov, 2013 (Chaisiri et al., 2016).

При обработке материала с лаосской скальной крысы *Laonastes aenigmamus* нами был найден вид рода *Leptotrombidium*, 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. В Приложении А приводится описание этого вида (Stekolnikov, 2013).

Очевидно, что видообразование в случае *L. aenigmami* было сопряжено с возникновением и генетической фиксацией морфологической аберрации – редукцией дорсоцентральных щетинок идиосомы. Наличие в типовой серии одного экземпляра с двумя асимметрично расположенными остаточными щетинками в центральной области дорсальной поверхности идиосомы показывает, что этот уникальный среди клещей-краснотелок признак еще не вполне стабилен. Вероятно, близкие родственники *L. aenigmami* могут быть обнаружены среди видов рода *Leptotrombidium*, обладающих типичным для него расположением спинных щетинок: 2Н-8-6-6-4-2.

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

Род *Hirsutiella* был охарактеризован в предыдущей главе. Помимо изучения экогеографической изменчивости трех его видов, мы изучили также внутривидовую изменчивость по числу скутальных, коксальных и стернальных щетинок у *Hirsutiella alpina*, *H. steineri*, *H. llogorensis*, *H. zachvatkini* (Schluger, 1948) и *H. hexasternalis* Kudryashova, 1998 (Стекольников, 2001a). В систематике клещей-краснотелок 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; Goksu et al., 1960; Керка, 1964b; Wang, 1985; Стекольников, 1995; Харатов, 2005).

Объем материала составил 1393 экз. (коллекция ЗИН РАН). В табл. 12 приводится краткий список, включающий названия видов, места сбора, их координаты, высоту над уровнем моря и число экземпляров.

Таблица 12. Материал по хетотаксической изменчивости у 5 видов *Hirsutiella*.

Место сбора	Координаты	Высота, м	Число экз.
<b><i>Hirsutiella alpina</i></b>			
Дагестан, Ахтынский р-н, Куруш	41° 15' 40" N, 47° 46' 08" E	2600	40
Дагестан, Хнов	41° 21' 29" N, 47° 31' 36" E	1600	42
Северная Осетия, Цей	42° 48' 22" N, 43° 56' 55" E	1900	7
Краснодарский край, хр. Аибга	43° 38' 60" N, 40° 14' 45" E	2000	2
Турция, Uğurtaş	40° 35' 14" N, 39° 30' 11" E	1700	3
Всего экз.:			94
<b><i>Hirsutiella steineri</i></b>			
Турция, хр. Зигана	40° 37' 00" N, 39° 31' 16" E	2500	19
Турция, Uğurtaş	40° 35' 14" N, 39° 30' 11" E	1700	4
Турция, хр. Месцит	40° 32' 09" N, 41° 17' 43" E	2650	6
Турция, хр. Месцит	40° 30' 54" N, 41° 15' 49" E	2100	2
Турция, Алатли	40° 36' 04" N, 41° 16' 14" E	1800	2
Турция, горы Думлу	40° 13' 16" N, 41° 27' 42" E	2300	3
Турция, г. Марсис	41° 05' 53" N, 41° 26' 39" E	2400	1
Турция, долина Абу	41° 12' 54" N, 41° 18' 11" E	500-1000	9
Армения, Мусаэлян	40° 59' 29" N, 43° 56' 22" E	2054	2
Армения, Саратовка	41° 04' 56" N, 44° 18' 27" E	1480	3
Краснодарский край, оз. Псенодах	44° 00' 29" N, 39° 54' 10" E	1990	62
Краснодарский край, г. Абаго	43° 54' 35" N, 40° 08' 12" E	2080-2300	88
Краснодарский край, г. Чугуш	43° 46' 47" N, 40° 13' 03" E	2600	23
Краснодарский край, кордон Ачипсе	43° 43' 46" N, 40° 14' 40" E	700	2
Краснодарский край, лагерь Холодный	43° 45' 29" N, 40° 25' 02" E	1750	35
Краснодарский край, р. Пслух	43° 39' 49" N, 40° 20' 54" E	800	1
Краснодарский край, хр. Аибга	43° 38' 60" N, 40° 14' 45" E	2000	10
Ставропольский край, г. Машук	44° 03' 18" N, 43° 06' 13" E	700	1
Ставропольский край, г. Бештау	44° 07' 13" N, 43° 04' 26" E	455	1
Ставропольский край, Железноводск	44° 08' 14" N, 43° 01' 47" E	750	2
Карачаево-Черкессия, Пхия	43° 35' 36" N, 41° 01' 19" E	1770	7

*Продолжение таблицы*

Карачаево-Черкессия, г. Уруп	43° 42' 11" N, 40° 57' 50" E	1940	26
Карачаево-Черкессия, г. Загедан	43° 41' 20" N, 40° 55' 46" E	2550	25
Карачаево-Черкессия, Теберда	43° 26' 36" N, 41° 43' 44" E	1450	5
Карачаево-Черкессия, г. Б.	43° 26' 43" N, 41° 41' 22" E	2780	43
Хатипара			
Карачаево-Черкессия, р. Бадук	43° 22' 51" N, 41° 40' 26" E	1800	7
Карачаево-Черкессия, р. Бадук	43° 22' 36" N, 41° 38' 38" E	2110	2
Кабардино-Балкария, Нальчик	43° 26' 20" N, 43° 35' 47" E	800	1
Кабардино-Балкария, лагерь	43° 12' 54" N, 42° 43' 02" E	2400-2520	18
Джантуган			
Кабардино-Балкария, Безенги	43° 11' 50" N, 43° 15' 25" E	1500	2
Кабардино-Балкария, Безенги, 1-й кордон	43° 09' 24" N, 43° 12' 12" E	1750	3
Кабардино-Балкария, Верхняя Балкария, 2-й кордон	43° 02' 45" N, 43° 20' 21" E	1510	14
Северная Осетия, Цей	42° 48' 22" N, 43° 56' 55" E	1900	13
Северная Осетия, Бурон	42° 47' 44" N, 44° 00' 26" E	1213	4
Северная Осетия, Уильса разв.	?	?	4
Северная Осетия, Алагир	43° 01' 60" N, 44° 13' 00" E	625	10
Дагестан, Мурада	42° 27' 12" N, 46° 55' 31" E	1210	42
Дагестан, Тлох	42° 38' 39" N, 46° 27' 25" E	1050	34
Дагестан, Ашильта	42° 45' 25" N, 46° 44' 05" E	965	7
Дагестан, Хнов	41° 21' 29" N, 47° 31' 36" E	1600	3
Всего экз.:			546
<b><i>Hirsutiella llogorensis</i></b>			
Краснодарский край, Большой Утриш	44° 44' 53" N, 37° 24' 25" E	30-320	2
Краснодарский край, г. Собер-Баш	44° 41' 42" N, 38° 31' 44" E	170	1
Краснодарский край, г. Семашхо	44° 12' 19" N, 39° 18' 44" E	1000	1
Краснодарский край, Марьино	43° 56' 08" N, 39° 30' 05" E	250	16
Краснодарский край, Широкое	43° 58' 32" N, 39° 34' 25" E	550	2
Краснодарский край, Старая Мацеста	43° 33' 53" N, 39° 48' 52" E	200	2
Краснодарский край, г. Шесси	44° 08' 11" N, 39° 32' 10" E	800	1

*Продолжение таблицы*

Краснодарский край, Майкоп	44° 32' 17" N, 40° 06' 39" E	240	1
Краснодарский край, Гузерипль	43° 59' 45" N, 40° 08' 30" E	731	5
Краснодарский край, кордон	43° 41' 51" N, 40° 16' 12" E	585	2
Лаура			
Краснодарский край, хр. Аибга	43° 40' 03" N, 40° 13' 47" E	1000	4
Северная Осетия, Алагир	43° 01' 60" N, 44° 13' 00" E	625	50
Дагестан, Мурада	42° 27' 12" N, 46° 55' 31" E	1210	65
Дагестан, Ихрек	41° 39' 45" N, 47° 15' 20" E	1600	66
Дагестан, Мазада	42° 11' 40" N, 46° 22' 26" E	1960	60
Дагестан, Тлох	42° 38' 39" N, 46° 27' 25" E	1050	15
Дагестан, Ашильта	42° 45' 25" N, 46° 44' 05" E	965	9
Дагестан, Хнов	41° 21' 29" N, 47° 31' 36" E	1600	30
Всего экз.:			332
<b><i>Hirsutiella zachvatkini</i></b>			
Молдова, заповедник Кодры	47° 05' 16" N, 28° 25' 30" E	230	276
Псковская обл., Аннинское	56° 11' 28" N, 28° 41' 46" E	148	132
Всего экз.:			408
<b><i>Hirsutiella hexasternalis</i></b>			
Челябинская обл., оз. Шугуняк	55° 37' 28" N 061° 32' 52" E	170	6
Казахстан, Киевка	50° 15' 44" N 71° 32' 54" E	395	7
Всего экз.:			13

У изученных видов *Hirsutiella* нами были отмечены следующие аномалии (указывается вид, место сбора и количество экземпляров с данной аномалией).

**Скутальные щетинки.** Наличие дополнительной антеромедиальной щетинки щита (2 AM): *llogorensis*: Мазада – 1; *steineri*: Абаго – 1, Хатипара – 2, Адылсу – 1, Псенодах – 1, Холодный – 1. Отсутствие AM (AM = 0): *steineri*: Псенодах – 1, Цей – 1; *zachvatkini*: Аннинское – 4. Наличие дополнительной антеролатеральной щетинки щита (3 AL): *steineri*: Безенги – 1. Отсутствие одной AL (1 AL): *llogorensis*: Аибга – 1; *zachvatkini*: Аннинское – 1. Отсутствие одной постеролатеральной щетинки щита (1 PL): *steineri*: Абаго – 1, Холодный – 1.

**Коксальные щетинки.** Наличие дополнительной щетинки на коксе I (fCx = 1.1.1/2.1.1): *alpina*: Куруш – 2; *steineri*: Цей – 1; *zachvatkini*: Аннинское – 1. Наличие

дополнительной щетинки на коксе III (fCx = 1.1.1/1.1.2): *steineri*: Абаго – 1. Наличие дополнительных щетинок на обеих коксах III (fCx = 1.1.2): *alpina*: Куруш – 1. Отсутствие одной щетинки на коксе II (fCx = 1.1.1/1.0.1): *llogorensis*: Мазада – 1. Отсутствие одной щетинки на коксе III (fCx = 1.1.1/1.1.0): *steineri*: Хатипара – 1, Цей – 1, Глох – 1. Отсутствие щетинок на обеих коксах III (fCx = 1.1.0): *steineri*: Хатипара – 1.

**Стернальные щетинки.** Наличие дополнительной передней стернальной щетинки (fSt = 3.2): *alpina*: Аибга – 1; *steineri*: Псенодах – 1, Абаго – 3, Чугуш – 1, Бурон – 1, Зигана 2550 – 2; *zachvatkini*: Аннинское – 1. Отсутствие одной из передних стернальных щетинок (fSt = 1.3): *alpina*: Хнов – 1. Отсутствие одной из задних стернальных щетинок (fSt = 2.1): *llogorensis*: Глох – 1; *steineri*: Абаго – 1.

Можно констатировать, что эти особенности достаточно редки. Они зафиксированы у 39 экз. (2.8 %) из 1393. В трех случаях отмечалось по две аномалии сразу у одной и той же особи. Так, у одного экземпляра *H. steineri* (Абаго) одновременно отсутствовала одна из PL и имелась дополнительная передняя стернальная щетинка. У другого экземпляра из этого же места отсутствовала правая задняя стернальная щетинка, но при этом имелась дополнительная щетинка на правой коксе III, т. е. стернальная щетинка как бы «переместилась» на коксу. Еще у одного экземпляра того же вида (Цей) отсутствовала AM и одна из задних коксальных щетинок. Обращает на себя внимание то обстоятельство, что разнообразие и частота аномалий не одинаковы в разных выборках (табл. 13). Так, у *H. zachvatkini* из Псковской обл. хетотаксическими отклонениями рассмотренных типов обладало 5 % особей, в то время как в большей по объему выборке из Молдавии не было отмечено ни одного такого случая. В достаточно большой выборке *H. steineri* из Мурады аномалий не было, тогда как в других сравнимых по размеру выборках этого вида их доля составляла около 5-9 %.

Таблица 13. «Редкие» аномалии хетотаксии у видов *Hirsutiella*.

Вид	Место сбора	Количество типов аномалий	Количество и % экз. с аномалиями	Общее число экз.
<i>Hirsutiella</i>	Аннинское	4	7(5)	132
<i>zachvatkini</i>	Кодры	0	0	276
<i>H. alpina</i>	Куруш	2	3(8)	40
	Хнов	1	1(2)	42
	Аибга	1	1	2
	Остальные	0	0	10
	<i>H. llogorensis</i>	Мазада	2	2(3)
<i>H. llogorensis</i>	Глох	1	1	15
	Аибга	1	1	4
	Остальные	0	0	253
	<i>H. steineri</i>	Абаго	5	5(6)
<i>H. steineri</i>	Хатипара	3	4(9)	43
	Псенодах	3	3(5)	62
	Холодный	2	2(6)	35
	Цей	3	2	13
	Зигана 2550	1	2	19
	Глох	1	1	34
	Чугуш	1	1	23
	Адылсу	1	1	18
	Безенги	1	1	5
	Бурон	1	1	4
	Остальные	0	0	202

Отдельно рассмотрим изменчивость числа пост-постеролатеральных щетинок щита и дополнительных задних стернальных щетинок. Ранее наличие PPL считалось признаком родового уровня, свойственным, например, родам *Hoffmannina* и *Xinjiangsha* (= *Aboriginesia*), но не *Hirsutiella*. По нашим данным, у *H. zachvatkini* и *H. alpina* появление одной (и не более) PPL происходит крайне редко (*zachvatkini*: Кодры – 1, *alpina*: Куруш – 1, Хнов – 1). У *H. llogorensis* эти щетинки вообще не найдены. Иной характер встречаемости показывают PPL у *H.*

*steineri* (табл. 14). Правда, в значительном числе выборок этого вида (объединяющих более половины изученных экземпляров *H. steineri*) PPL не найдены, а в одной крупной выборке (Псенодах) PPL встречается всего один раз. Однако в остальных выборках доля экземпляров, имеющих PPL, варьирует от 16 до 74 %.

**Таблица 14.** 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 стернальные щетинки (табл. 15) отмечены всего у 1 особи *H. llogorensis* (Алагир) 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. В одной выборке (Зигана) такие щетинки есть у всех экземпляров. У *H. hexasternalis*, для которого наличие 4 задних стернальных щетинок указывалось в первоописании в качестве диагностического признака, число этих щетинок варьирует, причем, по-видимому, с неодинаковой частотой в разных популяциях. Наконец, у *H. alpina* в выборке из Куруша дополнительные задние стернальные щетинки, как правило, имеются в количестве 1-2 (у одного не включенного в табл. 15 экземпляра – 3), в то время как в выборке из Хнова они являются редкой аномалией.

**Таблица 15.** Распределение по числу задних стернальных щетинок у видов *Hirsutiella* (количество и % экз.)

Вид	Место сбора	Число задних стернальных щетинок			
		2	3	4	
<i>Hirsutiella hexasternalis</i>	Шугуняк	3	2	1	
	Киевка	7	0	0	
<i>H. alpina</i>	Куруш	9(23)	12(30)	18(45)	
	Хнов	40(95)	2(5)	0	
	Остальные	12	0	0	
<i>H. steineri</i>	Зигана 2550	0	4(21)	15(79)	
	Абаго	79(90)	6(7)	2(2)	
	Загедан	21(84)	3(12)	1(4)	
	Псенодах	58(94)	4(6)	0	
	Хатипара	39(91)	4(9)	0	
	Адылсу	16(89)	2(11)	0	
	Уруп	25	1	0	
	Балкария	13	1	0	
	Цей	12	1	0	
	Ашильта	6	1	0	
	Мусаэлян	1	1	0	
	Остальные	230	0	0	
	<i>H. zachvatkini</i>	Кодры	275	1	0
		Аннинское	131	1	0

Легко заметить, что группа особей с 1 PPL обычно заметно уступает в численности группам особей, имеющих 2 PPL или не имеющих этих щетинок вообще (табл. 14). При этом верхний предел отношения доли особей с 2 PPL к доле особей без PPL почти в точности равен 2 (Абаго: 59/30, Чугуш: 48/26). И точно такое же соотношение имеет место по числу задних стернальных щетинок в выборке *H. alpina* из Куруша: 45/23 (табл. 15). Это заставляет предположить наличие (в данном случае) генетической основы изменчивости.

Интересно сравнить наши данные с результатами испанских исследователей (Diaz et al., 1988), обнаруживших «дополнительные периферические щетинки щита» (очевидно, PPL) у неидентифицированного вида *Neotrombicula*. Авторами

было изучено более 500 экз., из которых 82.23 % не имели таких щетинок, 13.59 % имели 2, 2.79 % – 3 и 1.39 % – 4 щетинки. Необычным по сравнению с нашими данными является полное отсутствие особей с 1 дополнительной щетинкой. Причем это не означает редкости вообще асимметричных состояний: особей с 3 дополнительными щетинками было больше, чем с 4.

Таким образом, PPL и fSt у *Hirsutiella* дают нам пример того, как та или иная «аномалия» в некоторых популяциях оказывается преобладающим вариантом изменчивости или даже нормой. Наш материал позволяет построить ряд выборок *H. steineri*, демонстрирующий первые ступени постепенного перехода от появления PPL как аномалии к наличию этих щетинок как норме (табл. 14):

1. Действительно редкая аномалия – Псенодах;
2. Аномалия, превышающая по частоте все прочие отклонения – Хатипара;
3. Один из примерно равных по частоте вариантов изменчивости – Холодный;
4. Преобладающий вариант изменчивости – Абаго.

В качестве последней ступени этого ряда можно поставить *H. vercamengrandjeani* (Kolebinova, 1971a), у которого, согласно описанию, PPL есть всегда. Аналогичный ряд для дополнительных задних стернальных щетинок пропускает один из пунктов, установленных для PPL, но позволяет выделить еще один пункт ближе к концу ряда (табл. 15):

1. *H. steineri*, Уруп;
2. *H. steineri*, Псенодах;
3. отсутствует;
4. *H. alpina*, Куруш;
5. *H. steineri*, Зигана (норма, допускающая более или менее редкие отклонения).

В конце ряда, видимо, должна находиться типовая серия *H. hexasternalis*, в которой, по данным первоописания, всегда fSt = 2.4. Направление перехода – от аномалии к норме – выбрано нами произвольно: пока нет оснований предполагать, что оно совпадает с какой-либо реальной исторической последовательностью (направлением эволюции).

Еще один вывод, который позволяет сделать изучение табл. 13-15, – это явная зависимость частоты хетотаксических аномалий от географического или

высотного положения мест сбора. «Редкие» аномалии обнаружены у 5 % особей *H. zachvatkini* из более северного района (Псковская обл.), в то время как в большей по объему выборке из Молдавии такие аномалии вообще не найдены. По числу этих аномалий высокогорные *H. alpina* (Куруш) превосходят среднегорных представителей (Хнов). Единственная достаточно большая выборка *H. steineri*, в которой нет «редких» аномалий, происходит из среднегорного района Дагестана (Мурада), а выборки с достоверно высоким процентом аномальных особей относятся к альпийскому поясу Западного Кавказа (Абаго, Хатипара). Появление у значительной доли особей *H. steineri* пост-постеролатеральных щетинок также отмечено только в западнокавказской альпике (Абаго, Чугуш, Загедан, Холодный, Хатипара). Наконец, только в высокогорье у *H. steineri* и *H. alpina* могут с высокой частотой встречаться дополнительные задние стернальные щетинки, причем это касается альпийского и субнивального поясов как Западного Кавказа (*H. steineri*: Загедан – 16, Абаго – 9, Хатипара – 9 %), так и Турции (*H. steineri*: Зигана 2550 – 100 %) и Дагестана (*H. alpina*: Куруш – 75 %). С другой стороны, обитающий преимущественно в низкогорьях (начиная от уровня моря на Черноморском побережье Кавказа) *H. Ilogorensis* никогда не имеет PPL, практически никогда – дополнительных задних стернальных щетинок и вообще очень редко обнаруживает хетотаксические аномалии.

Можно отметить еще и то обстоятельство, что появление PPL и  $fSt = 2.3$  или  $2.4$  не всегда связаны друг с другом. Если в одних выборках *H. steineri* (Абаго, Загедан, Хатипара) есть и то и другое, то в других – с высокой частотой встречаются либо только PPL (Чугуш, Холодный), либо только дополнительные задние стернальные щетинки (Зигана, Псенодах).

Перейдем к интерпретации представленной картины. Первый ее момент очевиден: в суровых северных и высокогорных условиях (на границе области выживания вида) естественно ожидать более частого появления отклонений в развитии и как следствие – морфологических аномалий. Так можно объяснить особенности распределения «редких» аномалий хетотаксии у *Hirsutiella* и отчасти дополнительных задних стернальных щетинок. Что касается тех случаев, когда наличие дополнительных щетинок оказывается нормой, то это явный пример экогеографической изменчивости, которая для количественных признаков выше

была отмечена у видов из родов *Neotrombicula*, *Hirsutiella* и *Leptotrombidium*. В данном случае следует предположить, что более холодный климат (неясно, играет ли какую-то роль также и его влажность) провоцирует увеличение числа щетинок, которое затрагивает даже такие обычно весьма стабильные их комплексы, как стернальные и скутальные щетинки. Если справедлива высказанная выше гипотеза о генетической основе изменчивости в числе PPL, то становится возможным и предположение об адаптивном характере этой тенденции.

Как тему для дальнейших исследований можно поставить вопрос о том, с чем может быть связана известная независимость в направлениях изменчивости числа PPL и стернальных щетинок? Не определяется ли, например, появление PPL в первую очередь влажностью климата, а появление дополнительных стернальных щетинок – температурой? На эту мысль наводит приуроченность выборок с высокой долей особей, имеющих PPL, к исключительно влажному Западному Кавказу, в то время как популяции с высокой частотой дополнительных задних стернальных щетинок оказываются характерными для наиболее сухих регионов из числа охваченных нашим исследованием (Дагестан, Турция, Челябинская обл.).

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

У большинства клещей-краснотелок число плечевых щетинок равно 2, реже 4 (например, у рассмотренной в предыдущей главе группы видов *Neotrombicula vulgaris*). В редких случаях их число оказывается больше: при этом обычно наблюдается изменчивость по числу плечевых щетинок. Так, у *Brunehaldia brunehaldi* их количество варьирует от 4 до 10. Та же картина наблюдается и у *Leptotrombidium dihumerae*. По числу плечевых щетинок изученный нами материал по этому виду делится на 2 группы:

1. С 4 и более щетинками (Тирич-Мир, Ванч);
2. С 6 и более щетинками (Талас, Ала-Арча, Сары-Челек).

Распределения по числу Н в пределах этих групп резко асимметричны: экземпляры с числом плечевых щетинок, меньшим модального, не найдены. Разрыв между группами имеет очевидную морфогенетическую причину: промежуточный вариант с 5 плечевыми щетинками вряд ли может в принципе

оказаться модальным, так как при этом существенно нарушается симметрия организма. Тем не менее, связующее звено между группами найдено – это выборка из Ванча, в которой преобладают экземпляры с 4 щетинками, но достаточно часто встречаются и особи более чем с 5 щетинками (табл. 16).

**Таблица 16.** Распределение по числу плечевых щетинок у *Leptotrombidium dihumerales* 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 достаточно дискретную изменчивость (табл. 17, 18). Не выявлены достоверные различия по этим признакам 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 рядах.

**Таблица 17.** Число дорсальных щетинок идиосомы в 1-4 рядах у *Leptotrombidium dihumerales* в разных местах сбора. Приведены минимальные, максимальные и округленные до целых средние (в скобках) значения. D<sub>1</sub>, D<sub>2</sub>, D<sub>3</sub> – числа дорсальных щетинок идиосомы в 1-м, 2-м и 3-м рядах, D<sub>c</sub> – число всех остальных дорсальных щетинок (расположенных каудальнее 3-го ряда).

	D <sub>1</sub>	D <sub>2</sub>	D <sub>3</sub>	D <sub>c</sub>
Талас	14-19 (17)	15-21 (17)	14-19 (16)	10-19 (16)
Ала-Арча	13-24 (18)	15-23 (17)	9-18 (16)	12-18 (15)
Сары-Челек	15-22 (18)	16-23 (19)	13-20 (17)	15-22 (18)
Ванч	12-15 (13)	10-16 (12)	10-16 (13)	11-21 (16)
Тирич-Мир	15-24 (19)	15-24 (20)	10-20 (14)	12-22 (16)

**Таблица 18.** Уровень значимости различий по числу плечевых (H) и дорсальных (D) щетинок идиосомы у *Leptotrombidium dihumerae* в отдельных рядах согласно критерию Манна-Уитни.

	H	D <sub>1</sub>	D <sub>2</sub>	D <sub>3</sub>	D <sub>c</sub>
Талас - Ала-Арча	> 0.1	> 0.1	> 0.1	> 0.1	> 0.1
Талас - Сары-Челек	> 0.1	> 0.1	0.01	> 0.1	0.05
Талас – Ванч	0.01	0.001	0.001	0.001	> 0.1
Талас - Тирич-Мир	0.001	0.01	0.01	0.01	> 0.1
Ала-Арча - Сары-Челек	> 0.1	> 0.1	0.01	> 0.1	0.001
Ала-Арча - Ванч	0.01	0.001	0.001	0.001	> 0.1
Ала-Арча - Тирич-Мир	0.001	> 0.05	0.001	0.001	> 0.1
Сары-Челек - Ванч	0.001	0.001	0.001	0.001	0.05
Сары-Челек - Тирич-Мир	0.001	> 0.1	> 0.1	0.001	0.001
Ванч - Тирич-Мир	> 0.05	0.001	0.001	> 0.1	> 0.1

Отметим, что интервальная характеристика значений, которая традиционно используется в систематике клещей-краснотелок, для таких признаков не всегда адекватна. Так, например, интервалы значений  $D_2$  в выборках из Ала-Арчи и Тирич-Мира практически одинаковы (15-23 и 15-24), в то время как различие средних достаточно велико (17.4 и 19.9). Но особенно показательно различие средних рангов при сравнении этих выборок: 14.8 и 29.9, т.е. в первой выборке средний ранг меньше в 2 раза! Таким образом, мы здесь имеем дело с существенным систематическим различием между значениями признака, о котором не дают никакого представления ни интервалы минимум-максимум, ни средние. Интересный результат дает также сравнение значений  $D_3$  в тех же выборках. Интервал в 1-й выборке (9-18) немного сдвинут влево по сравнению со 2-й (10-20), в то время как среднее значение в 1-й выборке, напротив, несколько больше (15.9 против 14.2), а средний ранг больше в 1.7 раз (36.0 против 21.0). Эта противоречивость характеристик получается вследствие наличия в 1-й выборке выброса (значение 9); при его исключении интервал значений равен 15-18. Следовательно, при математической обработке таких признаков предпочтительны показатели, основанные на рангах, к которым относится и критерий Манна-Уитни.

## 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, а иногда на одной и той же особи хозяина. Так, Веркаммен-Гранжан с соавторами сообщали о наличии симпатрических размерных форм у *Whartonia glenni* Brennan, 1962, паразита летучих мышей из Америки. Они выделили два подвида (*Whartonia glenni glenni* и *Whartonia glenni californica*), и в пределах каждого описали крупную и мелкую размерные формы, которые могли встречаться в одном месте сбора и на одной особи хозяина. Авторы допускали, что этот внутривидовой полиморфизм может иметь половую, сезонную или экологическую природу (Vercammen-Grandjean et al., 1965).

Позже Лумис с соавторами описали еще несколько случаев размерного диморфизма. У центральноамериканского вида *Speleocola secunda* Brennan et Jones, 1960 был выявлен диморфизм по длине соленидия  $\omega$  (tarsala) на лапках ног I и II, а также по длине ног, причем обе размерные формы были отмечены на одной особи хозяина – хомяке *Peromyscus yucatanicus* J.A. Allen et Chapman из Мексики (Кампече), с которой было собрано 26 экз. крупной и 59 экз. мелкой формы. Полностью аналогичный случай – присутствие двух размерных форм по длине tarsalae I-II и длине ног на одной особи хозяина, летучей мыши *Tadarida femorosacca* (Merriam) из Мексики (Синалоа) – наблюдался у *Speleocola tadaridae* Lipovsky, 1952 (Loomis, Webb, 1969).

У паразита летучих мышей из Америки *Microtrombicula merrihewi* (Loomis et Lipovsky, 1954) были выделены две размерные географические формы, различающиеся по длине ног, промерам щита и длине щетинок, причем в некоторых местах сбора они встречались совместно (Davis, Loomis, 1971).

Специалист по систематике тромбикулид в большинстве случаев не имеет средств, чтобы абсолютно точно определить, имеет он дело в подобном случае с симпатрией близкородственных видов или внутривидовым полиморфизмом. Однако само существование подобного полиморфизма, проявляющегося в

морфометрических различиях групп особей, собранных с разных хозяев в одних и тех же местообитаниях, было недавно строго доказано с использованием методов молекулярной диагностики (Moniuszko et al., 2015). Авторы показали, что 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*. Принадлежность всего изученного материала к одному и тому же виду была обоснована с помощью сравнения последовательностей гена CO1 – митохондриального гена субъединицы 1 цитохром-оксидазы, широко используемого для анализа родственных связей животных на видовом и популяционном уровне, а также для молекулярной идентификации видов (ДНК-штрихкодирования) (Шнеер, 2009).

Следует отметить, что специальное исследование не выявило морфологических различий между генетически разнополыми личинками тромбикулид (Wrenn, Tuegel, 1990), так что возможность объяснения наблюдаемых различий половым диморфизмом можно исключить. Польские авторы для объяснения своих результатов предложили фантастическую гипотезу о том, что длина ног увеличивается у краснотелок уже после нападения на хозяина, в результате процесса, аналогичного неосомии (росту идиосомы), наблюдающейся у некоторых тромбикулид (Moniuszko et al., 2015). Нами был обнаружен и подробно изучен случай внутривидового полиморфизма у вида *Hirsutiella steineri* на Западном Кавказе (Стекольников, 2003). Результаты этого исследования показывают, что речь может идти об экологических группах тромбикулид, населяющих соседние микробиотопы с разными условиями среды, причем личинки тех и других могут встречаться на одних и тех же особях хозяев. Такие экологические формы краснотелок могут, по-видимому, становиться основой для парапатрического видообразования.

Как уже отмечалось, на Западном Кавказе *Hirsutiella steineri* характерен для альпийской и субальпийской высотных зон. В лесных низкогорьях его сменяет *H. llogorensis*, отличающийся от *H. steineri* значительно меньшим размером (Стекольников, 2001в). Однако иногда экземпляры, собранные в субальпийской зоне, занимают промежуточное положение по размеру между этими видами. При

этом четкого диморфизма внутри выборок не наблюдается, т.е. мы имеем здесь дело не с симпатрией разных видов, а с тенденцией к уменьшению размера в некоторых популяциях *H. steineri*. Возможность исследовать изменчивость такого рода предоставляет нам материал, собранный в окрестностях озера Псенодах (Краснодарский край, массив Фишт-Оштен). Всего было промерено 27 экз. из этого места, собранных с полевых из родов *Microtus* и *Chionomys* (табл. 19) в двух станциях:

А – Южный склон гребня, ведущего от озера Псенодах к горе Оштен. Возле тропы на перевал Армянский. Крупнокаменистая осыпь, переходящая в карст. Ива, береза, можжевельник, луговые травы, альпийская растительность. Высота 1990 м над уровнем моря, координаты 44° 00' 29" N, 39° 54' 10" E;

Б – Окрестности озера Псенодах и горы Пшехо-Су. Луг с вросшими в землю камнями. Злаки, разнотравье. У нор. Высота 1965 м над уровнем моря, координаты 44° 00' 38" N, 39° 53' 55" E.

Координаты и высоты станций были определены с помощью Google Earth, их описания взяты из полевых дневников коллектора: <http://trombicula.com/txt/t55.html>.

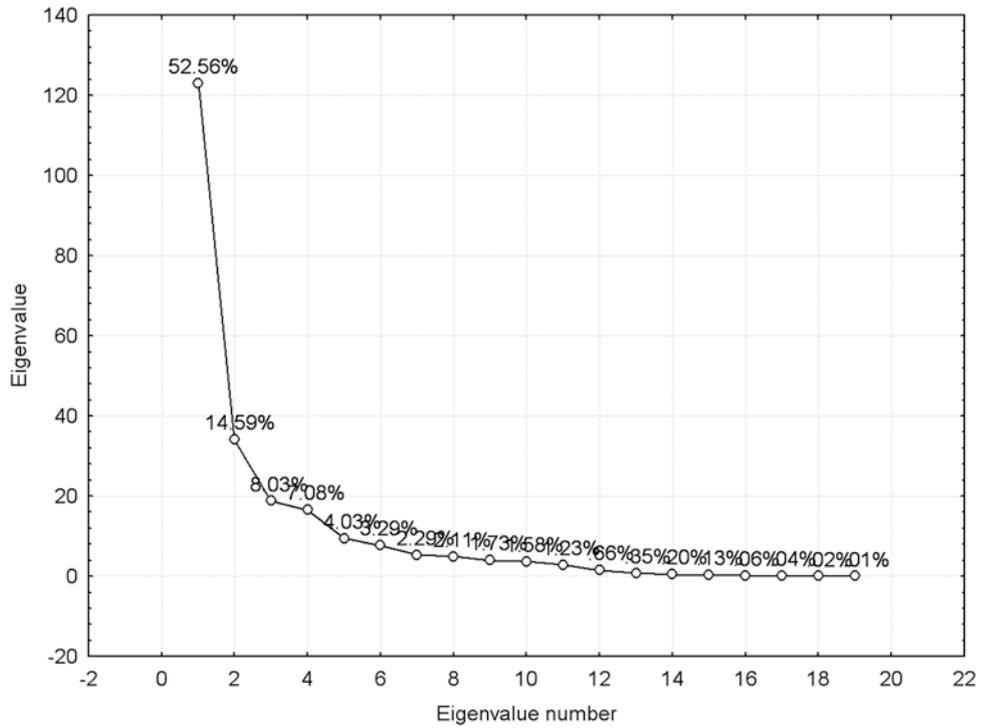
**Таблица 19.** Материал по *Hirsutiella steineri* из окрестностей озера Псенодах (массив Фишт-Оштен). Коллектор А.А. Стекольников, 30.08.1994, определение хозяев приводится по полевым данным коллектора.

Препарат	Полевой №	Хозяин	Стация
3111 прав. экз.	192-194	<i>Chionomys gud</i>	А
3119	192-194	<i>Chionomys gud</i>	А
3120 ниж. экз.	192-194	<i>Chionomys gud</i>	А
4364	192-194	<i>Chionomys gud</i>	А
4367	192-194	<i>Chionomys gud</i>	А
4370	192-194	<i>Chionomys gud</i>	А
4373	192-194	<i>Chionomys gud</i>	А
4377	192-194	<i>Chionomys gud</i>	А
4381	192-194	<i>Chionomys gud</i>	А
2995	195	<i>Microtus</i> sp.	А
2996	195	<i>Microtus</i> sp.	А
2997	195	<i>Microtus</i> sp.	А

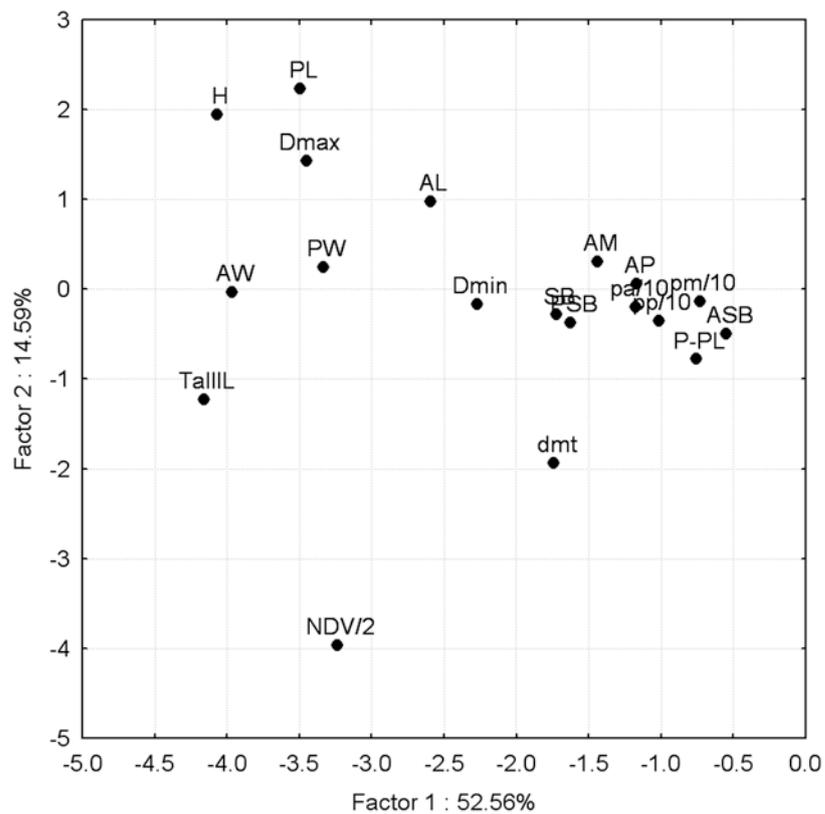
*Продолжение таблицы*

2998	195	<i>Microtus</i> sp.	А
3004	195	<i>Microtus</i> sp.	А
3010 лев. экз.	195	<i>Microtus</i> sp.	А
3010 2-й справа экз.	195	<i>Microtus</i> sp.	А
3012 3-й слева экз.	195	<i>Microtus</i> sp.	А
3013 лев. экз.	195	<i>Microtus</i> sp.	А
3013 прав. экз.	195	<i>Microtus</i> sp.	А
3014 прав. экз.	195	<i>Microtus</i> sp.	А
3020	195	<i>Microtus</i> sp.	А
3023	195	<i>Microtus</i> sp.	А
3031	199-201	<i>Microtus (Terricola)</i> sp. / <i>M. daghestanicus</i>	Б
3035 прав. экз.	199-201	<i>Microtus (Terricola)</i> sp. / <i>M. daghestanicus</i>	Б
3042	199-201	<i>Microtus (Terricola)</i> sp. / <i>M. daghestanicus</i>	Б
3043	199-201	<i>Microtus (Terricola)</i> sp. / <i>M. daghestanicus</i>	Б
3044	199-201	<i>Microtus (Terricola)</i> sp. / <i>M. daghestanicus</i>	Б

Для этих 27 экз. был выполнен анализ главных компонент, основанный на матрице ковариаций. Длины ног были поделены на 10, как и в приведенных выше вариантах анализа, а вместо количества спинных и брюшных щетинок идиосомы (DS и VS) была взята их сумма (NDV), разделенная на 2. Как показали результаты анализа, существенную часть изменчивости (52.56 % дисперсии) составляет согласованное варьирование всех переменных (рис. 33), т.е. в данной выборке имеет место главным образом изменчивость по общему размеру особи. Вторая компонента прежде всего связана с варьированием числа щетинок идиосомы, NDV (рис. 34, табл. 20).



**Рисунок 33.** Результат анализа главных компонент для материала по *Hirsutiella steineri* с оз. Псенодах: собственные значения (eigenvalues) матрицы ковариаций и процент дисперсии, объясняемый выделенными компонентами.

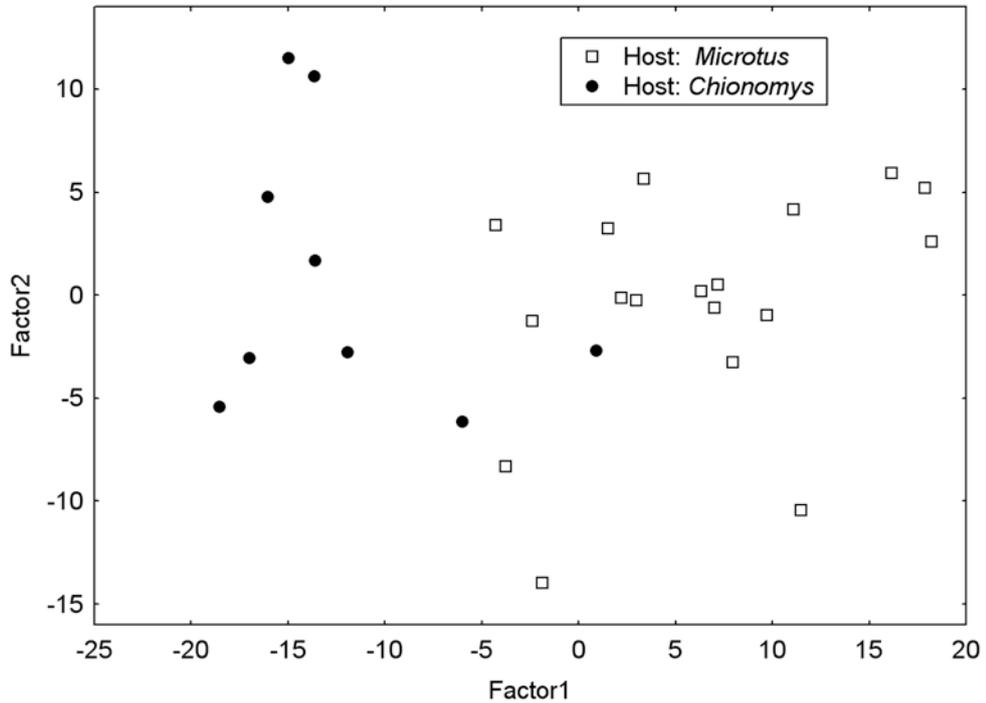


**Рисунок 34.** Результат анализа главных компонент для материала по *Hirsutiella steineri* с оз. Псенодах: значения первых двух факторов для включенных в анализ переменных.

**Таблица 20.** Результат анализа главных компонент для материала по *Hirsutiella steineri* с оз. Псенодах: корреляции переменных с главными компонентами (нагрузки на компоненты). Нагрузки с абсолютными значениями  $> 0.6$  выделены звездочкой (\*).

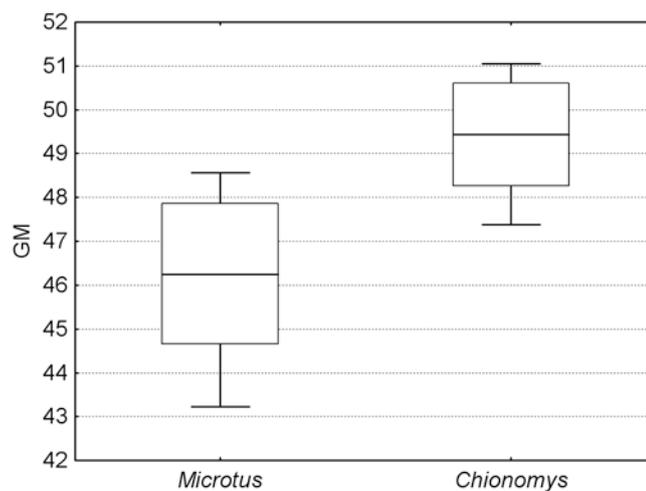
	<b>Factor 1</b>	<b>Factor 2</b>
AW	-0.849152*	-0.007644
PW	-0.840983*	0.060646
SB	-0.719678*	-0.120457
ASB	-0.339825	-0.310228
PSB	-0.762423*	-0.177447
P-PL	-0.346743	-0.359164
AP	-0.653347*	0.033543
AM	-0.551724	0.116043
AL	-0.651619*	0.244894
PL	-0.749240*	0.478463
H	-0.824317*	0.394331
D <sub>min</sub>	-0.540116	-0.041286
D <sub>max</sub>	-0.795126*	0.329533
pa/10	-0.800126*	-0.135853
pm/10	-0.684072*	-0.124530
pp/10	-0.790938*	-0.277352
NDV/2	-0.586216	-0.717198*
TaIII	-0.852142*	-0.251578
Dmt	-0.520115	-0.576562

Рассматривая картину распределения экземпляров в плоскости первых двух компонент (рис. 35), легко заметить, что экземпляры, собранные с *Chionomys*, группируются в левой части графика. Поскольку увеличение общего размера в данном случае имеет место в направлении справа налево, это означает, что собранные с *Chionomys* особи *H. steineri* крупнее, чем собранные с *Microtus*.



**Рисунок 35.** Результат анализа главных компонент для материала по *Hirsutiella steineri* с оз. Псенодах: факторные координаты экземпляров.

Сравнив группы особей, собранных с разных родов хозяев, по геометрическому среднему всех включенных в анализ переменных, можно убедиться, что размерные отличия между ними довольно существенны (рис. 36) и достоверны на уровне  $p = 0.000019$  согласно двустороннему критерию Манна-Уитни.



**Рисунок 36.** Интервалы значений показателя общего размера (GM) для экземпляров *Hirsutiella steineri* с оз. Псенодах, собранных с *Microtus* и *Chionomys*: среднее +/- стандартное отклонение, минимум и максимум.

Отметим, что все большие выборки *H. steineri*, включающие только типичных (крупных) его представителей (г. Абаго, г. Чугуш, лагерь Холодный, г. Хатипара, г. Загедан, р. Адылсу 2500 м, хр. Зигана 2550 м), были собраны со снежных полевков (*Chionomys*), пойманных на крупнокаменистых осыпях, в то время как мелкие формы этого вида (например, собранные на г. Сундуки, 1800 и 2100 м) обнаруживаются на *Microtus daghestanicus* и мышах рода *Apodemus* (Стекольников, 2003). Учитывая тот факт, что хозяйничная специфичность у краснотелок носит преимущественно 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.

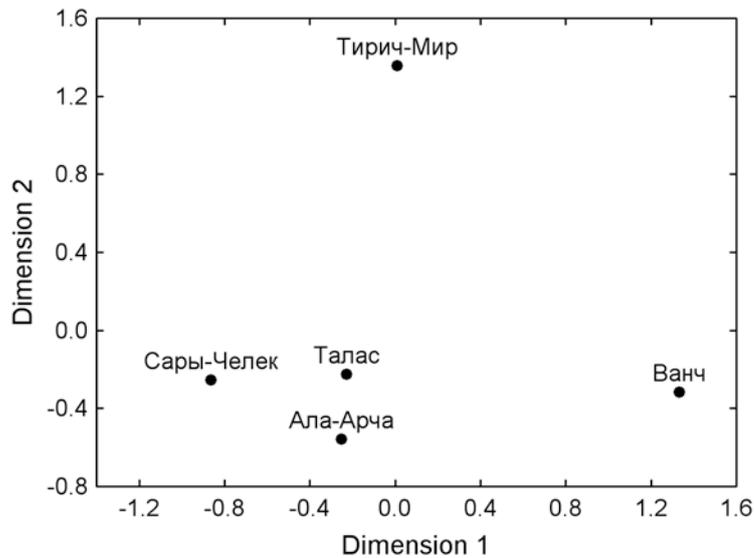
Надо сказать, что в верхнем лесном поясе также встречаются крупные формы *H. steineri*. Здесь они связаны с широким кругом хозяев: мыши рода *Apodemus*, снежные полевки *Chionomys gud* и *Ch. roberti* (Thomas), а также малоазийская полевка *Microtus majori*. При этом в местах сбора, как правило, имеются осыпи или каменные завалы (как в пункте из ущелья Верхняя Балкария). В нижнем лесном поясе, где снежных полевков нет, в списке хозяев видов рода *Hirsutiella* остаются только виды *Apodemus* (*A. uralensis*, *A. ponticus* и др.) и *M. majori*. Численность личинок видов рода *Hirsutiella* на данных видах хозяев всегда невелика, поэтому объем такого материала часто недостаточен.

Минимальные высоты, на которых были найдены крупные формы *H. steineri* – 800-900 м (кордон Третья Рота). Здесь встречаются также мелкие формы этого вида и, возможно, *H. llogorensis*, которых при малом объеме материала практически невозможно отличить друг от друга. Трудно установить, различаются ли чем-либо места обитания мелких и крупных *H. steineri* в лесной зоне. Поэтому неизвестно, играют ли роль в возникновении лесных мелких форм те же факторы,

что и в высокогорье. Собственно говоря, природа этих факторов тоже неизвестна: это может быть микроклимат, разный на осыпях и лугах, а могут быть особенности структуры микробиотопов, в которых обитают взрослые клещи, например, крупные полости между камнями на осыпях и маленькие щели между комками почвы на лугах.

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

В главе 3.2.5 была рассмотрена экогеографическая изменчивость *Leptotrombidium dihumerale* в горах Средней Азии: общий размер особей этого вида, вычисленный на основе всех стандартных количественных признаков, кроме числа щетинок, последовательно увеличивался с ростом высокогорного характера ландшафта, в ряду Талас + Сары-Челек - Ала-Арча - Ванч - Тирич-Мир. Вместе с тем, у этого вида наблюдалась существенная изменчивость по числу плечевых и дорсальных щетинок идиосомы (рассмотренная в главе 3.3.3), независимая от метрических показателей. По этим признакам выделялись, прежде всего, две наиболее южные выборки (Ванч и Тирич-Мир), в которых, в частности, модальное число плечевых щетинок составляло 4, против 6 в остальных трех выборках. Как показывает картина сходств и различий между центроидами выборок, полученная методом многомерного шкалирования с использованием 6 показателей числа щетинок (рис. 37), 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, приферганские районы). Южные выборки (Ванч и Тирич-Мир) морфологически далеки как от северных, так и друг от друга.

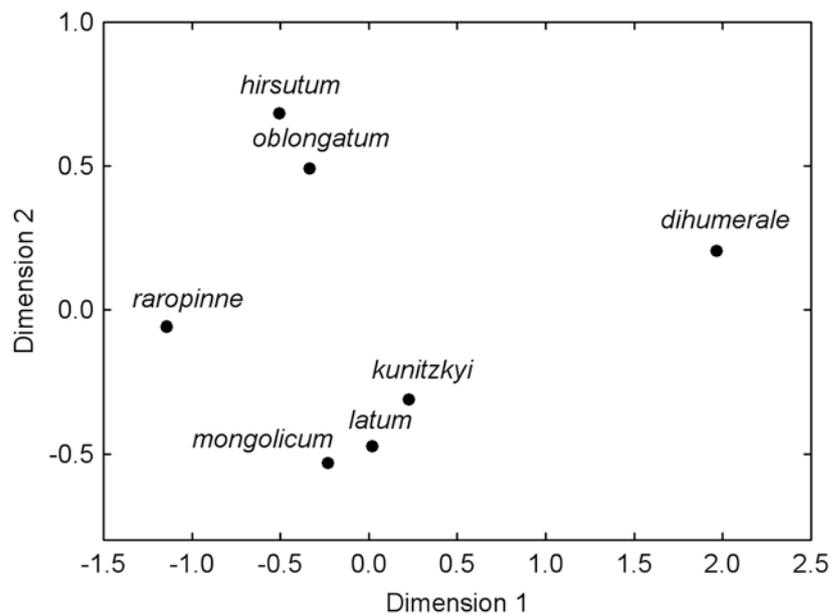


**Рисунок 37.** Результаты многомерного шкалирования для выборок *Leptotrombidium dihumerale* по признакам VS, H, D<sub>1</sub>, D<sub>2</sub>, D<sub>3</sub> и D<sub>c</sub>. Значения переменных стандартизованы.

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.

Сопоставим теперь направления внутривидовой изменчивости *L. dihumerale* с межвидовыми различиями в группе *abidi* (выделенной Кудряшовой в особый род *Montivagum*). На уровне межвидовых различий достаточно явных экогеографических закономерностей здесь не обнаруживается. Морфометрически мелкие виды *L. hirsutum* (Schluger, 1955), *L. latum* Schluger et Kudryashova, 1969 и *L. raropinne* могут встречаться в тех же высокогорных местообитаниях, что и крупный вид *L. dihumerale*. Обращает на себя внимание наличие в этой группе видов морфометрически очень близких между собой форм (рис. 38), различающихся по числу щетинок идиосомы (NDV), 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 (4 у первого и 2 у второго вида) и числу щетинок идиосомы (NDV = 114-118 у первого и 132-168 у второго). *Leptotrombidium mongolicum* (Kudryashova, 1988) отличается от *L. latum* только наличием 2 (против 4) плечевых

щетинок (не исключено, что в действительности он является вариантом внутривидовой изменчивости *L. latum* – этот вопрос нуждается в дальнейшем изучении). 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 (122-133 против 72-91).



**Рисунок 38.** Результаты многомерного шкалирования для видов группы *Leptotrombidium abidi* по признакам AW, PW, SB, ASB, PSB, AP, AM, AL, PL и Ip. Значения переменных стандартизованы. Морфометрические данные взяты из монографии Кудряшовой (1998).

Таким образом, можно сделать вывод о том, что в настоящее время процесс видообразования в группе *abidi* сопровождается возникновением различий по числу щетинок различных типов и не затрагивает морфометрические признаки. Изменчивость, которая может служить основой для такого видообразования – это вариации в числе плечевых и дорсальных щетинок идиосомы, отмеченные нами 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 высокими горными хребтами Центральной Азии.

Региональный характер такого способа видообразования подтверждается сравнением с другими таксонами краснотелок. Например, если рассмотреть данные по неродственному таксону, роду *Microtrombicula* Ewing, 1950, но взять его центральноазиатских представителей, то обнаружится картина, аналогичная наблюдаемой в группе *abidi*: ведущую роль в разграничении близких видов играют числа стеральных, коксальных, плечевых и дорсальных щетинок идиосомы (Кудряшова, 1998; Fernandes, Kulkarni, 2003), а также присутствие или отсутствие подплечевых щетинок (Daniel, Stekolnikov, 2005).

Совершенно иной характер имеет соотношение внутривидовой изменчивости и межвидовых различий в роде *Hirsutiella* (раздел 3.2.3). Здесь основное направление внутривидовой изменчивости (высотная бергмановская клина) совпадает и с межвидовыми различиями, так что получаются крупные высокогорные (*Hirsutiella 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, помимо имеющей экологические основы дифференциации по общему размеру особей в пределах одного местообитания, которая в дальнейшем способна привести к парапатрическому видообразованию, у *Hirsutiella* могло иметь место обособление и превращение в самостоятельные виды крайних элементов высотной клины (Стекольников, 2003). Материал для выводов такого же рода дает и сопоставление внутривидовой изменчивости с межвидовыми различиями в группе *Neotrombicula vulgaris* (раздел 3.2.6).

### 4.3. Структура вида и структура рода

Как было отмечено выше (3.2.4), род *Leptotrombidium* включает очень большое число описанных видов – 342, причем многие из них различаются только промерами. В частности, 111 видов обладают одной и той же комбинацией неметрических признаков (1.5.1). Проведенная нами ревизия (Stekolnikov, 2013) позволила свести в синоним 13 видов на основании одного лишь анализа литературных данных. Несомненно, что изучение типовых материалов привело бы к установлению множества новых синонимов. Однако объективные причины, заставляющие разных авторов описывать большинство новых материалов по роду

*Leptotrombidium* в качестве новых видов, а не относить их к уже известным видам, существуют и заключаются в своеобразной структуре вида у этих клещей. В предыдущей ревизии рода (Vercammen-Grandjean, Langston, 1976) использовалась сложная иерархия внутривидовых и надвидовых таксономических категорий, включавшая вариацию, подвид, группу видов, «линию» (line) и подрод. Как показывает наша таксономическая практика, этот род во многих районах действительно представлен множеством морфометрически четко обособленных групп с трудноопределимым таксономическим статусом. В настоящей работе эта ситуация будет продемонстрирована на примере описанного нами с Кавказа и из Закавказья вида *Leptotrombidium alanicum*.

Этот вид близок к двум совместно встречающимся с ним видам – *L. europaicum* и *L. paradux*, так что для их разграничения потребовался даже дискриминантный анализ (Стекольников, 2004). Вместе с тем, каждый из видов, в свою очередь, представлен на Кавказе и в Закавказье рядом различающихся форм с разной степенью близости друг к другу. Изученный нами материал по *L. alanicum* (табл. 21) включал наши собственные сборы в Краснодарском крае, Карачаево-Черкессии и Кабардино-Балкарии, сборы А.Б. Шатрова в Дагестане, Н.А. Филипповой и И.В. Пановой в Армении (хранятся в ЗИНе), а также сборы Ю.Д. Чугунова в долине р. Даут и собранный Н.И. Кудряшовой экземпляр из Азербайджана, определенные как *L. europaicum* и хранящиеся в ЗММУ (Кудряшова, 1998).

**Таблица 21.** Промеренный материал по *Leptotrombidium alanicum*.

Место сбора	Дата сбора	Координаты	Высота	Число экз.
<b>Краснодарский край</b>				
Большой Утриш	1-30.07.1992	44° 44' 19" N, 37° 24' 50" E	9	2
Большой Утриш	13.07.1992	44° 44' 53" N, 37° 24' 25" E	30	1
Сукко	17.07.1992	44° 46' 54" N, 37° 27' 01" E	230	8
Маркотхский хр.	21.07.1997	44° 36' 01" N, 38° 04' 49" E	586	1
г. Пшава	23.08.1995	44° 39' 39" N, 38° 27' 57" E	275	4
г. Собер-Баш	24.08.1995	44° 41' 42" N, 38° 31' 44" E	170	9
Ильский	19.06.2002	44° 48' 54" N, 38° 33' 54" E	100	10
Чинары	26.08.2000	44° 22' 47" N, 39° 11' 31" E	175	6

*Продолжение таблицы*

Анастасиевка	23.08.1994	44° 10' 42" N, 39° 17' 44" E	153	3
г. Семашхо	22.08.1994	44° 12' 32" N, 39° 18' 41" E	960	1
г. Семашхо	22.08.1994	44° 12' 19" N, 39° 18' 44" E	1000	4
Марьино	04.06.1999	43° 56' 08" N, 39° 30' 05" E	250	7
г. Шесси	27.08.1995	44° 08' 11" N, 39° 32' 10" E	800	7
г. Стагоки	18.08.2000	43° 58' 27" N, 39° 34' 55" E	584	5
г. Аутль	16.08.2000	43° 56' 47" N, 39° 43' 05" E	1251	1
р. Сочи	05.06.1998	43° 33' 53" N, 39° 48' 52" E	200	3
р. Пшеха	11.08.2000	44° 02' 17" N, 39° 50' 07" E	1065	4
хр. Прохладный	07.09.2000	43° 44' 51" N, 39° 50' 08" E	968	1
Майкоп	29-31.07.1991	44° 32' 17" N, 40° 06' 39" E	240	13
Гузерибль	13.07.1991	44° 00' 01" N, 40° 08' 05" E	667	2
Гузерибль	13.07.1991	43° 59' 45" N, 40° 08' 30" E	731	2
г. Ачишхо	01.09.2000	43° 42' 39" N, 40° 10' 40" E	1000	4
р. Ачипсе	21.07.1994	43° 43' 46" N, 40° 14' 40" E	700	1
кордон Лаура	19-29.07.1994	43° 41' 51" N, 40° 16' 12" E	585	8
хр. Малый Бамбак	31.05.2002	43° 57' 08" N, 40° 39' 00" E	1588	5
Черноречье	30.07.2003	43° 55' 55" N, 40° 41' 03" E	845	2
Третья Рота	05.06.2002	43° 53' 07" N, 40° 42' 59" E	950	7
Третья Рота	06.06.2002	43° 52' 50" N, 40° 42' 54" E	950	10
Псебай	29.05.2002	44° 07' 59" N, 40° 45' 14" E	1000	2
<b>Карачаево-Черкессия</b>				
р. Даут	06.07.1963	-	-	9
р. Дукка	27.07.2000	43° 30' 12" N, 41° 04' 18" E	2203	6
Теберда	08.07.1997	43° 26' 36" N, 41° 43' 44" E	1450	2
Теберда	05.07.1997	43° 26' 39" N, 41° 43' 59" E	1370	2
<b>Кабардино-Балкария</b>				
р. Черек Болкарский	26.05.1996	43° 02' 45" N, 43° 20' 21" E	1510	9
<b>Дагестан</b>				
Тлох	05.07.1988	42° 38' 39" N, 46° 27' 25" E	1050	7
Ашильта	30.06.1988	42° 45' 25" N, 46° 44' 05" E	965	2
Мазада	10-12.07.1988	42° 11' 40" N, 46° 22' 26" E	1960	13
Мурада	16.07.1988	42° 27' 12" N, 46° 55' 31" E	1210	6
Ихрек	17.06.1988	41° 39' 45" N, 47° 15' 20" E	1600	7

## Продолжение таблицы

Хнов	21-22.06.1988	41° 21' 29" N, 47° 31' 36" E	1600	7
<b>Азербайджан</b>				
г. Капуджух	20.07.1961	39° 09' 33" N, 46° 00' 21" E	-	1
<b>Армения</b>				
Мусаэлян	21.06.1980	40° 59' 29" N, 43° 56' 22" E	2054	5
Мусаэлян	06.09.1979	40° 59' 29" N, 43° 56' 22" E	2054	5
Степанаван	25.06.1980	41° 00' N, 44° 23' E	1417	3
Туманян	19.08.1979	40° 56' 28" N, 44° 37' 51" E	950	7

Результаты кластерного анализа изученного материала представлены на рис. 39. Кластерный анализ с бутстреп-поддержкой (1000 повторностей) по алгоритму UPGMA, реализованный в статистическом пакете pvclust (среда статистического анализа R), применялся к матрице евклидовых расстояний между центроидами выборок. В анализ были включены следующие показатели: AW, PW, SB, ASB, PSB, P-PL, AP, AM, AL, PL, H,  $D_{\min}$ ,  $D_{\max}$ , DS, VS и TaIII.

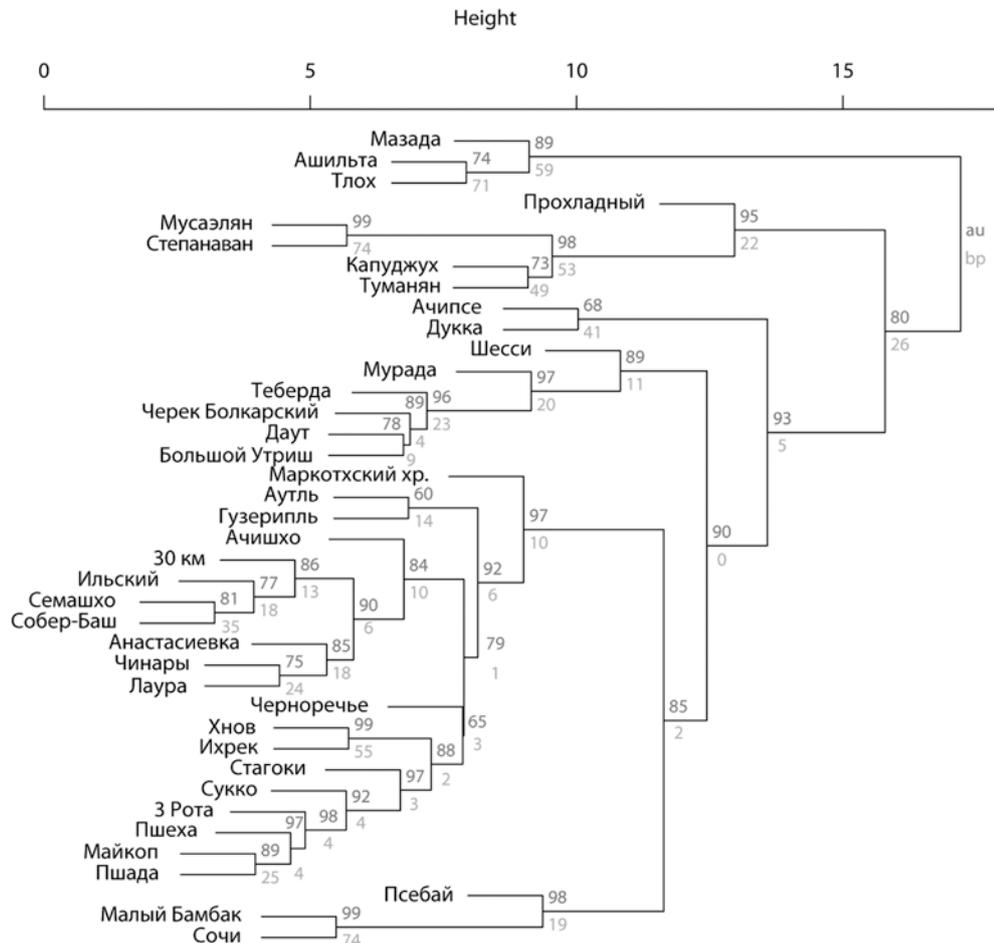


Рисунок 39. Результаты кластерного анализа для выборок *Leptotrombidium alanicum*.

Нижний кластер включает две географически близкие выборки (Псебай и Малый Бамбак) и одну удаленную от них – из Сочи. Далее следует крупный кластер (Пшада – Маркотхский хр.), включающий большую часть западнокавказского материала, в том числе типовую серию из Ильского, а также две дагестанские выборки (Хнов и Ихрек). Основу следующего кластера составляют три северокавказские выборки (Теберда, Черек Болкарский и Даут), к которым также присоединилась одна западнокавказская (Большой Утриш) и одна дагестанская (Мурада). Следующую географически осмысленную группировку составляют материалы из Армении и Азербайджана (Туманян, Капуджух, Степанаван и Мусаэлян). Верхний кластер состоит из трех оставшихся дагестанских выборок (Глох, Ашильта, Мазада).

Степень обособленности этих группировок хорошо показывает дискриминантный анализ. По результатам кластерного анализа нами было выделено 4 достаточно крупных группировки:

1. «Северный Кавказ»: Теберда, Черек Болкарский, Даут, Большой Утриш, Мурада (общий объем 31 экз.);
2. «Закавказье»: Туманян, Капуджух, Степанаван, Мусаэлян (всего 21 экз.);
3. «Западный Кавказ»: все члены кластера Пшада – Маркотхский хр., в том числе 2 дагестанских выборки (всего 125 экз.);
4. «Дагестан»: Глох, Ашильта, Мазада (всего 22 экз.).

С помощью генератора случайных чисел все выборки были поделены на обучающую и тестовую, после чего был проведен линейный дискриминантный анализ с отбором переменных по методу пошагового включения. Итоговый набор переменных и коэффициенты дискриминантных функций представлены в табл. 22.

**Таблица 22.** Коэффициенты дискриминантных функций для географических форм *Leptotrombidium alanicum*.

Переменная	Северный Кавказ	Закавказье	Западный Кавказ	Дагестан
Константа	-853.244	-767.818	-807.459	-896.925
PW	8.729	8.136	8.753	9.136
ASB	6.135	5.853	7.019	6.998
AP	3.258	2.606	1.873	1.405
AM	3.775	3.267	4.506	4.497
PL	-0.768	-0.634	-0.523	-0.107
D <sub>min</sub>	1.386	1.078	0.669	0.808
TaIII	3.324	3.986	2.302	2.773
DS	3.880	3.271	4.050	4.089

Как показывает оценка точности классификации для этой модели, включающей 8 переменных (табл. 23), она дает очень хорошие результаты для закавказской и западнокавказской формы и плохие для северокавказской и дагестанской.

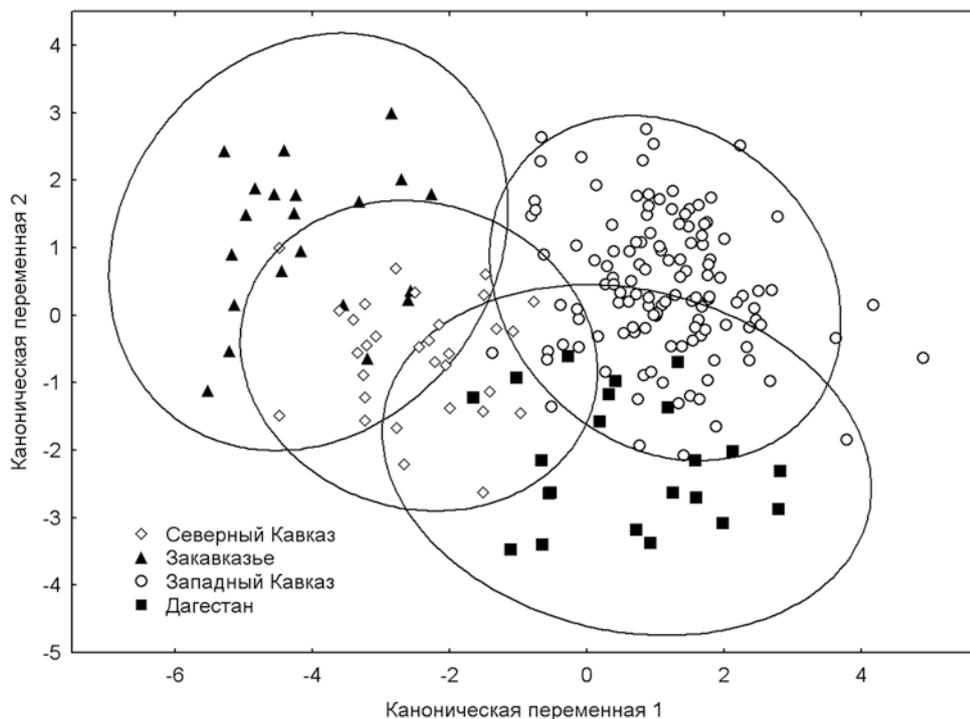
**Таблица 23.** Точность классификации географических форм *Leptotrombidium alanicum* для модели дискриминантного анализа с 8 переменными.

Выборка	Исходное определение	Предсказанная классификация				% совпадения
		Северный Кавказ	Закавказье	Западный Кавказ	Дагестан	
		Кавказ		Кавказ		
Обучающая	Северный Кавказ	18	2	0	0	90.00
	Закавказье	0	10	0	0	100.00
	Западный Кавказ	0	0	63	3	95.45
	Дагестан	0	0	3	10	76.92
	Всего	18	12	66	13	92.66
Тестовая	Северный Кавказ	7	2	2	0	63.64
	Закавказье	1	10	0	0	90.91
	Западный Кавказ	1	0	58	0	98.31
	Дагестан	1	0	2	6	66.67
	Всего	10	12	62	6	90.00

Продолжение таблицы

Суммарная	Северный Кавказ	25	4	2	0	80.65
	Закавказье	1	20	0	0	95.24
	Западный 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. 40) показывает, что закавказская форма почти не пересекается с западнокавказской и дагестанской, в то время как все остальные попарные пересечения форм достаточно велики.



**Рисунок 40.** Результаты дискриминантного анализа для 4 форм *Leptotrombidium alanicum*.

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 (поскольку дагестанские выборки распределены между тремя формами), со сложной картиной взаимных сходств и различий.

Рассмотрим теперь картину морфометрических сходств между всеми видами *Leptotrombidium*. Для ее построения использовался тот же алгоритм кластерного анализа, что и выше, но с немного различающимся набором переменных: AW, PW, SB, ASB, PSB, AP, AM, AL, PL, H,  $D_{\min}$ ,  $D_{\max}$ ,  $V_{\min}$ ,  $V_{\max}$ ,  $pa/10$ ,  $pm/10$ ,  $pp/10$ , DS и VS. Отличие состояло в том, что был исключен промер P-PL, поскольку в литературных данных он, как правило, отсутствует, включены промеры вентральных щетинок идиосомы ( $V_{\min}$  и  $V_{\max}$ ), а в качестве характеристики длины ног вместо длины лапки III (TaIII) использовались промеры ног всех трех пар, деленные на 10 ( $pa/10$ ,  $pm/10$  и  $pp/10$ ). Виды, описания которых не содержали каких-либо из перечисленных выше 19 признаков, в анализ не вошли, за исключением тех, для которых не была указана длина плечевых щетинок (H), но при этом приводилась максимальная длина дорсальных щетинок идиосомы ( $D_{\max}$ ). В этих случаях нами условно принималось, что  $H = D_{\max}$ . Итоговое количество объектов (операциональных таксономических единиц), включенных в анализ, составило 335: в их число вошли как полноценные виды, так и субъективные синонимы, а также географические формы двух подробно изученных нами на собственном материале видов – *L. alanicum* и *L. europaeum* (Приложение Б).

Результаты кластерного анализа (рис. 41) демонстрируют, прежде всего, невозможность надежной иерархической классификации рода *Leptotrombidium*, основанной только на морфометрических данных. Дендрограмма состоит из серии изолированных кластеров с AU р-значениями  $\geq 0.95$ , но группировки этих кластеров практически не имеют статистической поддержки. Такой результат вполне ожидаем, поскольку число переменных, включенных в анализ, было слишком малым для столь крупного таксона. Кроме того, ряд переменных сильно коррелирует друг с другом (например, длины ног или длины щетинок идиосомы различных типов) и, таким образом, в значительной степени является избыточным.



На дендрограмме также заметно обособление некоторых аберрантных видов, которое вряд ли имеет смысл учитывать при классификации рода. Так, *L. multisetosum* отличается от всех остальных видов *Leptotrombidium* очень большим числом щетинок идиосомы (NDV = 276 против 43-210; вид *L. kalrai* с NDV = 260 не входил в анализ, поскольку его описание не включало значение одного из признаков); *L. insolitum*, *L. periosum*, *L. sylvestre*, *L. pipellae* и *L. wulingshanense* характеризуются очень длинными щетинками и ногами, но щетинки идиосомы у них не являются особенно многочисленными; *L. typhlomyis*, *L. toshiokai*, *L. megatoshiokai*, *L. bashuense*, *L. dux*, *L. dunqingi* и *L. halidasys* отличаются большим числом щетинок идиосомы (NDV = 98-210) и широким щитом (PW = 101-114).

Значительная часть видов *Leptotrombidium*, однако, вошла в 37 кластеров с хорошей статистической поддержкой (Приложение Б, рис. 55-57). Обращает на себя внимание достаточно высокое соответствие ряда кластеров некоторым ранее интуитивно выделенным «естественным» группам видов. Так, группа видов *abidi*, выделенная Кудряшовой (1988) в особый род *Montivagum*, почти полностью поделилась между всего двумя кластерами: ее пять наиболее мелких форм (*L. raropinne*, *L. nainae*, *L. mongolicum*, *L. latum* и *L. raropinne* syn. *abidi*) вошли в кластер № 212 (Приложение Б, рис. 55 G), а семь крупных видов (*L. hirsutum*, *L. oblongatum*, *L. kunitzkyi*, *L. alaicum*, *L. dihumerales*, *L. baltalense* и *L. dihumerales* syn. *dihumerales khurdangense*) попали в кластер № 320 (Приложение Б, рис. 55 D).

Замечательным фактом является обособление групп *deliense* и *akamushi*, которые в системе Веркаммен-Гранжана и Лангстона (Vercammen-Grandjean, Langston, 1976) входили в состав так называемой «Триады» – комплекса из трех групп близких видов, положенного этими авторами в основу своего интуитивного построения филогении рода. В результате нашего анализа группа *deliense*, включающая 9 форм (*L. subangi*, *L. sialkotense*, *L. sialkotense* syn. *jishoum*, *L. spicapilum*, *L. paulum*, *L. pentafurcatum*, *L. deliense*, *L. deliense* syn. *deliense microsetosa* и *L. deliense* syn. *sinense*) полностью вошла в один кластер (№ 233), вместе с 18 дополнительными видами (Приложение Б, рис. 56 A). Семь из девяти видов, принадлежащих к группе *akamushi* (*L. delimushi*, *L. akamushi*, *L. delimushi* syn. *delimushi kumaoense*, *L. isosetosum*, *L. imphalum*, *L. imphalum* syn. *imphalum sabahense* и *L. imphalum* syn. *imphalum ceylonicum*), также вошли в один кластер с

AU р-значением, близким к пороговому (91): первые два вида образуют кластер № 25, третий вид попадает в промежуток, за которым следует кластер № 58, включающий остальные 4 формы (Приложение Б, рис. 56 D).

Примечательно также, что в один и тот же кластер (№ 158) входят шесть видов, паразитирующих на летучих мышах в Европе и Индии (*L. orghidani*, *L. siligorensis*, *L. dumitrescui*, *L. myoticulum*, *L. miniopteri* и *L. avonense*) (Приложение Б, рис. 55 F), в то время как два американских вида, также описанные с летучих мышей (*L. myotis* и *L. californicum*), группируются отдельно, как и еще один вид из Китая (*L. vespertilum*).

С другой стороны, мы видим на дендрограмме значительное обособление несомненно внутривидовых форм. Так, в один и тот же кластер (№ 158) включаются *L. alanicum* из Армении и выборка *L. europaeum* с озера Авлан в Южной Турции, но при этом типовая серия последнего вида попадает в кластер № 114, а все остальные выборки обоих видов являются членами кластера № 239, который весьма далек от первых двух кластеров. Таким образом, можно заключить, что морфологические различия между внутривидовыми формами в роде *Leptotrombidium* (внутривидовой статус которых доказывается наличием переходных форм) зачастую не менее сильны, чем различия между хорошими видами.

Некоторые данные, полученные другими авторами, могут прояснить вероятные биологические причины такой внутривидовой структуры. Прежде всего, эксперименты по культивированию продемонстрировали существенные морфологические различия между группами личинок *L. akamushi*, происходящих от разных родительских пар (Goksu et al., 1960). Эти различия включали, в том числе, и таксономически значимые признаки, такие как особенности хетотаксии пальп и число дорсальных щетинок идиосомы. Например, у ряда экземпляров вентральная щетинка голени пальп оказалась ветвистой, а не гладкой (fPr = N/N/BNB вместо N/N/BNN), причем частота этого состояния признака варьировала от 25 до 100 % в потомстве разных родительских пар. Далее, у двух видов *Leptotrombidium* – *L. arenicola* и *L. deliense* – был выявлен партеногенез (Kaufmann, Traub, 1966; Liu, Hsu, 1985). Можно предположить, что и природные популяции видов этого рода включают морфологически различные партеногенетические

линии, создавая картину множества обособленных внутривидовых форм.

Доказана, кроме того, возможность гибридизации некоторых видов *Leptotrombidium*. Так, Лиао (Liao, 1988) удалось получить первое и второе поколения от скрещивания *L. deliense* и *L. rubellum*, хотя гибридные особи обладали сильно пониженной воспроизводительной способностью и выживаемостью. При этом у части личинок из гибридных поколений обнаруживалась деформация скутума и различные морфологические aberrации щетинок щита и идиосомы, а другие личинки характеризовались состояниями признаков, промежуточными между родительскими видами. Кадосака с соавторами (Kadosaka et al., 1994) успешно получили первое и второе поколения от скрещивания *L. deliense* и *L. akamushi*, однако их эксперимент по гибридизации *L. akamushi* и *L. fletcheri* позволил получить только первое поколение, в то время как попытка гибридизации *L. deliense* и *L. fletcheri* оказалась вообще безуспешной. Авторы этого исследования наблюдали у гибридов *L. akamushi* и *L. fletcheri* варианты расположения дорсальных щетинок идиосомы, промежуточные между родительскими видами. Морфометрические признаки у гибридов первого поколения *L. deliense* и *L. akamushi* представляли собой комбинацию признаков родительских видов: длины щетинок щита и сенсилл были у них такими же, как у *L. akamushi*, в то время как промеры щита совпадали с таковыми у *L. deliense*.

Если предположить, что межвидовая гибридизация встречается у *Leptotrombidium* и в природе, она должна еще более усложнять структуру видов и рода в целом. Гибридизация совместно с партеногенезом и высоким уровнем внутривидовой изменчивости, включая возможность фиксации морфологических aberrаций (как показано в главе 3.3.1), 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

В главе 3.2.2 упоминались три вида группы *talmiensis*, распространенные на Кавказе: *Neotrombicula carpathica*, *N. sympatrica* и *N. pontica*. Приводился список мест находок *N. sympatrica* (табл. 4) и карта (рис. 14). Приведем теперь данные о находках *N. carpathica* (табл. 24).

**Таблица 24.** Материал по *Neotrombicula carpathica*: промеренные экземпляры (выборки расположены с запада на восток). Коллекторы: С.О. Высоцкая (Украина), Н.Ф. Лабунец (Северная Осетия) и А.А. Стекольников (остальной материал).

Место сбора	Дата сбора	Координаты	Высота,	Число
			м	
<b>Украина</b>				
Закарпатская обл., Ясиня	2-15.08.1959	48° 16' 22" N, 24° 22' 29" E	650	10
<b>Краснодарский край</b>				
Маркотхский хр.	23.07.1997	44° 39' 22" N, 38° 01' 23" E	500	3
Маркотхский хр.	21.07.1997	44° 36' 01" N, 38° 04' 49" E	586	2
р. Пшеха	11.08.2000	44° 02' 17" N, 39° 50' 07" E	1065	5
оз. Псенодах	30.08.1994	44° 00' 38" N, 39° 53' 55" E	1965	12
оз. Псенодах	30.08.1994	44° 00' 29" N, 39° 54' 10" E	1990	32
Лагонаки	27.08.1994	44° 05' 49" N, 40° 01' 07" E	1600	19
Камышанов	26.08.1994	44° 10' 15" N, 40° 04' 17" E	1324	30
Гузерибль	13.07.1991	44° 00' 01" N, 40° 08' 05" E	667	1
г. Ачишхо, метеостанция	2.09.2000	43° 43' 32" N, 40° 10' 32" E	1800	17
приют Ачишхо	1.09.2000	43° 42' 39" N, 40° 10' 40" E	1000	7
хр. Аибга, зап. склон	13-14.08.1994	43° 40' 03" N, 40° 13' 47" E	1000	21
<b>Карачаево-Черкессия</b>				
Загедан	17.08.1995	43° 39' 15" N, 40° 54' 36" E	1700	7
г. Уруп	14-15.08.1995	43° 42' 11" N, 40° 57' 50" E	1940	15
<b>Кабардино-Балкария</b>				
Безенги	13.06.1996	43° 11' 50" N, 43° 15' 25" E	1500	2

*Продолжение таблицы***Северная Осетия**

Куссу	28.08.1972	42° 54' 12" N, 43° 38' 04" E	1700	15
<b>Всего экз.:</b>				198

---

На Западном Кавказе места находок *N. sympatrica* и *N. carpathica* расположены следующим образом (рис. 42). Судя по географическому положению мест находок, *N. carpathica* является восточно-европейским видом, а *N. sympatrica* – азиатским. Естественной границей между ареалами данных видов служит Главный Кавказский хребет. Однако этот барьер легко может быть обойден на крайнем западе и востоке Кавказа. На востоке, в Дагестане, *N. sympatrica* действительно обнаружен: нами изучено 4 экз. этого вида (ЗММУ, №252, коллектор Иофф), которые не вошли в табл. 4, поскольку место сбора и его высота неизвестны (Стекольников, 2001б). На западе, где Главный хребет низок и разбит долинами рек на отдельные массивы, *N. sympatrica* одинаково часто встречается по обе его стороны. Восточнее горы Чугуш альпийская зона Главного хребта уже непрерывна и здесь на северном макросклоне найден только *N. carpathica* (материал из Карачаево-Черкессии, Кабардино-Балкарии и Северной Осетии).

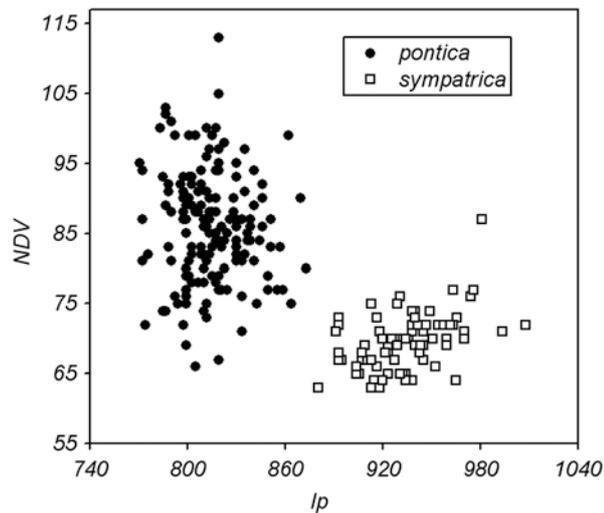
На южном макросклоне *N. carpathica* найден, во-первых, в районе Красной Поляны. Туда он вполне мог проникнуть через расположенный поблизости крайний западный разрыв Главного хребта – между массивом Фишт-Оштен и хребтом Чугуш, по долине р. Белая. Во-вторых, определен как *N. carpathica* материал, собранный на Маркотхском хребте. Но результат этого определения может быть неверным (данные экземпляры могут на самом деле относиться к *N. talmiensis*).



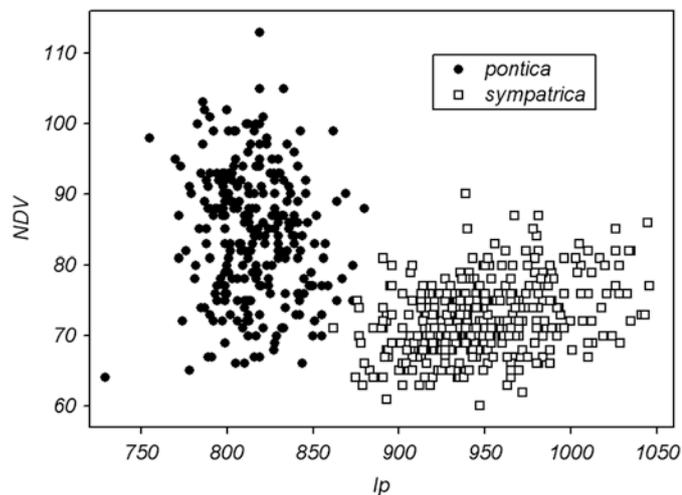
*Neotrombicula pontica*, очевидно, является лесным западнокавказским видом. Вероятно, его ареал приблизительно совпадает с областью распространения горных мезофильных дубовых лесов (Геоботаническая карта СССР, 1954). Кроме того, судя по находке этого вида в Краснодаре (Стекольников, 2001б), он может встречаться также на территории Предкавказья: в изолированных участках леса в поймах рек. В связи с этим, предполагаемой восточной границей его ареала на северном Кавказе служит пойма р. Лаба, а южнее Главного хребта эта граница, видимо, тянется от массива Фишт-Оштен к берегу моря между Лазаревским и Сочи (Стекольников, 2002).

Упомянутые три вида образуют на Западном Кавказе следующие симпатрические пары:

*Neotrombicula pontica* / *N. sympatrica*. Эта пара обнаружена в большинстве мест сбора *N. pontica* – Пшада, г. Собер-Баш, Горячий Ключ, р. Малая Собачка, станция Чинары, Анастасиевка, г. Семашхо, Алтубинал, г. Шесси, 30-й километр, г. Аутль (табл. 4). Помимо этих локалитетов, *N. pontica* найден только в Краснодаре (р. Кубань, Гидрострой, 21.08.1995, коллектор А.А. Стекольников) и на территории агробиостанции Адыгейского университета южнее Майкопа (всего 2 экз., собранных 31.07.1991, коллектор А.А. Стекольников). Кроме того, в большом материале из Алтубинала на 62 экз. *N. pontica* приходится всего 1 экз. *N. sympatrica*. Эти два вида четко отличаются друг от друга, и их диагностика в области симпатрии не представляет каких-либо трудностей (рис. 43). Заметим, впрочем, что на всем материале граница между видами несколько размывается (рис. 44).



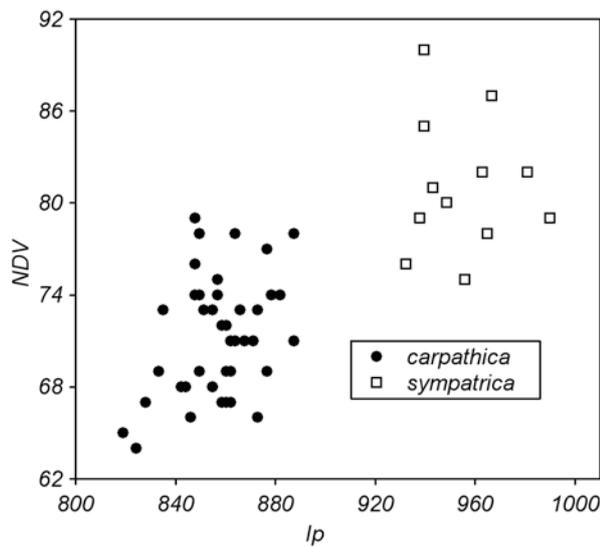
**Рисунок 43.** Сумма длин ног ( $I_p$ ) и число щетинок идиосомы (NDV) у *Neotrombicula pontica* и *N. sympatrica* в точках симпатрии.



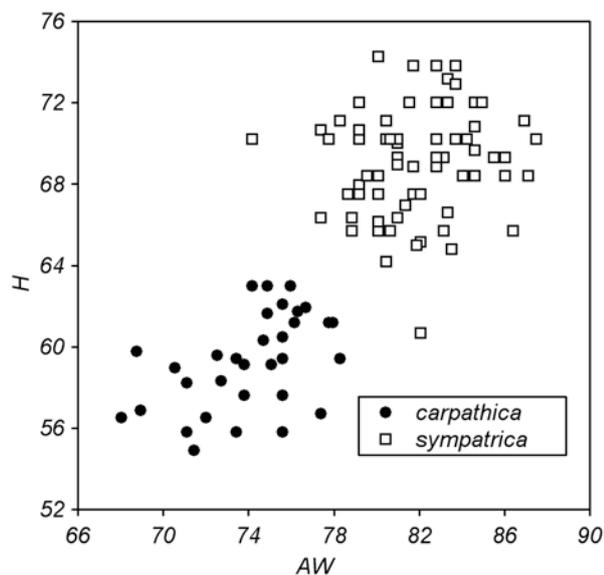
**Рисунок 44.** Сумма длин ног ( $I_p$ ) и число щетинок идиосомы (NDV) у *Neotrombicula pontica* и *N. sympatrica* (весь наличный материал).

*Neotrombicula sympatrica* / *N. carpathica*. Такой тип совместной встречаемости отмечен в следующих 4 точках: р. Пшеха, оз. Псенодах, приют Ачишхо, 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. 45, 46).



**Рисунок 45.** Сумма длин ног ( $I_p$ ) и число щетинок идиосомы (NDV) у *Neotrombicula carpathica* и *N. sympatrica* в области симпатрии (оз. Псенодах).



**Рисунок 46.** Ширина щита впереди (AW) и длина плечевых щетинок (H) у *Neotrombicula carpathica* и *N. sympatrica* в областях симпатрии (р. Пшеха, приют Ачишхо, хр. Аибга).

Обособленная форма *N. sympatrica* (оз. Псенодах) отличается от остального западнокавказского материала по этому виду более крупным щитом (промеры AW, PW, SB, ASB, PSB, SD, P-PL), более короткими щетинками щита и идиосомы (промеры AM, AL, PL, H,  $D_{\min}$ ,  $D_{\max}$ ) и большим числом щетинок идиосомы (NDV).

Показатели длины ног (Ip и TaIII) у этой формы также достаточно достоверно (на уровне значимости 0.05) больше, чем в среднем по основному материалу. А материал по *N. carpathica* из того же места, напротив, относится к числу «мелких» (прежде всего по длине ног) 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* (р. Пшеха, приют Ачишхо, хр. Аибга) отличается от остального материала более узким щитом (промеры AW-SB), более короткими щетинками (AM-D<sub>max</sub>) и меньшим 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 является локальным различием: она отличает обособленную форму *N. carpathica* как от симпатрической популяции *N. sympatrica*, так и от типичных представителей своего собственного вида. Виды в целом по этому признаку неразличимы. Наконец, показатель m-t вносит отрицательный вклад в различение этих популяций. *Neotrombicula 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*.

***Neotrombicula pontica* / *N. carpathica*.** Эта пара найдена только в одном месте сбора (Гузерипись), причем материал включает всего по одному экземпляру каждого вида. Поскольку диагностика видов группы *talmiensis* по одному экземпляру не всегда обеспечивает абсолютно точный результат, существование симпатрии такого типа может быть подвергнуто сомнению.

### **5.1.2. Распределение по хозяевам в точках симпатрии**

*Neotrombicula pontica* был собран на мышах трех видов – полевая мышь *Apodemus agrarius* (Pallas), лесные мыши *A. ponticus* Sviridenko и *A. uralensis* (Pallas) – а также на кустарниковых полевках *Microtus (Terricola) daghestanicus* Schidlowski и *M. (T.) majori* Thomas. *Neotrombicula sympatrica* собран на тех же

хозяевах, а кроме того, найден на снежных полевках *Chionomys gud* (Satunin) и *Ch. nivalis* (Martins). В Киргизии, помимо не определенных до вида лесных мышей подрода *Apodemus* (*Sylvaemus*), он паразитирует на серебристой полевке *Alticola argentatus* (Severtzov) и туркестанской крысе *Rattus turkestanicus* (Satunin). *Neotrombicula carpathica* в пределах Западного Кавказа собран также на лесных мышах, обоих упоминавшихся видах *Microtus* и снежной (гудаурской) полевке *Ch. gud* (Стекольников, 2001б). Таким образом, списки хозяев у этих видов клещей достаточно близки. *Neotrombicula pontica* не найден на снежных полевках – это связано с тем, что данный вид, в отличие от *N. carpathica* и *N. sympatrica*, не заходит в горы настолько высоко, чтобы он мог достичь зоны обитания снежной полевки. Отсутствие *N. pontica* и *N. carpathica* на серебристой полевке и туркестанской крысе свидетельствует только о более узких, чем у *N. sympatrica*, ареалах этих видов, не пересекающихся с ареалами упомянутых хозяев. Отсутствие *N. carpathica* на полевой мыши, вероятно, связано с недостаточным объемом сборов.

Рассмотрим количественные показатели приуроченности этих видов клещей к различным родам хозяев. Табл. 25 ясно показывает, что *N. sympatrica* в местах симпатрии с *N. pontica* почти не встречается на *Microtus*. *Neotrombicula pontica* в большем количестве встречается на *Microtus*, чем на *Apodemus*, однако это различие недостоверно. Вне области симпатрии *N. pontica* найден в достаточном количестве только в Краснодаре, но в данном месте не были обнаружены виды рода *Microtus*, поэтому эти сборы ничего не говорят о распределении по хозяевам. *Neotrombicula sympatrica* в точках симпатрии с *N. carpathica* также чаще встречается на *Apodemus*, но здесь эта приуроченность не является такой же строгой (табл. 26). Малый объем материала не позволяет оценить ее достоверность. *Neotrombicula carpathica* распределяется по хозяевам примерно так же, как *N. pontica*: он встречается как на *Microtus*, так и на *Apodemus*, однако на *Microtus* несколько чаще. Вне областей симпатрии ни о какой приуроченности *N. sympatrica* к *Apodemus* говорить вообще не приходится (табл. 27). Нередко на *Microtus* (как и на других полевках) собранного материала оказывается даже больше. Таким образом, приуроченность к *Apodemus* – локальная особенность *N. sympatrica*, наблюдающаяся, видимо, только в области симпатрии этого вида и *N. pontica*.

**Таблица 25.** Распределение *Neotrombicula pontica* и *N. sympatrica* по хозяевам в точках симпатрии.

Место	Хозяин	<i>pontica</i>	<i>sympatrica</i>
Пшада	<i>Apodemus</i>	10	5
	<i>Microtus</i>	6	0
Собер-Баш	<i>Apodemus</i>	14	4
	<i>Microtus</i>	23	0
Чинары	<i>Apodemus</i>	12	2
	<i>Microtus</i>	17	0
Семашхо	<i>Apodemus</i>	67	27
	<i>Microtus</i>	16	0
30-й км	<i>Apodemus</i>	0	3
	<i>Microtus</i>	2	0
Аутль	<i>Apodemus</i>	5	7
	<i>Microtus</i>	19	1
Горячий Ключ	<i>Microtus</i>	19	1
Малая Собачка	<i>Apodemus</i>	18	12
Анастасиевка	<i>Apodemus</i>	8	20
Шесси	<i>Apodemus</i>	1	6
Алтубинал	<i>Microtus</i>	62	1
Итого:		299	89
	<i>Apodemus</i>	135	86
	<i>Microtus</i>	164	3

**Таблица 26.** Распределение *Neotrombicula sympatrica* и *N. carpathica* по хозяевам в точках симпатрии.

Место	Хозяин	<i>sympatrica</i>	<i>carpathica</i>
Пшеха	<i>Apodemus</i>	19	0
	<i>Microtus</i>	2	6
Псенодах	<i>Apodemus</i>	1	0
	<i>Microtus</i>	5	79
	<i>Chionomys</i>	6	0

Продолжение таблицы

Приют Ачишхо	<i>Apodemus</i>	9	0
	<i>Chionomys</i>	2	11
Аибга	<i>Apodemus</i>	57	21
	<i>Microtus</i>	0	2

**Таблица 27.** Распределение *Neotrombicula sympatrica* по хозяевам вне областей симпатрии.

Место	Хозяин	Экз.
Прохладный	<i>Apodemus</i>	7
	<i>Microtus</i>	5
Лаура	<i>Apodemus</i>	6
	<i>Microtus</i>	7
Турция	<i>Apodemus</i>	7
	<i>Microtus</i>	11
Сары-Челек	<i>Apodemus</i>	3
	<i>Alticola</i>	16
	<i>Rattus</i>	8
Ала-Арча	<i>Apodemus</i>	18
	<i>Alticola</i>	5
Аламедин	<i>Apodemus</i>	6
	<i>Alticola</i>	10
Итого:		153
	<i>Apodemus</i>	76
	<i>Microtus</i>	30
	<i>Chionomys</i>	8
	<i>Alticola</i>	31
	<i>Rattus</i>	8

Наличие предпочтений относительно того или иного хозяина у краснотелок объясняют соответствием экологических особенностей данного вида клещей и данной группы позвоночных-хозяев (Кудряшова, 1998). Например, у них могут совпадать места обитания. Так, пещерные краснотелки будут паразитировать прежде всего на летучих мышах и только случайно могут встретиться на других

хозяевах. Вероятно, в нашем случае какая-то особенность условий среды в местах совместного обитания *N. pontica* и *N. sympatrica* приводит к уходу готовых к нападению на хозяина голодных личинок *N. sympatrica* из сферы активности кустарниковых полевков. Это может быть сравнительно высокая или, наоборот, низкая степень увлажнения почвы, толщина подстилки, плотность травяного покрова и т.д. Возможно, менее густой покров из щетинок *N. sympatrica* хуже способен выполнять функцию «пластрона» (Шатров, 2000), защищающего от капельной влаги. Можно также предположить и то, что менее густой хетом, наоборот, хуже защищает от чрезмерной потери влаги путем транспирации.

Известно, что лесные мыши и полевки значительно различаются по характеру двигательной активности. Полевки более привязаны к своим норам, и их наземная деятельность часто сводится к небольшим перебежкам от норы до кормовой площадки по одним и тем же маршрутам (Наумов, 1948). Мыши перемещаются по поверхности почвы на значительные расстояния с целью поиска корма, обследования и охраны территории (Карулин и др., 1976). Они часто передвигаются прыжками и меньше, чем полевки, соприкасаются с подстилкой (Шлугер, 1961). Эти различия особенно сильны, если сравнивать мышей с кустарниковыми полевками, которым в большей степени, чем другим представителям рода *Microtus*, свойствен подземный облик и образ жизни (Огнев, 1950). В частности, у лесных мышей по сравнению с *M. majori* выше темп передвижения по индивидуальному участку и более выражена миграционная активность (Ларина, Тарасов, 1979). Предположим, что голодные личинки *N. sympatrica* нападают на хозяина с травы или с нижнего яруса подлеска, а *N. pontica* – с поверхности почвы или даже в толще почвы и подстилки. Тогда для *N. sympatrica* вероятность встречи с мышами будет больше, чем с полевками, а *N. pontica* может нападать и на тех, и на других. Активно прочесывающие траву многочисленные мыши могут собрать на себя практически всех находящихся там клещей, прежде чем через тот же участок пробежит хотя бы одна полевка.

Подобным образом объясняли различия в хозяйинной приуроченности некоторых иксодовых клещей. Чем выше расположен «ярус активного подстерегания» у того или иного вида клеща (или отдельной фазы онтогенеза), тем менее вероятно его нападение на передвигающихся в подстилке бурозубок и более

вероятно – на мышей, а затем на лазающих по траве мышовок и бурундуков (Шлугер, 1961). Различия в высоте концентрации подстерегающих хозяина клещей Шлугер также связывала с неодинаковой степенью влаголюбивости разных фаз и видов последних.

Следует принять во внимание также различия в суточной активности зверьков. Мыши намного активнее полевков ночью, в то время как днем, наоборот, полевки активнее мышей (Ларина, Тарасов, 1979). Но в разное время суток различны и микроклиматические условия на поверхности почвы (выпадение росы и пр.). А это в свою очередь может приводить к изменениям локализации свободных личинок клещей. В результате и складывается наблюдаемая нами картина распределения *N. sympatrica* по хозяевам. Разумеется, это только предварительные соображения: сведения по экологии краснотелок пока слишком скудны, чтобы строить более определенные гипотезы.

### **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 не вследствие какого бы то ни было взаимодействия между ними, а за счет сочетания следующих двух факторов: наличия внутривидовой экогеографической изменчивости и несовпадения требований к условиям среды у сравниваемых видов.

Как было показано в главе 3, и у *N. sympatrica*, и у *N. pontica* наблюдается зависимость общего размера (включающего и показатели числа щетинок) от высоты над уровнем моря. 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 выборка *N. pontica* с предельно малым числом щетинок (из Краснодара), которые по этому признаку представляют переход между данными видами и размывают границу между ними.

Несколько иной случай представляют симпатрические отношения *N. carpathica* и *N. sympatrica*. Первый вид на Кавказе является высокогорным: он встречается преимущественно там, где кончается лес и начинаются открытые пространства, например, субальпийские луга. Второй вид – горно-лесной (именно на Кавказе: азиатские популяции *N. sympatrica* достаточно обособлены как по морфометрическим, так и по экологическим показателям). Оба вида встречаются вместе лишь в небольшом числе пунктов, и в каждом из них условия нетипичны для одного из видов. 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 Фиштинского ледника – самого западного на Кавказе. Можно предположить, что эти условия близки к границе интервала возможного выживания *N. sympatrica*, что и приводит к возникновению аберрантной 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 типично лесные станции на высоте около 1000 метров, в целом нехарактерные теперь уже для *N. carpathica*. Можно предположить, что какие-то особенности среды в лесной зоне южного макросклона Главного хребта являются неблагоприятными для *N. carpathica* и мешают его более глубокому проникновению в Закавказье. Они же, вероятно, способствовали образованию аберрантной формы (с узким щитом и короткими щетинками) на границе области выживания вида.

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

Как отмечалось в главе 3.2.3, на Кавказе род *Hirsutiella* представлен тремя видами: *H. alpina*, *H. steineri* и *H. llogorensis*. Проведение границы между этими видами, различающимися практически только по размеру, представляет собой проблему, которая окончательно еще не решена (Стекольников, 2001в, 2003). Между тем, в некоторых случаях отличия между симпатрическими популяциями *Hirsutiella* оказываются исключительно сильными. Так, в одном случае (Дагестан, Мурада, 1500 м) все три вида обнаружены вместе, причем они встречались на

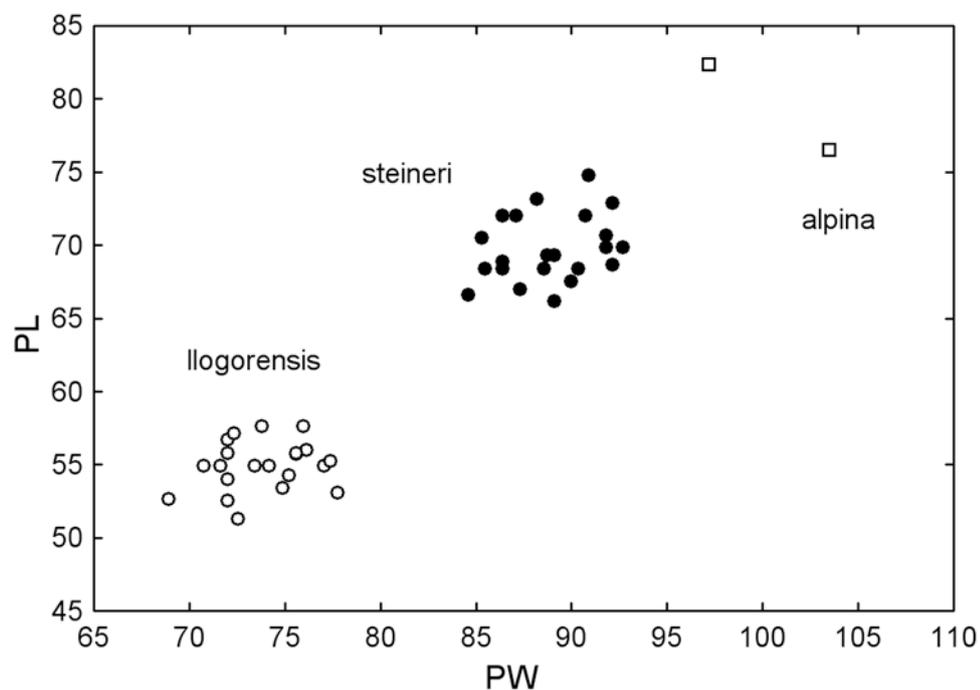
одних и тех же особях хозяина (табл. 28). При этом различия между ними были очевидны уже по отдельным промерам (рис. 47). Это особенно явное свидетельство их видовой самостоятельности.

**Таблица 28.** Материал по *Hirsutiella* из окрестностей села Мурада (Дагестан). Коллектор А.Б. Шатров, 15-18.07.1988, определение хозяев приводится по полевым данным коллектора.

Вид	Препарат	Полевой №	Хозяин	Дата сбора
<i>Alpina</i>	194 верх. лев. экз.	707	<i>Chionomys gud</i>	16.07.1988
<i>Alpina</i>	200 лев. верх. экз.	711	<i>Chionomys gud</i>	16.07.1988
<i>llogorensis</i>	175 верх. прав. экз.	-	<i>Apodemus sylvaticus</i>	15.07.1988
<i>llogorensis</i>	175 верх. экз.	-	<i>Apodemus sylvaticus</i>	15.07.1988
<i>llogorensis</i>	197 ниж. экз.	-	<i>Apodemus sylvaticus</i>	16.07.1988
<i>llogorensis</i>	197 прав. верх. экз.	-	<i>Apodemus sylvaticus</i>	16.07.1988
<i>llogorensis</i>	198 верх. экз.	-	<i>Apodemus sylvaticus</i>	16.07.1988
<i>llogorensis</i>	199 верх. прав. экз.	-	<i>Apodemus sylvaticus</i>	16.07.1988
<i>llogorensis</i>	199 верх. сред. экз.	-	<i>Apodemus sylvaticus</i>	16.07.1988
<i>llogorensis</i>	167 ниж. экз.	715	<i>Apodemus sylvaticus</i>	16.07.1988
<i>llogorensis</i>	167 прав. экз.	715	<i>Apodemus sylvaticus</i>	16.07.1988
<i>llogorensis</i>	169 экз. 1	715	<i>Apodemus sylvaticus</i>	16.07.1988
<i>llogorensis</i>	170 верх. экз.	715	<i>Apodemus sylvaticus</i>	16.07.1988
<i>llogorensis</i>	170 ниж. экз.	715	<i>Apodemus sylvaticus</i>	16.07.1988
<i>llogorensis</i>	170 прав. экз.	715	<i>Apodemus sylvaticus</i>	16.07.1988
<i>llogorensis</i>	182 верх. экз.	717-725	<i>Apodemus flavicollis</i> ?	17.07.1988
<i>llogorensis</i>	184 лев. экз.	717-725	<i>Apodemus flavicollis</i> ?	17.07.1988
<i>llogorensis</i>	186 верх. экз.	717-725	<i>Apodemus flavicollis</i> ?	17.07.1988
<i>llogorensis</i>	188 ниж. экз.	717-725	<i>Apodemus flavicollis</i> ?	17.07.1988
<i>llogorensis</i>	191 сред. экз.	717-725	<i>Apodemus flavicollis</i> ?	17.07.1988
<i>llogorensis</i>	179 лев. экз.	728	<i>Apodemus flavicollis</i>	18.07.1988
<i>llogorensis</i>	180 ниж. экз.	728	<i>Apodemus flavicollis</i>	18.07.1988
<i>llogorensis</i>	178 верх. сред. экз.	711	<i>Chionomys gud</i>	16.07.1988
<i>steineri</i>	174 лев. сред. экз.	-	<i>Apodemus sylvaticus</i>	15.07.1988
<i>steineri</i>	174 прав. экз.	-	<i>Apodemus sylvaticus</i>	15.07.1988
<i>steineri</i>	175 верх. лев. экз.	-	<i>Apodemus sylvaticus</i>	15.07.1988

## Продолжение таблицы

<i>steineri</i>	198 ниж. экз.	-	<i>Apodemus sylvaticus</i>	16.07.1988
<i>steineri</i>	199 ниж. экз.	-	<i>Apodemus sylvaticus</i>	16.07.1988
<i>steineri</i>	170 лев. экз.	715	<i>Apodemus sylvaticus</i>	16.07.1988
<i>steineri</i>	171 ниж. лев. экз.	729	<i>Apodemus sylvaticus</i>	18.07.1988
<i>steineri</i>	184 прав. верх. экз.	717-725	<i>Apodemus flavicollis</i> ?	17.07.1988
<i>steineri</i>	184 сред. экз.	717-725	<i>Apodemus flavicollis</i> ?	17.07.1988
<i>steineri</i>	186 2-й снизу экз.	717-725	<i>Apodemus flavicollis</i> ?	17.07.1988
<i>steineri</i>	186 ниж. экз.	717-725	<i>Apodemus flavicollis</i> ?	17.07.1988
<i>steineri</i>	186 прав. экз.	717-725	<i>Apodemus flavicollis</i> ?	17.07.1988
<i>steineri</i>	186 сред. экз.	717-725	<i>Apodemus flavicollis</i> ?	17.07.1988
<i>steineri</i>	188 сред. лев. экз.	717-725	<i>Apodemus flavicollis</i> ?	17.07.1988
<i>steineri</i>	188 сред. прав. экз.	717-725	<i>Apodemus flavicollis</i> ?	17.07.1988
<i>steineri</i>	191 лев. экз.	717-725	<i>Apodemus flavicollis</i> ?	17.07.1988
<i>steineri</i>	194 верх. прав. экз.	707	<i>Chionomys gud</i>	16.07.1988
<i>steineri</i>	196 верх. экз.	707	<i>Chionomys gud</i>	16.07.1988
<i>steineri</i>	176 верх. экз.	711	<i>Chionomys gud</i>	16.07.1988
<i>steineri</i>	176 ниж. сред. экз.	711	<i>Chionomys gud</i>	16.07.1988
<i>steineri</i>	178 верх. лев. экз.	711	<i>Chionomys gud</i>	16.07.1988
<i>steineri</i>	200 прав. верх. экз.	711	<i>Chionomys gud</i>	16.07.1988



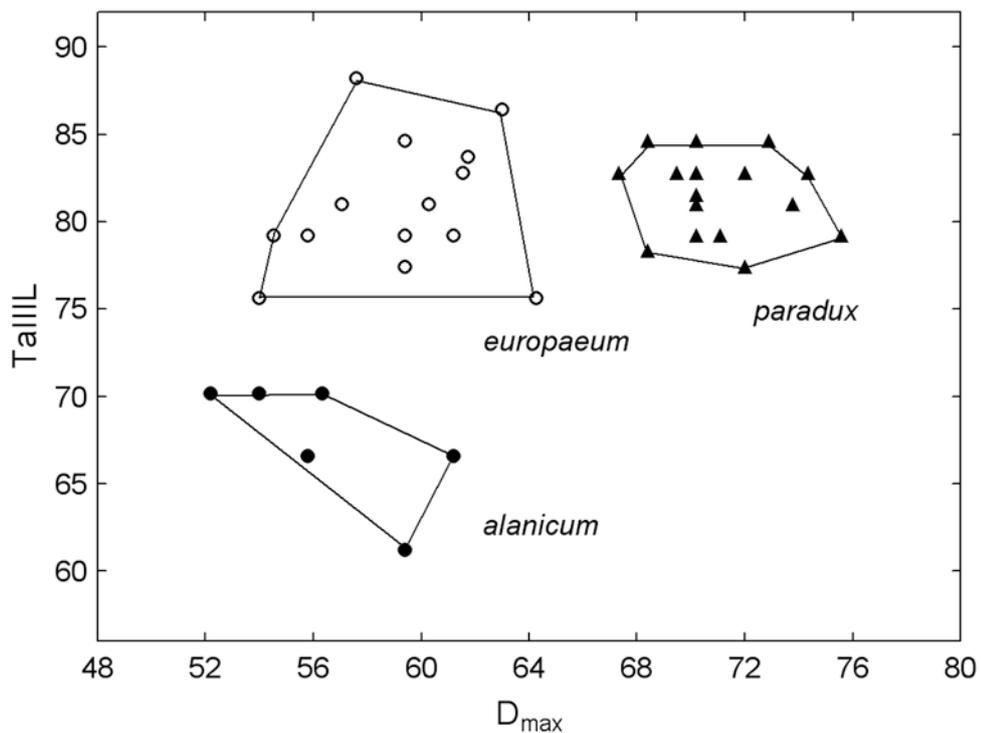
**Рисунок 47.** Ширина щита сзади (PW) и длина постеролатеральных щетинок щита (PL) у *Hirsutiella llogorensis*, *H. steineri* и *H. alpina* из окрестностей села Мурада (Дагестан).

*Hirsutiella alpina* и *H. steineri* встречались вместе, кроме того, в Северной Осетии (Цей), Турции (Зигана, 1700 м) и Краснодарском крае (хр. Аибга, 2000 м). В последнем случае также зафиксировано паразитирование разных видов на одной особи хозяина. Совместное обитание *H. alpina* и *H. llogorensis* отмечено в Дагестане (Хнов), а достоверные случаи симпатрии *H. steineri* и *H. llogorensis* наблюдаются в Дагестане (Тлох, Ашильта) и Краснодарском крае (Третья Рота). Кроме того, для некоторых выборок из Краснодарского края (пер. Псеашха, кордон Ачипсе, хр. Аибга) трудно установить, имеем ли мы дело с симпатрией или с внутривидовым экологическим диморфизмом *H. steineri*, который рассматривался выше (4.1), поскольку все они включают всего по 2-4 экз. Достоверная симпатрия иногда (Тлох) тоже осложняется наличием мелких форм *H. steineri*, близких по морфометрическим показателям к *H. llogorensis*.

Все три вида отличаются по хозяйинной специфичности и приуроченности к тем или иным станциям. *Hirsutiella alpina*, по-видимому, обитает только на осыпях и соответственно паразитирует почти исключительно на *Chionomys* и *Cricetulus migratorius* (Pallas). Только один раз (Зигана, 1700 м) он встречен на крупных мышах *Apodemus mystacinus* (Danford et Alston). *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 подрода *Microtus* (*Terricola*). *Hirsutiella llogorensis*, как уже отмечалось, лесной вид. На *Chionomys* он достаточно редко попадает в Дагестане. Эти различия сохраняются и в областях симпатрии. Так, в материале из Хнова *H. alpina* (15 экз.) собран только с *Chionomys* и *Cricetulus*, а *H. llogorensis* (7 экз.) – с *Apodemus* (*Sylvaemus*) sp. В материале из Мурады оба экземпляра *H. alpina* собраны с *Chionomys*, большинство *H. llogorensis* собраны на *Apodemus* и только 1 экз. на *Chionomys*, а *H. steineri* достаточно часто встречался на хозяевах из обоих родов (табл. 30).

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

Все три вида *Leptotrombidium*, в большом количестве собранные нами на Кавказе (*L. europaeum*, *L. alanicum* и *L. paradux*), встречены вместе в одном пункте на территории Дагестана (Хнов). При этом по крайней мере *L. europaeum* и *L. paradux* с достоверностью отмечены на одной и той же особи хозяина (*Cricetulus migratorius*). *Leptotrombidium alanicum* вместе с *L. europaeum* встречались еще в двух дагестанских пунктах (Ашильта и Ихрек), а *L. alanicum* вместе с *L. paradux* – в ряде мест сбора на территории Краснодарского края (хр. Малый Бамбак, кордон Третья Рота, кордон Ачипсе) и Карачаево-Черкессии (р. Даут). Различия между этими видами в точках симпатрии весьма отчетливы (рис. 48), но значительная географическая изменчивость приводит к тому, что виды в целом различимы довольно плохо.



**Рисунок 48.** Максимальная длина спинных щетинок идиосомы ( $D_{max}$ ) и длина лапки ног III (TaIII) у *Leptotrombidium europaeum*, *L. alanicum* и *L. paradux* из окрестностей села Хнов (Дагестан).

На наш взгляд, наличие симпатрии является важным свидетельством в пользу самостоятельности данных видов, однако вопрос о их таксономическом статусе нуждается в дальнейшем изучении. В частности, необходимо провести

границу между ареалами *L. alanicum* и *L. europaicum* в западной Грузии. Пока в Западном Закавказье, на территории Краснодарского края, найден только *L. alanicum*, а в Турции – только *L. europaicum*. Очевидно, что где-то в промежутке между этими территориями ареалы данных видов должны соприкасаться друг с другом и, вероятно, образовывать область симпатрии.

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

При обработке материалов с лаосской скальной крысы *Laonastes aenigmamus* нами был обнаружен и описан новый род клещей-краснотелок *Laotrombicula*, включающий два симпатрических вида (Stekolnikov, 2014). Этот род близок к родам *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 в средней части щита. В Приложении Б приводятся описания обоих видов.

Различия между этими двумя видами достаточно существенны. *Laotrombicula khunboromi* отличается щитом приблизительно шестиугольной формы, наличием на нем мощных продольных гребней и угловатого выступа заднего края, прижатыми к щиту (но не слитыми с ним) окулярными пластинками, наличием только двух задних стернальных щетинок, четко отделенных от вентральных щетинок идиосомы, а также расположением *microtarsala* I дистально от *tarsala*. Число щетинок идиосомы у *L. khunboromi* составляет 328-362, а сумма длин ног равна 774-851  $\mu\text{m}$ . *Laotrombicula fangumi* обладает щитом полукруглой формы, причем PL сильно сближены с AL. Продольные гребни щита выражены достаточно слабо, а угловатый выступ заднего края отсутствует, окулярные пластинки слиты со щитом. Задние стернальные щетинки не отделены от вентральных щетинок идиосомы, *microtarsala* I расположена рядом и слегка позади от *tarsala*. Число щетинок идиосомы у *L. fangumi* составляет 270-283, а сумма длин ног – 695-711  $\mu\text{m}$ . Кроме того, перисторассеченные дорсальные щетинки идиосомы у *L. fangumi* обладают намного более длинными и тонкими ветвями, чем у *L. khunboromi*.

Типовые экземпляры *L. khunboromi* были собраны с четырех особей хозяина (с полевыми номерами 35, 50, 93 и 99), а голотип и два паратипа *L. fangumi* были собраны, соответственно, на хозяевах с полевыми номерами 99, 50 и 35. Таким образом, эти два вида определенно являются симпатрическими в своем типовом местообитании, хотя их свободноживущие постларвальные фазы, в принципе, могут занимать различные микробиотопы и, таким образом, никогда не встречаться друг с другом.

Обнаружение в единственном местообитании явственно нового рода клещей-краснотелок с двумя симпатрическими видами является довольно необычным случаем, заставляющим вспомнить некоторые особенности фауны краснотелок летучих мышей. Тромбикулиды, на личиночной стадии паразитирующие на пещерных видах летучих мышей, также обитают в пещерах и включают множество своеобразных форм, вероятно, строго локальных. Таковы монотипические роды *Alexfainia* Yunker et Jones, 1961 и *Vergrandia* Yunker et Jones, 1961, обнаруженные в пещерах Панамы (Yunker, Jones, 1961), или монотипичный род *Tectumpilosum* Feider, 1983, описанный из пещеры Cueva de Colón на Кубе (Daniel, Stekolnikov, 2003). Не исключено, что происхождение и эволюция каждого из таких родов связана с одной-единственной изолированной пещерой. Таким же образом, распространение *Laotrombicula* может быть ограничено немногими специфическими изолированными биотопами в их типовом местообитании, относящемся к карстовым скальным образованиям лаосской провинции Кхаммуан.

Несмотря на морфологическое своеобразие рода *Laotrombicula*, его близость к родам *Leptotrombidium* и *Trombiculindus* достаточно очевидна, поскольку он обладает той же комбинацией признаков, относящихся к хетому гнатосомы и ног (fPp = N/N/BNN, лапка пальп 7B, трехветвистый коготь пальп, ветвистая галеальная щетинка и наличие двух genualae I), которая характерна для подавляющего большинства видов из обоих упомянутых родов. Наблюдающееся у *L. fangumi* сближение PL и AL – это тенденция, характерная для *Trombiculindus* (Vercammen-Grandjean, Langston, 1976). *Laotrombicula* также сходен с *Trombiculindus* наличием двух типов дорсальных щетинок идиосомы – опушенных краевых и сильно расширенных и уплощенных центральных. Однако центральные спинные щетинки у *Trombiculindus* имеют листовидную форму, в то время как у

*Laotrombicula* они перисторассеченные. Щетинки сходной формы ранее были обнаружены только у африканского вида *Austrombicula womersleyi* (Lawrence, 1948), относящегося к подсемейству *Leeuwenhoeikiinae* (Lawrence, 1948).

Обращает на себя внимание вариабельность формы щита у *Laotrombicula* (шестиугольный щит у *L. khunboromi* и полукруглый у *L. fangumi*), в то время как обычно в пределах рода краснотелок она достаточно стабильна. В частности, у *Leptotrombidium* и *Trombiculindus* щит приблизительно прямоугольный. Эта редкая особенность, вместе с сильно увеличенным числом щетинок идиосомы и их своеобразной формой, а также такой уникальной чертой *Laotrombicula*, как наличие пилообразных гребней в центральной части щита, позволяет предположить, что мы застали этот род на начальной стадии его эволюции, когда его распространение все еще ограничено местом происхождения.

## ГЛАВА 6. ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ПРОБЛЕМЫ ДИАГНОСТИКИ

Во всех рассмотренных в настоящей работе группах близких видов, различающихся только по морфометрическим признакам (род *Hirsutiella*, группы видов *Neotrombicula minuta*, *N. talmiensis*, *N. vulgaris*, *N. autumnalis*, кавказские виды *Leptotrombidium*) возникают проблемы диагностики, когда необходимо решить три взаимосвязанные задачи:

1. Распределение наличных экземпляров или выборок между близкими видами;
2. Поиск признаков, разграничивающих данные виды;
3. Установление правила для идентификации нового материала.

Проблематичность ситуации заключается в том, что изменчивость в пределах одного или нескольких видов делает неочевидным как состав каждого вида, так и пограничные значения диагностических признаков. Отметим, что весь класс методов, которые можно отнести к дискриминантному анализу, решает только вторую и третью из этих задач: он опирается на некоторую классификацию материала, априори заданную исследователем. Для того чтобы такую классификацию построить, можно применить кластерный анализ, однако и он в сложных случаях не дает однозначного и убедительного результата.

В настоящей работе решение проблем диагностики будет выполнено на примере группы видов *Neotrombicula minuta*. Изменчивость ее наиболее распространенного вида, *N. scrupulosa*, была рассмотрена выше (3.1.3).

### 6.1. Обзор группы *Neotrombicula minuta*

В состав этой группы нами были включены следующие виды (Stekolnikov, Klimov, 2010):

#### ***Neotrombicula agriotricha* Stekolnikov, 1994**

Стекольников, 1994: 198, рис. 3, 4 (Туркменистан; голотип и паратипы в ЗИН РАН).

**Изученный материал:** 11 личинок (голотип и 10 паратипов), Туркменистан, Сюнт-Хасардагский заповедник, ущелье Ай-Дере, октябрь 1982, с *Apodemus sylvaticus*, коллектор Е.В. Другова.

***Neotrombicula anax* Audy et Womersley, 1957**

Audy, Womersley, 1957: 363, figs 6, 7 [Индия, Кашмир; голотип в Музее Южной Австралии (Аделаида, Австралия), паратипы там же, в Британском музее естественной истории (Лондон, Британия), Национальном музее естественной истории (Вашингтон, США) и в других учреждениях]; Fernandes, Kulkarni, 2003: 269, fig. 87.

**Распространение:** Индия: Джамму и Кашмир, Химачал-Прадеш, Уттаракханд (Fernandes, Kulkarni, 2003); Китай: Тибет (Wen, 1984b).

Морфометрические данные:

1. Средние значения для голотипа и 11 паратипов (Audy, Womersley, 1957);
2. Средние значения для 10 экземпляров из Национального института вирусологии (NIV, Пуна, Индия) (Fernandes & Kulkarni, 2003).

***Neotrombicula balcanica* Kolebinova, 1973**

Kolebinova, 1973: 695, figs. 1-6 [Болгария; голотип и паратипы в Институте зоологии Болгарской академии наук (София, Болгария)]; Колебинова, 1992: 92, рис. 46.

**Замечания.** Основываясь на первоописании, можно отметить, что этот вид практически идентичен *N. ovalis*. Различия некоторых промеров щита (PW и SB) и длин скутальных щетинок (AM, AL и PL) могут интерпретироваться как географическая изменчивость (табл. 29). Различия по длине ног, очевидно, определяются тем обстоятельством, что Колебинова измеряла только свободную часть конечности, без коксы (Стекольников, 2001в). Таким образом, *N. balcanica* является вероятным синонимом *N. ovalis*.

**Таблица 29.** Значения 9 вероятных диагностических признаков у *Neotrombicula balcanica* [по Колебиновой (1992)] и *N. ovalis* (наши промеры двух синтипов).

	<i>N. balcanica</i> (n = 6)	<i>N. ovalis</i> (n = 2)
PW	88-91	89, 99
SB	28-30	31, 34
AM	38-50	33, -
AL	38-47	34, 35
PL	50-58	47, -
Pa	263-290	335, -
Pm	245-252	281, 288
Pp	278-283	322, 337
Ip	786-823	960, -

***Neotrombicula corvi* Kolebinova, 1971**

Kolebinova, 1971b: 788, fig. 2 [Болгария; голотип в Институте зоологии Болгарской академии наук (София, Болгария)]; 1992: 94, рис. 47; Stekolnikov, 2008: 24.

**Замечания.** Этот вид, описанный по единственному экземпляру, вероятно конспецифичен *N. scrupulosa* (Stekolnikov, 2008).

***Neotrombicula digenuala* Schluger, 1967**

Шлугер, 1967: 45, рис. 4 (Украина, Одесская обл.; синтипы в ЗММУ); Кудряшова, 1998: 193, рис. 151.

**Распространение:** Украина: Одесская и Херсонская области.

**Изученный материал:** Два синтипа (№ 2484), Украина, Одесская обл. (этикетка: «Измаильская обл., Кантемир»), коллектор Е.Г. Шлугер.

***Neotrombicula irata* Kudryashova, 1993**

Kudryashova, 1993: 6, fig. 2 (Кыргызстан, Ошская обл., голотип и паратипы в ЗММУ); Стекольников, 1995: 264; Кудряшова, 1998: 194, рис. 152.

**Изученный материал:** голотип и 5 паратипов, Кыргызстан, Ошская обл., Узгенский р-н, Кара-Шоро, 20-21.09.1974, с *Apodemus sylvaticus* и *Cricetulus migratorius* (Pallas), коллектор С.Н. Рыбин.

***Neotrombicula kubanensis* Stekolnikov, 2008**

Stekolnikov, 2008: 24, figs. 10-18 (Краснодарский край; голотип и паратипы в ЗИН РАН].

**Изученный материал:** голотип и 6 паратипов, Россия, Краснодарский край.

***Neotrombicula lubrica* Kudryashova, 1993**

Kudryashova, 1993: 4, fig. 1 (Таджикистан; голотип и паратипы в ЗММУ); Стекольников, 1995: 263; Кудряшова, 1998: 195, рис. 153; Daniel, Stekolnikov, 2005: 284. *Neotrombicula dimidiata* Stekolnikov, 1995: 258, рис. 6, 7. (Туркменистан и Таджикистан; голотип и паратипы в ЗИН РАН).

**Распространение:** Таджикистан, Пакистан (Daniel, Stekolnikov, 2005), Туркменистан (Стекольников, 1995).

**Изученный материал:** Типовой материал (в скобках указаны место хранения и число изученных экземпляров): голотип и 8 паратипов *N. lubrica* (ЗММУ, 9), Таджикистан, Горно-Бадахшанская автономная обл., 137 км восточнее Хорога (вероятно, в районе перевала Койтезек); голотип и 64 паратипа *N. dimidiata* (ЗИН РАН, 65), Туркменистан, Сюнт-Хасардагский заповедник, ущелья Галалигез, Пархай и Ай-Дере.

**Дополнительный материал:** Таджикистан, Горно-Бадахшанская автономная обл., Ванчский р-н, Вишхарвак (ЗИН РАН, 5); Орджоникидзебадский р-н, Сары-Хосор (ЗММУ, 15); Пакистан, Восточный Гиндукуш, гора Тирич-Мир (ЗИН РАН, 11).

***Neotrombicula lucida* Kudryashova, 1993**

Kudryashova, 1993: 11, fig. 3 (Кыргызстан, Ошская обл., голотип и паратипы в ЗММУ); Стекольников, 1995: 264; Кудряшова, 1998: 196, рис. 154.

**Распространение:** Кыргызстан, Таджикистан.

**Изученный материал:** Типовой материал: 1 паратип, № К-196-1409, Кыргызстан, 7 км юго-западнее Оша, 11.10.1967, с *Meriones lybicus* Lichtenstein, коллектор С.Н. Рыбин.

**Дополнительный материал:** 3 личинки, препараты этикетированы как

“*Neotrombicula minuta*” (ЗММУ, №№ 5220, 5222 и 5226), Таджикистан, Хатлонская обл., Дангаринский р-н, Оксу (Ак-Су), 29.11 и 1.12.1965, с *Blanfordimys afghanus* (Thomas), коллектор Г.С. Давыдов, определил А.А. Стекольников.

***Neotrombicula minuta* Schluger, 1966**

Шлугер, 1966: 208 (Украина, Одесская обл.; лектотип и паралектотипы в ЗММУ); Стекольников, 1995: 251, рис. 1; Кудряшова, 1998: 192, рис. 150 (обозначен лектотип).

**Распространение:** Украина: Одесская и Херсонская области.

**Изученный материал:** лектотип и 14 паралектотипов, Украина, Одесская обл. (этикетка: «Измаильская обл., Кантемир»), коллектор Е.Г. Шлугер.

***Neotrombicula ovalis* Schluger et Davidov, 1967**

Шлугер, Давыдов, 1967: 24, рис. 8 (Таджикистан; синтипы в ЗММУ); Кудряшова, 1998: 197, рис. 155.

**Изученный материал:** 2 синтипа (№№ 2200 и 2201), Северный Таджикистан, 28.02.1960, с *Apodemus sylvaticus*, коллектор Г.С. Давыдов, определение Е.Г. Шлугер. Оба препарата с надписью «тип».

***Neotrombicula scrupulosa* Kudryashova, 1993**

Kudryashova, 1993: 21, fig. 8 (Монголия; голотип и паратипы в ЗММУ); Стекольников, 1995: 252, рис. 2; Кудряшова, 1998: 197, рис. 156.

**Распространение:** Монголия, Казахстан, Россия (Адыгея, Дагестан, Башкирия, Алтайский край, Республика Алтай, Тува) (Стекольников, 1995), Турция, Армения, Кыргызстан, Краснодарский край, Карачаево-Черкессия, Кабардино-Балкария, Северная Осетия (Stekolnikov, Klimov, 2010).

**Изученный материал:** перечислен выше (3.1.3).

***Neotrombicula uraliensis* Kudryashova, 1993**

Kudryashova, 1993: 11, fig. 4 (Казахстан; голотип и паратипы в ЗММУ); Стекольников, 1995: 264; Кудряшова, 1998: 198, рис. 157.

**Изученный материал:** 3 паратипа (№№ 51, 296 и 704), Казахстан,

Атырауская обл. (этикетка: «Гурьевская обл.»), 40 км северо-восточнее Махамбета, октябрь 1968, с *Rhombomys opimus* (Lichtenstein), коллектор Н.И. Кудряшова.

***Neotrombicula urartensis* Stekolnikov, 2008**

Stekolnikov, 2008: 22, figs. 1-9 (Армения, Мусаэлян; голотип и паратипы в ЗИН РАН).

*Neotrombicula corvi* (non Kolebinova, 1971): Стекольников, 1995: 262 (ошибочное определение).

**Изученный материал:** Армения: голотип, 7 паратипов и 9 дополнительных экз. (6 из Амасии, 1 из Сарнахпюра и 2 из Агарцина).

При изучении порядка группировки видов и форм группы *minuta* использовались те же 17 переменных, что и при изучении внутривидовой изменчивости *N. scrupulosa*: AW, PW, SB, ASB, PSB, P-PL, AP, AM, AL, PL, H, D<sub>min</sub>, D<sub>max</sub>, D<sub>1-4</sub> (число плечевых щетинок + число дорсальных щетинок идиосомы в первых 4-х рядах), VC (число всех остальных щетинок идиосомы, кроме стернальных), TaIII и dmt. Морфометрические данные *N. anax* взяты из следующих работ: Audy, Womersley (1957), Fernandes, Kulkarni (2003). Поскольку в них не использовался показатель P-PL, нами были вычислены приблизительные значения этого промера по формуле:

$$P-PL = SD - \sqrt{AP^2 - \left(\frac{PW - AW}{2}\right)^2}$$

предполагающей, что щит представляет из себя пятиугольник. Показатель dmt был измерен по рисункам в указанных работах.

Для проверки возможности включения в модель счетных переменных, а именно показателей числа щетинок (D<sub>1-4</sub> и VC), были выполнены следующие предварительные варианты анализа главных компонент:

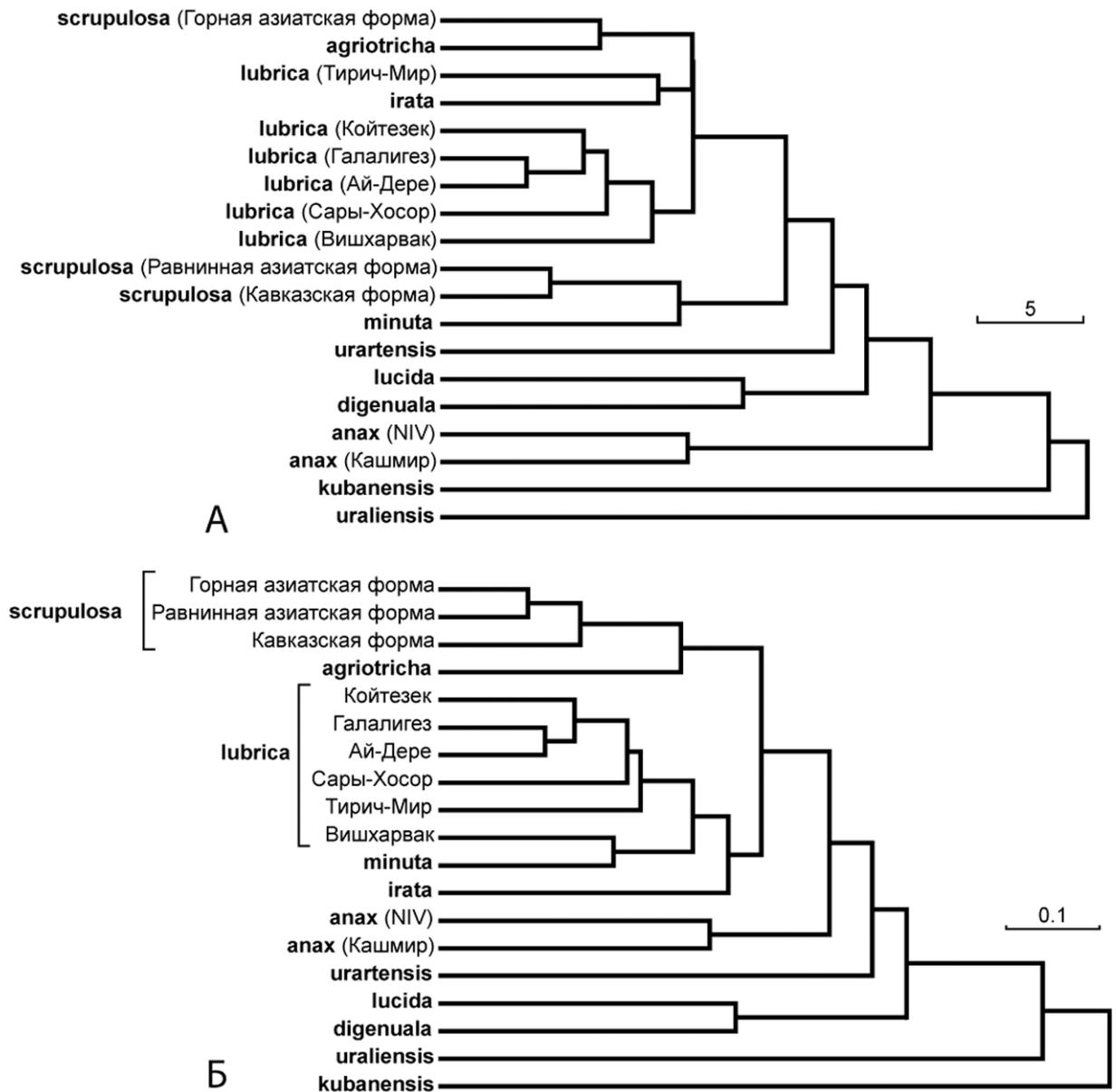
1. С трактовкой промеров как метрических, а чисел щетинок – как категориальных переменных;
2. Тот же вариант, но с введенной поправкой на размер (деление на геометрическое среднее) для всех промеров;
3. С трактовкой и промеров, и чисел щетинок как метрических переменных;

4. Тот же вариант, но с введенной поправкой на размер (деление на геометрическое среднее) для всех переменных, включая счетные.

Поскольку результаты анализа в этих вариантах не особенно отличались, можно заключить, что счетные переменные в нашем случае ведут себя так же, как и метрические.

Затем, для установления порядка группировки изученных выборок, к матрице эвклидовых расстояний между их центроидами (по всем указанным выше переменным) был применен кластерный анализ по алгоритму средней связи (UPGMA). В первый вариант анализа были включены исходные переменные, во второй – переменные с введенной поправкой на размер. В первом варианте (рис. 49, А) большинство выборок *N. lubrica* сформировало особый кластер, включающий типовую серию этого вида (Койтезек), экземпляры из Таджикистана (Сары-Хосор и Вишхарвак), а также типовую серию синонимичного вида *N. dimidiata* из Туркменистана (Галалигез и Ай-Дере). Однако формы *N. scrupulosa* оказались распределенными между разными кластерами.

В отличие от этого, в анализе с поправкой на размер (рис. 49, Б) все выборки *N. scrupulosa* и все выборки *N. lubrica* собраны вместе, что представляется таксономически осмысленным. Расстояние между типовой серией *N. lubrica* (Койтезек) и типовыми экземплярами *N. dimidiata* (Галалигез) примерно того же порядка, что и расстояние между географическими формами *N. scrupulosa*, и оно гораздо меньше, чем дистанции между такими четко определенными и хорошо распознаваемыми видами, как *N. kubanensis*, *N. uraliensis* и *N. urartensis*. Это подтверждает оправданность сведения *N. dimidiata* в синоним к *N. lubrica* (Stekolnikov, Klimov, 2010). Виды *N. agriotricha* и *N. minuta* морфометрически очень близки, соответственно, к *N. scrupulosa* и *N. lubrica*, но они обладают четкими неметрическими отличиями от этих близких видов, так что их видовая самостоятельность вне сомнений.



**Рисунок 49.** Результаты кластерного анализа для видов, форм и некоторых локальных популяций группы *minuta* (эвклидовы расстояния, UPGMA, приведены масштабные линейки для расстояний объединения). А – анализ с использованием 17 исходных переменных; Б – анализ с использованием 17 трансформированных переменных.

В первоописании *N. dimidiata* утверждалось, что этот вид отличается от *N. lubrica* формой щита и характером его пунктировки (Стекольников, 1995). Однако изучение дополнительного материала показало, что эти признаки сильно варьируют. В то же время, в процессе морфометрического анализа нам не удалось обнаружить какие-либо дополнительные отличия.

Таксономический статус *N. irata* остается неочевидным. Этот вид отличается от *N. lubrica* немного более коротким щитом (меньшими значениями PSB, SD и

AP), более длинными щетинками (AM, AL, H,  $D_{\min}$  и  $D_{\max}$ ), а также более короткими ногами (Ip). Отличия по всем этим переменным статистически достоверны ( $p < 0.05$ ) согласно критерию Манна-Уитни (табл. 30), однако небольшой объем материала не позволяет построить для этих двух видов надежную дискриминантную функцию.

**Таблица 30.** Различия по отдельным промерам между *Neotrombicula lubrica* и *N. irata* (минимум-максимум, среднее +/- ошибка среднего, уровень достоверности).

Переменная	<i>N. irata</i> (n = 6)	<i>N. lubrica</i> (n = 54)	p (критерий Манна-Уитни)
PSB	25-28, 26.3 ± 0.49	25-32, 28.7 ± 0.25	0.004
SD	52-56, 54.0 ± 0.68	52-63, 57.0 ± 0.38	0.014
AP	25-29, 26.8 ± 0.54	26-34, 28.9 ± 0.24	0.008
AM	34-44, 37.2 ± 1.42	29-40, 33.1 ± 0.27	0.0008
AL	41-44, 41.8 ± 0.48	33-43, 38.5 ± 0.32	0.0014
H	47-57, 52 ± 1.41	42-55, 48.3 ± 0.37	0.014
$D_{\min}$	32-40, 36.8 ± 1.17	28-40, 33.6 ± 0.32	0.013
$D_{\max}$	46-50, 47.5 ± 0.67	38-52, 44.2 ± 0.37	0.003
Ip	850-909, 885.2 ± 10.57	828-984, 919.2 ± 4.24	0.015
Dmt	10-18, 13.6 ± 1.12	12-19, 15.8 ± 0.27	0.041

*Neotrombicula anax* отличается от *N. scrupulosa* большими значениями большинства промеров, включая показатели размера щита, длины щетинок и ног. Кроме того, у *N. anax* всегда 6 дорсальных щетинок идиосомы в первом ряду, в то время как у *N. scrupulosa* их обычно (но не всегда) больше. Интервалы значений трех переменных (длины щетинок) не перекрываются у *N. anax* и *N. scrupulosa*: AL = 45-46 против 32-44, PL = 55-56 против 36-54 и  $D_{\max}$  = 54 против 36-50. Следует, однако, помнить, что приведенные значения переменных у *N. anax* представляют собой средние, т.е. в действительности интервалы значений переменных могут у этих видов перекрываться. Таким образом, различия между ними требуют более детального исследования.

*Neotrombicula lubrica* в большинстве случаев может быть отличен от *N. scrupulosa* по наличию только двух дорсальных щетинок идиосомы в 4-м ряду, в то

время как у *N. scrupulosa* их четыре. Однако этот признак может варьировать. Так, например, у 5 из 54 изученных нами экземпляров *N. lubrica* в этом ряду было четыре щетинки, вместо двух, а у 7 экземпляров – три. У 2 из 244 измеренных экземпляров *N. scrupulosa* в этом ряду было две щетинки вместо четырех, а у 12 экземпляров – три. Точно так же не существует надежного разграничительного признака для *N. scrupulosa* и *N. minuta*. В связи с этим, нами была предпринята попытка построить дискриминантные функции для разграничения тех трех видов, по которым мы имели в своем распоряжении достаточный материал – *N. scrupulosa*, *N. lubrica* и *N. minuta*.

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

Исходный вариант анализа включал все 17 переменных. Процент правильно определенных с его помощью экземпляров составил 98.1 в обучающей выборке, 94.2 в тестовой выборке и 94.3 в выборке, сгенерированной методом «складного ножа». Отметим, что ошибки классификации могли быть вызваны не только неверным исходным определением материала, но и включением в анализ переменных, которые не вносят существенного вклада в различение групп (Huberty, 1994). Таким образом, имеет смысл сделать попытку улучшить качество дискриминантных функций и добиться максимально возможного разграничения видов путем отбора переменных, чтобы исключить те из них, которые вносят в модель излишний «шум».

Для того чтобы выбрать наиболее информативные переменные, был использован метод наилучших подмножеств (best subset analysis). С использованием этого метода было сгенерировано  $2^{17} - 1 = 131071$  подмножества исходного набора переменных. Оценка сравнительного качества подмножеств проводилась на основе числа ошибок классификации в обучающей, тестовой и сгенерированной методом «складного ножа» выборках, с учетом также всего нашего предыдущего опыта оценки «поведения» переменных. В итоге было выбрано подмножество из следующих пяти переменных: AP, D<sub>max</sub>, TaIII, dmt и D<sub>1-4</sub>. Дискриминантный анализ, проведенный с этим набором, дал достаточно высокие значения процента правильно определенных экземпляров: 96.2 в обучающей, 96.2 в

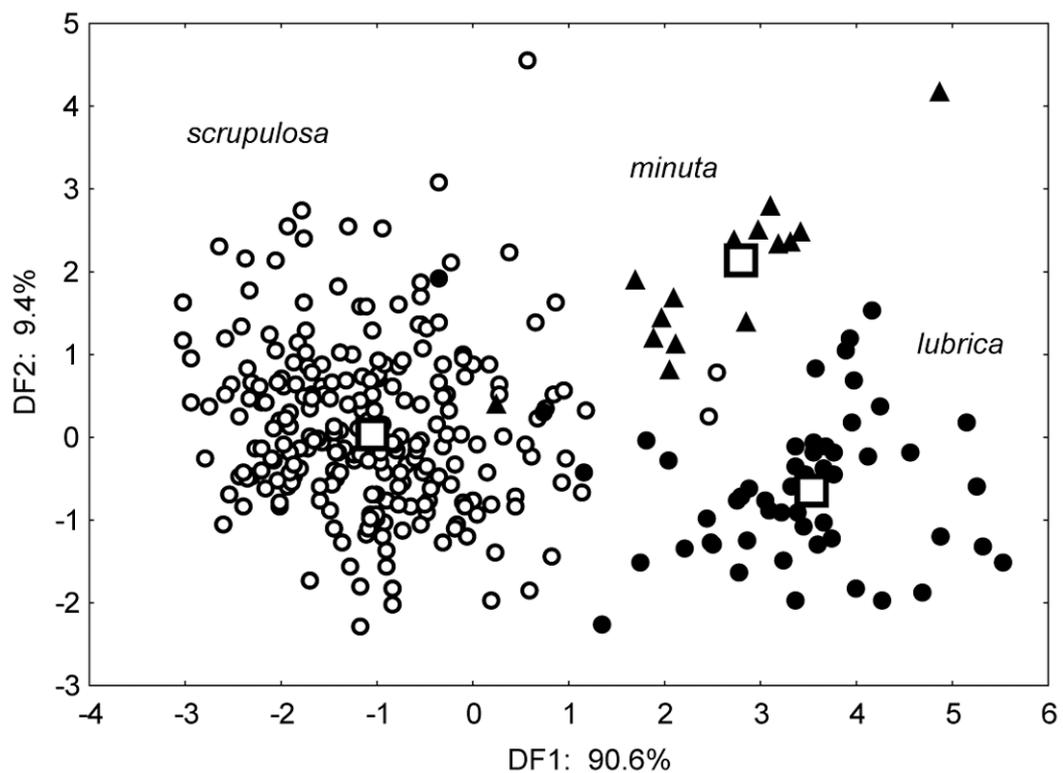
тестовой и 95.5 в выборке, сгенерированной методом «складного ножа». Существенно также то, что он дал приемлемый процент правильных определений в наименьшей выборке (*N. minuta*).

Как мы видим, сокращение числа переменных не привело к уменьшению точности классификации. Качество упрощенной модели с 5 переменными оказалось даже несколько выше, чем у исходной модели с 17 переменными. Таким образом, удаление излишних переменных сопровождалось также и уменьшением «шума». Были построены две статистически значимые ( $p < 0.05$ ) дискриминантные функции (DF1 и DF2), объясняющие, соответственно, 90.6 и 9.4 % общей дисперсии. Каноническая корреляция функции DF1 составляет 0.883, а функции DF2 – 0.518; таким образом, эти функции ответственны, соответственно, за 78.0 и 26.8 % дисперсии зависимой переменной (характеризующей принадлежность к одному из трех видов). Как показал М-тест Бокса, допущение о равенстве ковариационных матриц (существенное для канонического дискриминантного анализа) в нашем случае не выполняется ( $p < 0.001$ ). Однако многие исследователи (напр. Hair et al., 1998) полагают, что дискриминантный анализ может быть устойчивым, даже если это условие нарушено.

Как показывают значения нагрузок переменных на дискриминантные функции (табл. 31), переменная TaIII служит преимущественно для отличия *N. scrupulosa* от *N. lubrica* + *N. minuta*, в то время как остальные 4 переменных ( $D_{1-4}$ , AP, dmt и  $D_{max}$ ) разграничивают *N. lubrica* и *N. minuta* (рис. 50).

**Таблица 31.** Результат дискриминантного анализа для *Neotrombicula scrupulosa*, *N. lubrica* и *N. minuta*. Нагрузки переменных на стандартизованные канонические дискриминантные функции и нестандартизованные коэффициенты канонических дискриминантных функций. Звездочкой (\*) отмечено наибольшее (из двух) абсолютное значение корреляции дискриминантных функций с каждой из переменных.

Переменные	Нагрузки переменных на дискриминантные функции		Нестандартизованные коэффициенты	
	DF1	DF2	DF1	DF2
TaIII	0.894*	0.036	21.872	8.723
D <sub>1-4</sub>	-0.393	0.682*	33.569	37.37
AP	0.186	0.639*	40.184	34.05
dmt	-0.226	-0.564*	65.265	36.198
D <sub>max</sub>	0.015	-0.356*	22.728	9.347
Константа			-173.737	-108.842



**Рисунок 50.** Результат дискриминантного анализа для *Neotrombicula scrupulosa* (белые кружки), *N. lubrica* (черные кружки) и *N. minuta* (черные треугольники). Центроиды выборок обозначены белыми квадратами.

Таблица точности классификации (табл. 32) демонстрирует достаточно низкий процент ошибок как в обучающей и тестовой выборках, так и в случае применения метода «складного ножа». Общая точность классификации составляет около 96 %, однако следует отметить, что в наименьшей тестовой выборке (всего 5 экз. *N. minuta*) даже одна наблюдающаяся ошибка классификации составляет 80 % объема.

**Таблица 32.** Точность классификации для модели дискриминантного анализа с 5 переменными: число и % правильно и неправильно определенных экземпляров.

Выборка	Исходная классификация	Предсказанная классификация			
		<i>scrupulosa</i>	<i>lubrica</i>	<i>minuta</i>	Всего (100%)
Обучающая	<i>scrupulosa</i>	117 (97.5%)	0	3 (2.5%)	120
	<i>lubrica</i>	1 (3.7%)	24 (88.9%)	2 (7.4%)	27
	<i>minuta</i>	0	0	10 (100%)	10
Тестовая	<i>scrupulosa</i>	122 (98.4%)	1 (0.8%)	1 (0.8%)	124
	<i>lubrica</i>	2 (7.4%)	24 (88.9%)	1 (3.7%)	27
	<i>minuta</i>	1 (20%)	0	4 (80%)	5
Метод «складного ножа»	<i>scrupulosa</i>	116 (96.7%)	1 (0.8%)	3 (2.5%)	120
	<i>lubrica</i>	1 (3.7%)	24 (88.9%)	2 (7.4%)	27
	<i>minuta</i>	0	0	10 (100%)	10

Распределение наших данных, как показывает оценка с помощью двух тестов, обнаруживает достоверное отклонение от многомерной нормальности. Так, обобщенный критерий Шапиро-Уилкса дает значение многомерной тестовой статистики  $W$  (MVW) равное 0.937 ( $p < 0.001$ ), а тест Мардиа демонстрирует недостоверность ( $p < 0.001$ ) третьего (257.283) и четвертого (5.682) моментов многомерного нормального распределения. Поскольку, таким образом, наши данные не удовлетворяют критерию многомерной нормальности, нестандартизованные коэффициенты дискриминантной функции (табл. 31) 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.

Порядок использования построенной нами классификационной модели должен быть следующим:

1. Подлежащий определению экземпляр препарируется стандартным способом;
2. Измеряются значения признаков  $AP$ ,  $D_{\max}$ ,  $D_{1-4}$ ,  $TaIII$  и  $dmt$ . Значения метрических признаков выражаются в микрометрах. Пусть, например, значения этих переменных для некоего гипотетического экземпляра, предварительно определенного как *N. scrupulosa*, таковы: 29, 43, 22, 85 и 15, соответственно;
3. Загружается набор данных (Online Resource 2), опубликованный на сайте журнала вместе с нашей статьей (Stekolnikov, Klimov, 2010). Измеренные значения признаков нового экземпляра записываются в соответствующие колонки таблицы Excel (C:G) ниже последней записи. Значение зависимой переменной может быть любым (согласно нашему предварительному определению, мы ввели значение 1, соответствующее *N. scrupulosa*). Значение переменной Validation (val3) должно быть установлено так, чтобы наш новый экземпляр был приписан к тестовой выборке (0 в нашем случае);
4. После того, как значения морфометрических признаков введены, файл Excel автоматически вычислит значения трансформированных переменных, с поправкой на размер по методу Дарроха и Мозиманна (деление на геометрическое среднее всех переменных). Для данных из нашего примера эти значения составляют 0.90, 1.33, 0.68, 2.63 и 0.46 [вычисления для первой переменной:  $29/GM = 0.90$ , где  $GM = (29*43*22*85*15)^{1/5} = 32.27$ ];
5. Всего рекомендуется измерить как минимум 3 экземпляра (чтобы получить более надежный результат для выборки в целом) и ввести значения промеров в таблицу, как описано выше;
6. Провести дискриминантный анализ, используя любой статистический пакет. В качестве зависимой переменной следует выбрать Species\_num (принимаящую значения 1, 2 или 3). В качестве независимых переменных следует выбрать AP\_DM, Dmax\_DM, D1\_4\_DM, TaIII\_DM и dmt\_DM. В качестве переменной, служащей для отбора наблюдений, выступает val3, где значение 0 соответствует тестовой выборке, а значение 1 – обучающей выборке. Получить таблицу значений результатов анализа для отдельных

наблюдений;

7. Найти в таблице подлежащий определению экземпляр. В нашем случае это экземпляр № 320 в конце таблицы. Согласно результатам анализа, он определяется как *N. lubrica* (2), а не *N. scrupulosa* (1), с вероятностью 0.990. Таким образом, наше предварительное определение не подтверждается. В случае если наивысшая вероятность принадлежности к одному из трех видов слишком низка, рекомендуется провести анализ с большим числом новых экземпляров. То же самое можно рекомендовать в случае, если экземпляры из одной выборки определяются как разные виды. Если уровень точности классификации в 80 % оказывается недостижимым, это может означать, что мы имеем дело с каким-либо другим видом группы *minuta* (т.е. не *N. scrupulosa*, не *N. lubrica* и не *N. minuta*; например, *N. anax*), что выборка в действительности включает несколько видов, что имели место ошибки в процессе измерения, или, наконец, это может свидетельствовать о плохом качестве модели как таковой.

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

Отдельно нами были изучены различия между *Neotrombicula scrupulosa* и *N. urartensis*. Последний вид, описанный из Армении, отличается от *N. scrupulosa* значительно большим числом вентральных и каудальных щетинок идиосомы (т.е. большими значениями показателей VC, VS и NDV), меньшим числом дорсальных щетинок идиосомы в первых четырех рядах ( $D_{1-4}$ ), меньшим m-t, а также более длинной AM. В первом ряду у него обычно имеется 6 щетинок (у 13 из 17 промеренных экземпляров), в то время как у *N. scrupulosa* там чаще бывает 7-11 щетинок (6 щетинок в первом ряду было только у 28 экз. из 344, т.е. у 11.5 %). Отличия *N. urartensis* от кавказской формы *N. scrupulosa* (включающей материалы с Западного и Северного Кавказа, из Дагестана, Армении и северо-восточной Турции), помимо этого, заключаются в более крупном щите (PW, ASB, PSB, SD, AP и P-PL), более длинных щетинках PL и  $D_{max}$ , а также ногах (Ip и TaIII). Главные отличия приведены в табл. 33.

**Таблица 33.** Различия между *Neotrombicula urartensis* и *N. scrupulosa* (минимум-максимум, среднее  $\pm$  стандартная ошибка среднего, 99% доверительный интервал для средних)

Переменная	<i>Neotrombicula urartensis</i>		<i>Neotrombicula scrupulosa</i>	
	Типовая серия (N = 8)	Все экземпляры (N = 17)	Кавказская форма (N = 114)	Все экземпляры (N = 244)
PSB	29-31	26-32	23-33	23-34
	29.5 $\pm$ 0.33	28.9 $\pm$ 0.38	26.7 $\pm$ 0.16	28.2 $\pm$ 0.14
	28.4-30.6	27.8-30.0	26.3-27.1	27.8-28.5
SD	56-60	53-61	46-62	46-62
	58.1 $\pm$ 0.44	57.3 $\pm$ 0.53	54.0 $\pm$ 0.23	55.8 $\pm$ 0.19
	56.6-59.7	55.8-58.8	53.4-54.6	55.3-56.3
P-PL	25-30	23-30	18-28	18-29
	27.0 $\pm$ 0.63	26.0 $\pm$ 0.50	23.7 $\pm$ 0.17	24.4 $\pm$ 0.12
	24.8-29.2	24.5-27.5	23.2-24.1	24.1-24.7
AP	27-30	27-31	23-31	23-34
	28.8 $\pm$ 0.37	28.9 $\pm$ 0.26	27.2 $\pm$ 0.16	28.3 $\pm$ 0.13
	27.5-30.0	28.2-29.7	26.8-27.6	28.0-28.7
AM	34-37	30-38	25-41	25-41
	36.1 $\pm$ 0.35	35.5 $\pm$ 0.54	33.1 $\pm$ 0.23	33.4 $\pm$ 0.15
	34.9-37.4	33.9-37.1	32.5-33.7	33.0-33.8
PL	49-51	46-51	36-51	36-54
	49.8 $\pm$ 0.31	49.1 $\pm$ 0.36	45.2 $\pm$ 0.26	45.8 $\pm$ 0.18
	48.7-50.8	48.1-50.2	44.5-45.9	45.3-46.3
TaIII	65-77	65-83	63-79	63-85
	73.6 $\pm$ 1.46	75.4 $\pm$ 0.93	70.0 $\pm$ 0.31	73.2 $\pm$ 0.29
	68.5-78.7	72.6-78.1	69.2-70.8	72.4-73.9
m-t	0.141-0.200	0.133-0.202	0.147-0.324	0.147-0.324
	0.164 $\pm$ 0.0076	0.167 $\pm$ 0.0051	0.234 $\pm$ 0.0026	0.229 $\pm$ 0.0017
	0.137-0.191	0.152-0.182	0.228-0.241	0.224-0.233
D <sub>1-4</sub>	24-27	23-27	23-31	22-34
	24.8 $\pm$ 0.41	24.5 $\pm$ 0.27	26.2 $\pm$ 0.13	26.3 $\pm$ 0.11
	23.3-26.2	23.7-25.3	25.9-26.5	26.0-26.6

## Продолжение таблицы

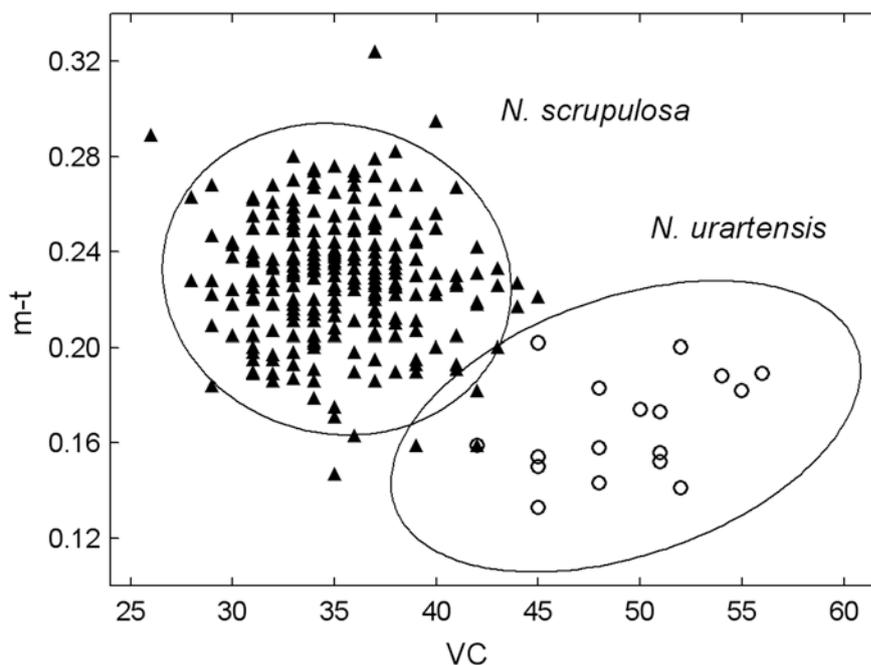
VS	33-42	32-43	19-35	19-37
	$38.5 \pm 1.05$	$37.8 \pm 0.81$	$26.1 \pm 0.25$	$27.3 \pm 0.19$
	34.8-42.2	35.4-40.2	25.5-26.8	26.8-27.8
VC	45-56	42-56	26-42	26-45
	$50.4 \pm 1.18$	$49.3 \pm 0.97$	$33.9 \pm 0.26$	$35.1 \pm 0.22$
	46.2-54.5	46.5-52.1	33.2-34.5	34.5-35.7
NDV	69-80	66-80	52-69	52-74
	$75.1 \pm 1.30$	$73.8 \pm 1.02$	$60.1 \pm 0.30$	$61.4 \pm 0.27$
	70.6-79.7	70.8-76.8	59.3-60.8	60.7-62.1

Ранее материал, на котором было основано описание *N. urartensis*, определялся нами как *N. corvi* Kolebinova, 1971 (Стекольников, 1995). Этот вид был описан по единственному экземпляру, собранному с вороны *Corvus cornix* L. в Болгарии (Kolebinova, 1971b; Колебинова, 1992). Он напоминает *N. urartensis*, но отличается от него меньшим числом щетинок идиосомы: VS = 26 и NDV = 56. Кроме того, согласно результатам наших измерений по рисункам в первоописании, m-t у *N. corvi* равно 0.288, что заметно больше, чем у *N. urartensis* (табл. 34). Болгарский вид, скорее, может быть идентичен *N. scrupulosa*, однако подтвердить или опровергнуть это предположение невозможно без изучения дополнительного материала.

В окрестностях Агарцина в Армении *Neotrombicula scrupulosa* и *N. urartensis* встречаются совместно: 6 экз. первого вида и 2 экз. второго были собраны с одной и той же особи хозяина. Этот факт симпатрии может рассматриваться как свидетельство в пользу самостоятельности обоих видов.

При сравнении выборки *N. urartensis* (17 экз.) по отдельности с каждой из трех форм *N. scrupulosa* (кавказской, горной азиатской и равнинной азиатской) следующие 6 переменных обнаруживали достоверные отличия ( $p < 0.01$  согласно критерию Манна-Уитни) во всех трех сравнениях: AM, D<sub>1-4</sub>, VS, VC, NDV и m-t. Затем, различные алгоритмы отбора переменных для логистической регрессии (пошаговое включение или исключение переменных, а также метод наилучшего подмножества) показали, что только две переменные – VC и m-t – дают стабильный и высоко значимый вклад в дифференциацию *N. urartensis* и каждой из

форм *N. scrupulosa*. Различие между этими видами по VC и m-t наглядно демонстрирует простой двумерный график (рис. 51).



**Рисунок 51.** Распределение экземпляров *Neotrombicula scrupulosa* и *N. urartensis* по значениям VC и m-t.

Однако включение в модель логистической регрессии обеих переменных приводит к тому, что полученные коэффициенты регрессии оцениваются как недостоверные. Несомненно, причина этого в том, что уже одна переменная VC дает исключительно хорошую дискриминацию. Модель, включающая одну переменную VC, оказывается успешной, если в качестве обучающей выборки *N. scrupulosa* взять только горную азиатскую форму (82 экз.). Финальное значение функции правдоподобия для этой модели составляет 7.5. Соответственно, значение логарифмической функции правдоподобия, умноженное на  $-2$ , будет 15.0, а для модели, включающей только константу, этот показатель равен 90.8. Значение критерия хи-квадрат для разницы между этими моделями свидетельствует о ее высокой статистической значимости:  $\chi^2 = 75.79$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.0000001$ .

Оценки параметров модели с одной переменной приведены в табл. 34. В первой строке даны собственно коэффициенты уравнения регрессии – константа (свободный член уравнения) и множитель для переменной VC, во второй –

стандартные ошибки для этих коэффициентов, в третьей – соответствующие t-значения (частное от деления коэффициента на стандартную ошибку), далее – уровни значимости и 95 % доверительные интервалы. После этого приводятся результаты теста Вальда для оценки статистической значимости параметров (значения статистики хи-квадрат Вальда и соответствующий уровень значимости), затем отношения шансов (с доверительными интервалами) для единичного изменения переменной.

**Таблица 34.** Оценки параметров модели логистической регрессии для дискриминации *Neotrombicula scrupulosa* и *N. urartensis*.

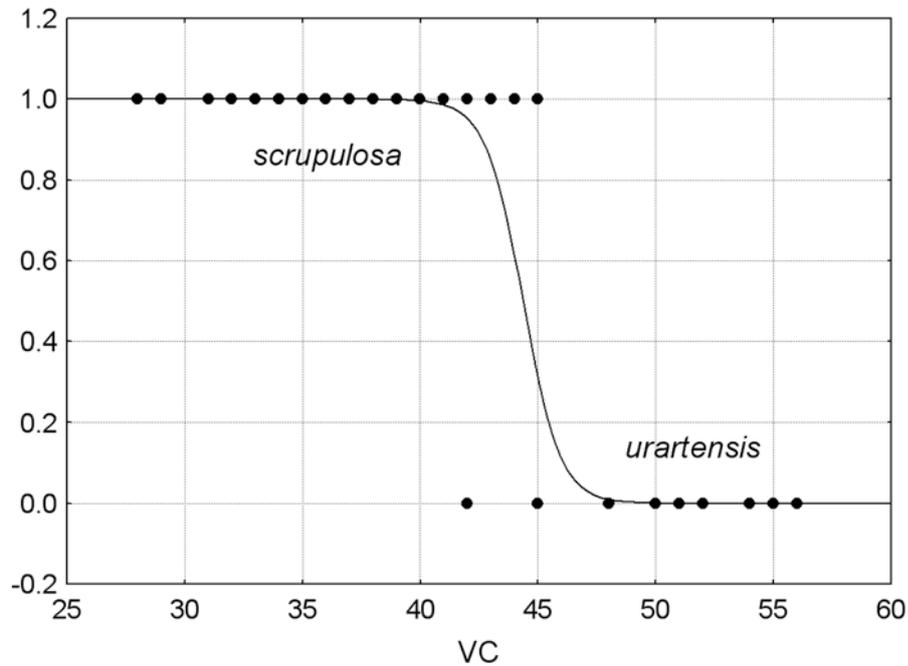
	Константа	VC
Коэффициент	56.237	-1.268
Стандартная ошибка	22.294	0.506
t(97)	2.523	-2.503
Уровень значимости (p)	0.01	0.01
-95% доверительный предел	11.990	-2.273
+95% доверительный предел	100.484	-0.262
Статистика Вальда	6.363	6.264
Уровень значимости (p)	0.01	0.01
Отношение шансов		0.282
-95% доверительный предел		0.103
+95% доверительный предел		0.769

В результате мы можем построить следующее диагностическое уравнение:

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

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 ( $P = 0.69$ ) или больше, а у *N. scrupulosa* 44 ( $P = 0.39$ ) или меньше. С использованием этого правила неправильно определяется только один экземпляр из обучающей выборки *N. scrupulosa* и один экземпляр из обучающей выборки *N. urartensis*, так что общий процент правильно определенных экземпляров составляет 97.98 %. Точность

классификации для остального материала по *N. scrupulosa* (кавказская и равнинная азиатская форма с общим числом промеренных экземпляров 162) составляет 100 %. График логистической кривой, которая задается нашим диагностическим уравнением, приведен на рис. 52.



**Рисунок 52.** Распределение экземпляров *Neotrombicula scrupulosa* (горная азиатская форма, 82 экз.) и *N. urartensis* (17 экз.) по значениям VC и график диагностического уравнения  $y = \text{Exp}(56.237 - 1.268 \cdot VC) / (1 + \text{Exp}(56.237 - 1.268 \cdot VC))$ .

Разумеется, изучение нового материала по *N. urartensis* позволило бы построить более надежную диагностическую функцию, возможно, включающую большее число признаков. Следует, кроме того, учитывать, что модель логистической регрессии подвержена излишней подгонке, т.е. дает завышенные показатели качества классификации, которые могут не оправдаться при ее использовании для определения нового материала.

Нами был построен определительный ключ для видов группы *minuta*, использующий все описанные выше диагностические функции:

**Таблица для определения видов группы *Neotrombicula minuta* (личинки)**

1.  $fPr = V/B/NBV$  ..... 2  
 $fPr = V/B/NNV$  ..... 4
2. Передний край щита выпуклый, АМ расположена немного впереди или на уровне AL, NDV = 48-51 ..... *digenuala*  
 Передний край щита волнистый, АМ расположена позади уровня AL, NDV > 55 .. 3
3. Число дорсальных щетинок идиосомы в первых двух рядах более 6, NDV = 90-93. ....  
 ..... *ovalis*  
 По 6 дорсальных щетинок идиосомы в первых двух рядах, NDV = 59-67 .....  
 ..... *agriotricha*
4. АМ достигает заднего края щита, АМ = 45-49 ..... *kubanensis*  
 АМ не достигает заднего края щита, АМ = 25-44 ..... 5
5. Две дорсальные щетинки идиосомы в 4-м ряду ..... 6  
 Более двух дорсальных щетинок идиосомы в 4-м ряду ..... 7
6. NDV = 44-50, ASB = 32-35, SB позади или на уровне PL, галеальная щетинка иногда с 1 бородкой ..... *lucida*  
 NDV = 51-67, ASB = 25-31, SB впереди или на уровне PL, галеальная щетинка гладкая ..... *lubrica* (часть) + *irata* (см. табл. 31)
7.  $Ip = 933-1053$ ,  $TaIII = 90-104$ , NDV = 71-88 ..... *uraliensis*  
 $Ip = 736-984$ ,  $TaIII = 63-95$ , NDV = 51-80 ..... 8
8.  $VC \geq 45$  ..... *urartensis*  
 $VC \leq 44$  ..... 9
9. Значения дискриминантных функций DF1 и DF2, вычисленных на основе признаков AP,  $D_{max}$ ,  $TaIII$ , dmt и  $D_{1-4}$ , соответствуют *N. scrupulosa* ..... 10  
 Значения дискриминантных функций DF1 и DF2, вычисленных на основе признаков AP,  $D_{max}$ ,  $TaIII$ , dmt и  $D_{1-4}$ , соответствуют *N. lubrica* или *N. minuta* ..... 11
10. AL = 32-44, PL = 36-54,  $D_{max} = 36-50$ , обычно 7-11 дорсальных щетинок идиосомы в 1-м ряду (6 щетинок у 11.5 % всех измеренных экземпляров) ..... *scrupulosa*  
 AL > 44, PL > 54,  $D_{max} > 50$ , 6 дорсальных щетинок идиосомы в 1-м ряду ..... *anax*
11. Определяется как *N. lubrica* по результатам дискриминантного анализа. Около 8 вентральных щетинок идиосомы в 1-м ряду ..... *lubrica* (часть)  
 Определяется как *N. minuta* по результатам дискриминантного анализа. Около 12 вентральных щетинок идиосомы в 1-м ряду ..... *minuta*

Как мы видим, 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 обычного дискриминантного анализа, однако его результаты позволяют скорее оценить различия имеющихся в наличии выборок, чем дать надежное правило для определения нового материала. Априорная классификация, на которую опираются все различные методы дискриминации, может производиться только на основе неформализованной экспертной оценки имеющихся данных. В частности, даже при наличии значительного по объему материала не существует хорошего критерия для установления статуса локальной выборки как элемента потенциально непрерывной клины или как обособленной географической формы. Например, наш вывод о наличии у *Hirsutiella steineri* морфологически обособленных западной и восточной форм (Стекольников, 2003) до настоящего времени не может считаться достаточно подтвержденным, несмотря на то, что он опирался на промеры почти 300 экземпляров из множества географических пунктов (3.2.3).

**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 краснотелок, 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 краснотелок 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 краснотелок. 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-краснотелок могут успешно разрешаться с помощью линейного дискриминантного анализа с предварительной поправкой на размер и логистической регрессии.

## ЛИТЕРАТУРА

Айвазян, С.А. Прикладная статистика. Классификация и снижение размерности / С.А.Айвазян, В.М.Бухштабер, И.С.Енюков, Л.Д.Мешалкин. – М.: Финансы и статистика, 1989. – 607 с.

Богданов, И.И., О внутривидовой изменчивости у гамазидных клещей *Haemogamasus ambulans* Th. и *Hirstionyssus isabellinus* Oudms. из различных географических популяций / И.И.Богданов // Паразитические насекомые и клещи Сибири. – Новосибирск: Наука, 1980. – С. 165-167.

Винарский, М.В. О применимости правила Бергмана к эктотермным организмам: современное состояние проблемы / М.В.Винарский // Журнал общей биологии. – 2013. – Т. 74, вып. 5. – С. 327-339.

Гвоздецкий, Н.А. Физическая география Кавказа. Курс лекций / Н.А.Гвоздецкий. – Вып. 1. – М.: Изд-во Московского университета, 1954. – 208 с.

Геоботаническая карта СССР. Масштаб 1:4000000 / Е.М.Лавренко, В.Б.Сочава (отв. ред.). – М.-Л.: Академия наук СССР, Ботанический ин-т им. В.Л. Комарова, 1954. – 6 л.

Давыдова, М.С. Клещи Северной Азии (род *Gamasellus* Berlese, 1892, Parasitiformes, Gamasina) / М.С.Давыдова. – Новосибирск: Наука, 1982. – 86 с.

Дулепов, В.И. Системная экология: учебное пособие / В.И.Дулепов, О.А.Лескова, И.С.Майоров. – Владивосток: Изд-во ВГУЭС, 2004. – 252 с.

Кавказ / И.П.Герасимов (ред.). – М.: Наука, 1966. – 482 с.

Карулин, Б.Е. Суточная активность и использование территории лесной мышью (*Apodemus sylvaticus*) по наблюдениям за зверьками, мечеными  $Co^{60}$  / Б.Е.Карулин, Н.А.Никитина, Л.А.Хляп, В.Ю.Литвин, Ю.В.Охотский, С.А.Альбов, Н.Д.Сушкин, Ю.С.Павловский // Зоологический журнал. – 1976. – Т. 55, вып. 1. – С. 112-121.

Климатический атлас СССР / Ф.Ф.Давитая (гл. ред.). – Т. 1. – М.: Главное управление Гидрометеорологической службы при Совете Министров СССР, 1960. – 181 л. карт.

Колебинова, М.Г. Принос към изучаване ларвите на подсем. Trombiculinae (Acarina, Trombiculidae), паразитиращи по птици и бозайници в България /

М.Г.Колебинова // Известия на Зоологический Институт с Музей. – 1966. – Т. 22. – С. 71-80.

Колебинова, М.Г. Acariformes, Trombidioidea, Trombiculidae, Leeuwenhoeekiidae / М.Г.Колебинова. – Т. 21. – София: Издательство на Българската академия на науките, 1992. –172 с. – (Фауна на България).

Кудряшова, Н.И. Новые виды клещей-краснотелок рода *Neotrombicula* Hirst, 1915 (Acariformes, Trombiculidae) из Ирана / Н.И.Кудряшова // Бюллетень Московского общества испытателей природы, Отделение биологии. – 1977. – Т. 82, вып. 3. – С. 46-59.

Кудряшова, Н.И. Современное состояние изученности клещей краснотелок (Acariformes, Trombiculidae) фауны СССР / Н.И.Кудряшова // Итоги науки и техники, Зоопаразитология. – 1979. – Т. 5. – С. 5-112.

Кудряшова, Н.И. Ревизия рода *Blankaartia* (Acariformes, Trombiculidae) фауны СССР / Н.И.Кудряшова // Сборник Трудов Зоологического музея МГУ. – 1983. – Т. 20. – С. 144-165.

Кудряшова, Н.И. К ревизии рода *Leptotrombidium* (Trombiculidae) фауны СССР. Выделение нового рода *Montivagum* gen.n. / Н.И.Кудряшова // Паразитология. – 1988. – Т. 22, вып. 1. – С. 58-70.

Кудряшова, Н.И. К ревизии *Neotrombicula* (Acariformes: Trombiculidae). Группа *autumnalis* / Н.И.Кудряшова // Паразитология. – 1993. – Т. 27, вып. 3. – С. 216-226.

Кудряшова, Н.И. Клещи-краснотелки (Acariformes, Trombiculidae) Восточной Палеарктики / Н.И.Кудряшова // Сборник трудов Зоологического музея МГУ. – 1998. – Т. 39. –342 с.

Кудряшова, Н.И. Клещи-краснотелки рода *Neotrombicula* (Acariformes, Trombiculidae) из Ирана / Н.И.Кудряшова, В.М.Неронов, А.Фаранг-Азад // Зоологический журнал. – 1973. – Т. 52, вып. 1. – С. 130-136.

Кудряшова, Н.И. Краснотелки семейства Trombiculidae (Acariformes) мелких млекопитающих Ирана / Н.И.Кудряшова, В.М.Неронов, А.Фаранг-Азад // Сборник трудов Зоологического музея МГУ. – 1978. – Т. 16. – С. 92-180.

Ларина, Н.И. Суточная и сезонная активность лесной мыши и малоазийской кустарниковой полевки в горах Северо-Западного Кавказа / Н.И.Ларина,

М.А.Тарасов // Экология. – 1979. – Вып. 5. – С. 56-60.

Майр, Э. Зоологический вид и эволюция / Э.Майр. – Пер. с англ. – М.: Мир, 1968. – 597 с.

Мина, М.В. Рост животных / М.В.Мина, Г.А.Клевезаль. – М.: Наука, 1976. – 291 с.

Наумов, Н.П. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов / Н.П.Наумов. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1948. – 204 с.

Новиков, Д.А. Статистические методы в медико-биологическом эксперименте (типовые случаи) / Д.А.Новиков, В.В.Новочадов. – Волгоград: Изд-во ВолГМУ, 2005. – 84 с.

Огнев, С.И. Звери СССР и прилежащих стран (Звери Восточной Европы и Северной Азии) / С.И.Огнев. – Т. 7. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1950. – 706 с.

Орлов, А.И. О применении статистических методов в медико-биологических исследованиях / А.И.Орлов // Вестник АМН СССР. – 1987. – Вып. 2. – С. 88-94.

Померанцев, А. Метод главных компонент (РСА) / А.Померанцев. – Российское хемометрическое общество, 2008. – Режим доступа: <http://rcs.chemometrics.ru/Tutorials/pca.htm>

Смирнов, И.С. Информационно-поисковая система ЗООИНТ для зоологии / И.С.Смирнов, А.Л.Лобанов, Е.П.Соколов, М.Б.Дианов // Вестник РФФИ. – 1995. – Вып. 3. – С. 34-36.

Стекольников, А.А. Новые виды *Neotrombicula* (Trombiculidae) с Западного Копетдага / А.А.Стекольников // Паразитология. – 1994. – Т. 28, вып. 3. – С. 194-201.

Стекольников, А.А. Фауна и систематика клещей-краснотелок группы *minuta* рода *Neotrombicula* (Trombiculidae) / А.А.Стекольников // Паразитология. – 1995. – Т. 29, вып. 4. – С. 250-266.

Стекольников, А.А. Клещи-краснотелки группы *talmiensis* (Trombiculidae: *Neotrombicula*) России и сопредельных территорий: таксономический анализ с использованием компьютерных методов / А.А.Стекольников // Паразитология. – 1996. – Т. 30, вып. 5. – С. 377-397.

Стекольников, А.А. Географическая изменчивость клеща-краснотелки *Neotrombicula autumnalis* и отношение этого вида к *N. caucasica* stat. nov.

(Trombiculidae) / А.А.Стекольников // Паразитология. – 1997а. – Т. 31, вып. 5. – С. 397-413.

Стекольников, А.А. Новые данные по фауне и систематике клещей-краснотелок группы *autumnalis* (Trombiculidae, *Neotrombicula*) / А.А.Стекольников // Паразитология. – 1997б. – Т. 31, вып. 6. – С. 527-542.

Стекольников, А.А. Экогеографическая изменчивость клеща-краснотелки *Neotrombicula delijani* (Trombiculidae) / А.А.Стекольников // Энтомологическое обозрение. – 1998. – Т. 77, вып. 1. – С. 229-237.

Стекольников, А.А. Ревизия клещей-краснотелок группы *vulgaris* (Trombiculidae, *Neotrombicula*) / А.А.Стекольников // Паразитология. – 1999а. – Т. 33, вып. 5. – С. 387-403.

Стекольников, А.А. Систематика клещей-краснотелок группы *nagayoi* (Trombiculidae, *Neotrombicula*) / А.А.Стекольников // Паразитология. – 1999б. – Т. 33, вып. 6. – С. 465-481.

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

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

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

Стекольников, А.А. Изменчивость клещей-краснотелок 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.

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

Стекольников, А.А. Изменчивость *Leptotrombidium europaeum* 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.

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

Стекольников, А.В. Использование нетрадиционных методов для диагностики тлей (Homoptera, Aphidoidea) / А.В.Стекольников, А.Л.Лобанов // Энтомологическое обозрение. – 1990. – Т. 69, вып. 2. – С. 357-372.

Терентьев, П.В. Влияние климатической температуры на размеры раковин наземных моллюсков / П.В.Терентьев // Зоологический журнал. – 1970. – Т. 49, вып. 1. – С. 5-10.

Терехина, А.Ю. Анализ данных методами многомерного шкалирования / А.Ю.Терехина. – М.: Наука, 1986. – 168 с.

Филиппова, Н.А. Комплексный банк данных по паразитическим клещам и насекомым фауны России, вредящим здоровью человека и животных / Н.А.Филиппова, А.Л.Лобанов, А.А.Стекольников, С.А.Мусатов, И.В.Панова, С.В.Миронов, В.С.Ващенко // Информационные системы в науке-95. – 1995. – М.: Фазис, 1995. – С. 108-109.

Филиппова, Н.А. Географическая изменчивость половозрелой фазы *Ixodes persulcatus* (Ixodidae). Опыт применения баз данных по морфометрии / Н.А.Филиппова, С.А.Мусатов // Паразитология. – 1996. – Т. 30, вып. 3. – С. 205-215.

Филиппова, Н.А. Таксономическая структура политипического вида *Hyalomma asiaticum* (Ixodidae). Первый опыт использования баз данных по морфометрии / Н.А.Филиппова, С.А.Мусатов, И.В.Панова, А.Л.Лобанов // Паразитология. – 1995. – Т. 29, вып. 3. – С. 65-82.

Филиппова, Н.А. Географическая изменчивость половозрелой фазы *Ixodes ricinus* (Ixodidae) в восточной части ареала / Н.А.Филиппова, И.В.Панова // Паразитология. – 1997. – Т. 31, вып. 5. – С. 377-390.

Харадов, А.В. Три новых вида клещей-красотелок (Acariformes, Trombiculidae) из Кыргызстана / А.В.Харадов // Эхо науки, Известия НАН Кыргызстана. – 1996. – Вып. 1. – С. 47-49.

Харадов, А.В. Морфологическая изменчивость клещей-красотелок (Acariformes: Leeuwenhoeekiidae, Trombiculidae) Кыргызстана / А.В.Харадов. – Бишкек: Илим, 2005. – 152 с.

Шатров, А.Б. Морфофункциональные особенности ротового аппарата личинок краснотелкового клеща *Neotrombicula pomeranzevi* (Trombiculidae) / А.Б.Шатров // Паразитология. – 1981. – Т. 15, вып. 1. – С. 10-20.

Шатров, А.Б. Культивирование и жизненный цикл краснотелкового клеща *Leptotrombidium orientale* (Schluger, 1948) (Acariformes, Trombiculidae) / А.Б.Шатров // Энтомологическое обозрение. – 1992. – Т. 71, вып. 2. – С. 478-497.

Шатров, А.Б. Краснотелковые клещи и их паразитизм на позвоночных животных / А.Б.Шатров // Труды Зоологического института. – 2000. – Т. 285. – 276 с.

Шитиков, В.К. Использование рандомизации и бутстрепа при обработке результатов экологических наблюдений / В.К.Шитиков // Принципы экологии. – 2012. – Т. 1, вып. 1. – С. 4-24.

Шлугер, Е.Г. Клещи подсемейства Trombiculinae, зарегистрированные в СССР / Е.Г.Шлугер // Новости медицины. – 1947. – Вып. 5. – С. 18.

Шлугер, Е.Г. Надсемейство Trombeae. Семейство Trombiculidae. Подсемейство Trombiculinae – краснотелки / Е.Г.Шлугер // Клещи грызунов фауны СССР. – М.-Л., 1955. – С. 188-217.

Шлугер, Е.Г. Материалы по фауне клещей краснотелок рода *Trombicula* / Е.Г.Шлугер // Паразитологический сборник ЗИН АН СССР. – 1957. – Т. 17. – С. 48-70.

Шлугер, Е.Г. Клещи краснотелки (Trombiculidae) / Е.Г.Шлугер // Переносчики возбудителей природноочаговых болезней. – Москва, 1962. – С. 324-342.

Шлугер, Е.Г. Новые виды клещей подсемейства Trombiculinae Ewing (Acariformes, Trombiculidae) // Е.Г.Шлугер // Паразиты, промежуточные хозяева и переносчики. – Киев: Наукова думка, 1966. – С. 208-215.

Шлугер, Е.Г. Новые краснотелки юга Европейской части СССР / Е.Г.Шлугер // Вестник зоологии. – 1967. – Вып. 3. – С. 41-50.

Шлугер, Е.Г. О фауне краснотелок (Acariformes, Trombiculidae) Закарпатской

области / Е.Г.Шлугер, С.О.Высоцкая // Паразитология. – 1970. – Т. 4, вып. 2. – С. 153-165.

Шлугер, Е.Г. Новые *Neotrombicula* Hirst, 1925 из Таджикистана (Acariformes, Trombiculidae и Leeuwenhoekiiidae). Сообщение 1 / Е.Г.Шлугер, Г.С.Давыдов // Известия АН Таджикской ССР, Отделение биологических наук. – 1967. – Т. 4, вып. 29. – С. 17-29.

Шлугер, И.С. Некоторые данные по биологии *Ixodes trianguliceps* Vir. и *I. persulcatus* P.Sch. в Красноярском крае / И.С.Шлугер // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. – 1961. – Т. 30, вып. 4. – С. 425-433.

Шнеер, В.С. ДНК-штрихкодирование видов животных и растений – способ их молекулярной идентификации и изучения биоразнообразия / В.С.Шнеер // Журнал общей биологии. – 2009. – Т. 70, вып. 4. – С. 296-315.

Асуña, Е. Package ‘dprep’. Data preprocessing and visualization functions for classification. Ver. 2.1 / Е.Асуña. – 2009. – Режим доступа: <http://cran.opensourceresources.org/index.html>

Audy, J.R. A checklist of trombiculid mites of the Oriental and Australasian regions / J.R.Audy // Parasitology. – 1957. – V. 47. – P. 217-294.

Audy, J.R. Malaysian parasites, XXIX. New species of Oriental and Australian Trombiculidae (Acarina) / J.R.Audy, H.Womersley // Studies from the Institute for Medical Research, Federation of Malaya. – 1957. – V. 28. – P. 359-382.

Barnard, K. Infracommunity dynamics of chiggers (Trombiculidae) parasitic on a rodent / K.Barnard, B.R.Krasnov, L.Goff, S.Matthee // Parasitology. – 2015. – V. 142, N. 13. – P. 1605-1611.

Bennett, S.G. A new species of *Eutrombicula* (Acari: Trombiculidae) from the Chiricahua mountains, Southeastern Arizona / S.G.Bennett, R.B.Loomis // International Journal of Acarology. – 1981. – V. 7. – P. 105-108.

Bergmann, R. Different outcomes of the Wilcoxon-Mann-Whitney test from different statistics packages / R.Bergmann, J.Ludbrook, W.P.J.M.Spooren // American Statistician. – 2000. – V. 54, N. 1. – P. 72-77.

Blanckenhorn, W.U. Bergmann and converse Bergmann latitudinal clines in arthropods: two ends of a continuum? / W.U.Blanckenhorn, M.Demont // Integrative and Comparative Biology. – 2004. – V. 44. – P. 413-424.

Bookstein, F.L. "Size and shape": a comment on semantics / F.L.Bookstein // Systematic Zoology. – 1989. – V. 38, N. 2. – P. 173-180.

Brennan, J.M. Keys to the genera of chiggers of the Western Hemisphere (Acarina: Trombiculidae) / J.M.Brennan, M.L.Goff // Journal of Parasitology. – 1977. – V. 63. – P. 554-566.

Brennan, J.M. Studies on North American chiggers, 3. The subgenus *Neotrombicula* / J.M.Brennan, G.W.Wharton // American Midland Naturalist. – 1950. – V. 44, N. 1. – P. 153-197.

Brown, W.A. Two new species of Apoloniinae (Acari: Trombiculoidea: Leeuwenhoekiidae) from African small mammals, with a key to the species of the world / W.A.Brown // Folia Parasitologica. – 2006. – V. 53. – P. 217-222.

Brown, W.A. *Aboriginesia imlilica* sp. nov. (Acari: Trombiculidae) from small mammal hosts from Marrakech Sector, Morocco / W.A.Brown // Systematic & Applied Acarology. – 2008. – V. 13. – P. 145-149.

Cakiroglu, D. Trombiculidae larvae (*Neotrombicula autumnalis*) infestation in a Little Bittern (*Ixobrychus minutus*) in Turkey / D.Cakiroglu, D.Pekmezci, Y.Meral, G.Gokalp, M.Acici // Parasitology Research. – 2008. – V. 102. – P. 1077-1079.

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.

Crossley, D.A., Jr. Comparative external morphology and taxonomy of nymphs of the Trombiculidae (Acarina) / D.A.Crossley, Jr. // The University of Kansas Science Bulletin. – 1960. – V. 40, N 6. – P. 135-321.

de la Cruz, J. Chigger mites (Acarina: Leeuwenhoekiidae) from Cuba / J.de la Cruz, M.Daniel // Folia Parasitologica. – 1994. – V. 41. – P. 71-74.

de la Cruz, J. Los generos *Ischnothrombium* y *Tectumpilosum* (Acarina: Trombiculidae) en Cuba / J.de la Cruz, A.A.Socarras // Poeyana. – 1993. – N. 437. P. 1-14.

Daniel, M. Ein Beitrag zur Kenntnis von Larven der an Kleinsaugern Bulgariens schmarotzenden Samtmilben (Acari: Trombiculidae) / M.Daniel // Práce Brněnské Základny Československé Akademie Věd. – 1959. – V. 31, N. 7. – P. 355-359.

Daniel, M. The bionomics and developmental cycle of some chiggers (Acariformes, Trombiculidae) in the Slovak Carpathians / M.Daniel // Československá Parasitologie. – 1961. – V. 8. – P. 31-118.

Daniel, M. Acarina: Prostigmata (Trombiculidae) / M.Daniel, M.Pejcoch, S.Kaluz // Folia Facultatis Scientiarum Naturalium Universitatis Masarykianae Brunensis, Biologia. – 1995. – N. 92. – P. 71-74.

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

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.

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

Daniel, M. 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.

Darroch, J.N. Canonical and principal components of shape / J.N.Darroch, J.E.Mosimann // Biometrika. – 1985. – V. 72. – P. 241-252.

Davis, R.M. The intranasal chigger *Microtrombicula merrihewi* (Acarina: Trombiculidae) in the North American free-tailed bat, *Tadarida brasiliensis* / R.M.Davis, R.B.Loomis // The Southwestern Naturalist. – 1971. – V. 15, N. 4. – 437-458.

Diaz, M. Presence of supernumerary peripheral setae on the scutum of specimens belonging to subgenus *Neotrombicula* Hirst, 1915 (Acari: Trombiculidae) / M.Diaz, M.D.Soler, R.Benitez, I.Ruiz, J.M.Perez // Programme and abstracts of the 5th European Multicolloquium of Parasitology. – Budapest: Stat. Publ. House, 1988. – P. 149.

Domrow, R. Chiggers of Australia (Acari: Trombiculidae): an annotated checklist, keys and bibliography / R.Domrow, L.N.Lester // Australian Journal of Zoology, Supplementary Series. – 1985. – V. 114. – 111 pp.

Feider, Z. Un Leeuwenhoekiidae (Acariformes) cavernicole collecte a Cuba /

Z.Feider // Resultats des expeditions biospeologiques Cubano-Roumaines a Cuba / T.Orghidan et al. (eds). – Bucuresti: Editura Academiei Republicii Socialiste Romania, 1983. – T. 4. – P. 149-153.

Fernandes S.J., S. Studies on the trombiculid mite fauna of India / S.Fernandes S.J., S.M.Kulkarni // Records of the Zoological Survey of India, Occasional Paper. – 2003. – N. 212. – 539 pp.

Fernandez-Soto, P. Molecular detection of *Ehrlichia phagocytophila* genogroup organisms in larvae of *Neotrombicula autumnalis* (Acari. Trombiculidae) captured in Spain / P.Fernandez-Soto, R.Perez-Sanchez, A.Encinas-Grandes // Journal of Parasitology. – 2001. – V. 87. – P. 1482-1483.

Fuller, H.S. The mite-larvae of the family Trombiculidae in the Oudemans collection: taxonomy and medical importance / H.S.Fuller // Zoologische Verhandelingen. – 1952. – V. 18. – 261 pp.

GenBank. National Center for Biotechnology Information, U.S. National Library of Medicine. – Режим доступа: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>

Goff, M.L. A new species of *Eusaperium* (Acari: Trombiculidae) from an Incan “rat” opossum, *Lestoros inca* (Marsupialia: Caenolestidae) in Peru / M.L.Goff // Bulletin of the Society for Vector Ecology. – 1992. – V. 17, N. 1. – P. 38-40.

Goff, M.L. A glossary of chigger terminology (Acari: Trombiculidae) / M.L.Goff, R.B.Loomis, W.C.Welbourn, W.J.Wrenn // Journal of Medical Entomology. – 1982. – V. 19, N. 3. – P. 221-238.

Goff, M.L. A chigger bibliography 1758-1984 (Acari: Trombiculidae): systematics, biology and ecology / M.L.Goff, R.B.Loomis, W.J.Wrenn // Bulletin of the Society for Vector Ecology. – 1986. – V. 11, N. 1. – P. 1-177.

Goksu, K. Variation in populations of laboratory-reared *Trombicula (Leptotrombidium) akamushi* (Acarina: Trombiculidae) / K.Goksu, P.W.Wharton, C.E.Yunker // Acarologia. – 1960. – T. 2, F. 2. – P. 199-204.

Gomez-Puerta, L.A. Trombiculiasis caused by chigger mites *Eutrombicula* (Acari: Trombiculidae) in Peruvian alpacas / L.A.Gomez-Puerta, J.Olazabal, M.T.Lopez-Urbina, A.E.Gonzalez // Veterinary Parasitology. – 2012. – V. 190, N. 1-2. – P. 294-296.

Gonzalez-Estrada, E. Package ‘mvShapiroTest’. Generalized Shapiro-Wilk test for multivariate normality. Ver. 0.0.1 / E.Gonzalez-Estrada, J.A.Villasenor-Alva. – 2009. –

Режим доступа: <http://cran.opensourceresources.org/index.html>

Google Earth. – Режим доступа: <https://earth.google.com/>

Guarneri, F. Trombiculiasis: clinical contribution / F.Guarneri, A.Pugliese, E.Giudice, C.Guarneri, S.Giannetto, B.Guarneri // *European Journal of Dermatology*. – 2005. – V. 15. – P. 495-496.

Hair, J.F. Jr. Multivariate data analysis, 5<sup>th</sup> ed / J.F.Hair Jr, R.E.Anderson, R.L.Tatham, W.C.Black. – Upper Saddle River: Prentice Hall, 1998. – 768 pp.

Haitlinger, R. Acarina of small mammals in Hungary / R.Haitlinger // *Polskie Pismo Entomologiczne*. – 1979. – V. 49. – P. 553-566.

Hoffmann, A. Los Trombicúlidos de México (Acarida: Trombiculidae). Parte taxonómica / A.Hoffmann // *Publicaciones especiales del Instituto de Biología*. – 1990. – V. 2. – 275 pp.

Hothorn, T. Package ‘coin’. Conditional inference procedures in a permutation test framework. Ver. 1.0-11 / T.Hothorn, K.Hornik, M.A.van de Wiel, A.Zeileis. – 2010. –

Режим доступа: <http://cran.opensourceresources.org/index.html>

Hsu, P.K. Observations on the relationship between the survival of unfed *Trombicula* larvae (*T. akamushi* var. *deliensis*) and the temperature and relative humidity / P.K.Hsu, H.T.Chen // *Acta Microbiologica Sinica*. – 1960. – Vol. 8, N. 1. – P. 8-16.

Huberty, C.J. Applied discriminant analysis / C.J.Huberty. – New York: John Wiley & Sons, 1994. – 466 pp.

Jungers, W.L. Shape, relative size, and size-adjustments in morphometrics / W.L.Jungers, A.B.Falsetti, C.E.Wall // *Yearbook of physical anthropology*. – 1995. – V. 38. – P. 137-161.

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. – T. 46, F. 1-2. – P. 53-64.

Jadin, J.B. Deux Trombiculidae larvaires parasites hypodermes de certains Rongeurs (Trombidiidae – Acarina) / J.B.Jadin, P.H.Vercammen-Grandjean // *Revue de Zoologie et de Botanique Africaines*. – 1954. – V. 49, N. 3-4. – P. 283-292.

Jiménez, S. A seasonal outbreak of human parasitation by chiggers in La Rioja (Northern Spain) / S.Jiménez, I.Gastón, A.Pérez, J.A.Oteo // *Clinical Microbiology and*

Infection. – 2001. – V. 7, Suppl. s1. – P. 348.

Kadosaka, T. Hybridization experiments using 3 species of the scrub typhus vectors, *Leptotrombidium akamushi*, *L. deliense* and *L. fletcheri* / T.Kadosaka, M.Fujiwara, E.Kimura, K.Kaneko // Medical Entomology and Zoology. – 1994. – V. 45. – P. 37-42.

Kampen, H. Die Herbstmilbe *Neotrombicula autumnalis* und andere parasitische Laufmilben (Acari, Trombiculidae) als Verursacher von Hauterkrankungen in Mitteleuropa / H.Kampen // Amöben, Bandwürmer, Zecken... Parasiten und parasitäre Erkrankungen des Menschen in Mitteleuropa / H.Aspöck (Ed.). – 2002. – P. 461-476. – Режим доступа: [http://www.landesmuseum.at/pdf\\_frei\\_remote/DENISIA\\_0006\\_0461-0476.pdf](http://www.landesmuseum.at/pdf_frei_remote/DENISIA_0006_0461-0476.pdf)

Kardos, E.H. Taxonomic studies on the larval *Trombicula (Neotrombicula) nagayoi* complex of Central Korea (Acarina: Trombiculidae) / E.H.Kardos // Annals of the Entomological Society of America. – 1961. – V. 54. – P. 499-508.

Kaufmann, T. Preliminary notes on parthenogenesis in a species of trombiculid mite, *Leptotrombidium arenicola* Traub, 1960 (Acarina: Trombiculidae) / T.Kaufmann, R.Traub // Journal of Medical Entomology. – 1966. – V. 3. – P. 256-258.

Kepka, O. Trombiculidae (Acari) aus der Turkey / O.Kepka // Zeitschrift für Parasitenkunde. – 1962. – Bd. 21. – S. 273-289.

Kepka, O. Die Trombiculinae (Acari, Trombiculidae) in Österreich / O.Kepka // Zeitschrift für Parasitenkunde. – 1964a. – Bd. 23, Hf. 6. S. 548-642.

Kepka, O. Zur Taxonomie der Formen von *Neotrombicula autumnalis* (Shaw, 1790) (Acari, Trombiculidae) / O.Kepka // Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolution. – 1964b. – Bd. 2. – S. 123-173.

Kepka, O. Trombiculidae (Acari) aus der Turkey. II / O.Kepka // Zeitschrift für Parasitenkunde. – 1966. – Bd. 27. – S. 43-63.

Kethley, J. Acarina: Prostigmata / J.Kethley // Soil biology guide / D.L.Dindal (Ed.). – John Wiley & Sons, Inc., 1990. – P. 667-756.

Klimov, P.B. Host specificity and multivariate diagnostics of cryptic species in predaceous cheyletid mites of the genus *Cheletophyes* (Acari: Cheyletidae) associated with large carpenter bees / P.B.Klimov, A.V.Bochkov, B.M.OConnor // Biological Journal of the Linnean Society. – 2006. – V. 87. – P. 45-58.

Kolebinova, M.G. Beitrag zur Kenntnis der Trombiculidenfauna des West-Balkangebirges (Acarina, Trombiculidae) / M.G.Kolebinova // Bulletin de l'Institut de Zoologie et Musée. – 1969. – V. 29. – P. 5-27.

Kolebinova, M.G. *Neotrombicula (Hoffmannina) vercammengrandjeani*, a new trombiculid larva parasiting on some Microtinae from Bulgaria (Acarina) / M.G.Kolebinova // Comptes Rendus de l'Académie Bulgare des Sciences. – 1971a. – V. 24, N. 10. – P. 1397-1399.

Kolebinova, M.G. Two new species of larval trombiculids from Bulgaria: *Neotrombicula kepkaei* and *Neotrombicula corvi* (Acarina, Trombiculidae) / M.G.Kolebinova // Comptes Rendus de l'Académie Bulgare des Sciences. – 1971b. – V. 24, N. 6. – P. 785-788.

Kolebinova, M.G. *Neotrombicula balcanica*, a new trombiculid larva (Acarina, Trombiculidae) from Bulgaria / M.G.Kolebinova // Comptes Rendus de l'Académie Bulgare des Sciences. – 1973. – V. 26, N. 5. – P. 695-697.

Kováčik, J. Roztoče čel'ade Trombiculidae (Acarina) drobných zemných cicavcov Vihorlatu / J.Kováčik // Zborník Východoslovenského múzea v Košiciach, Prírodné Vedy. – 1983. – V. 23. – P. 183-189.

Krantz, G.W. A manual of acarology / G.W.Krantz. – 2<sup>nd</sup> ed. – Corvallis: OSU Book Stores, Inc., 1970. – 335 pp.

Kudryashova, N.I. New species of the chigger mite genus *Neotrombicula* (Acariformes, Trombiculidae) from Middle Asia and Mongolia / N.I.Kudryashova // Acarina, Russian Journal of Acarology. – 1993. – V. 1, N. 1. – P. 3-25.

Kulkarni, S.M. Some observations on the life history and behaviour of three species of trombiculids of India / S.M.Kulkarni // Progress in acarology / G.P.ChannaBasavanna, C.A.Viraktamath (Eds.). – New Delhi: Oxford & IBH Publishing Co., Pvt., Ltd, 1988. – V. 1. – P. 133-138.

Kuo C.C. Altitudinal variation in body size in *Abacarus panticis* Keifer (Acari: Eriophyidae) / C.C.Kuo, C.F.Wang, J.I.Tsai, F.L.Feng, K.W.Huang // Ecological Research. – 2013. – V. 28. – P. 1091-1097.

Lawrence, R.F. Some new pilicolous mites from South African mammals / R.F.Lawrence // Parasitology. – 1948. – V. 39, N. 1. – P. 39-42.

Lawrence, R.F. The larval trombiculid mites of South African vertebrates /

R.F.Lawrence // *Annals of the Natal Museum*. – 1949. – V. 11, N. 3. – P. 405-486.

Liao, H. Studies on the hybridization of trombiculid mites / H.Liao // *Acta Entomologica Sinica*. – 1988. – V. 31. – P. 268-272.

Li, J. Trombiculid mites of China: Studies on vector and pathogen of tsutsugamushi disease / J.Li, D.Wang, X.Chen. – Guangzhou: Guangdong Science and Technology Press, 1997. – 570 pp.

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.Dubska, V.Taragelova // *Experimental and Applied Acarology*. – 2008. – V. 44, N. 4. – P. 307-314.

Liu, Z. Experimental ecology of chiggers: parthenogenesis of *Trombicula akamushi* var. *deliensis* Walch, 1922 / Z.Liu, P.Hsu // *Annual Bulletin of the Society of Parasitology, Guangdong Province*. – 1985. – V. 7. – P. 206-207.

Lobanov, A. ZOOINT – an integrated system for zoological data bases / A.Lobanov, E.Sokolov, I.Smirnov // *Proceedings of the International workshop on advances in data bases and information systems*. – Москва, 1994. – C. 270-271.

Loomis, R.B. Newer concepts used in the systematics of chiggers / R.B.Loomis // *Journal of Parasitology*. – 1970. – V. 56, N. 4. – P. 215-216.

Loomis, R.B. Chiggers (family Trombiculidae) of the North American deserts / R.B.Loomis // *Proceedings of the 3<sup>rd</sup> International Congress of Acarology, Prague, 1971* / M.Daniel, B.Rosicky (Eds.). – Prague: Academia, 1973. – P. 435-440.

Loomis, R.B. A new species of *Speleocola* (Acarina: Trombiculidae), off a bat, *Pizonyx vivesi*, from Baja California, Mexico / R.B.Loomis, J.P.Webb, Jr // *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences*. – 1969. – V. 68, N. 1. – P. 36-42.

Mąkol, J. A new data on biology and taxonomy of *Neotrombicula inopinata* (Oudemans, 1909) and *Leptotrombidium rassicum* (Oudemans, 1902) (Acari: Actinotrichida: Trombiculidae) / J.Mąkol, J.Cichocki, M.Felska, A.Kłosińska, J.Łaydanowicz, D.Łupicki, G.Gabryś // *Annales Zoologici*. – 2010. – V. 60. – P. 419-427.

Mardia, K.V. Mardia's test of multinormality / K.V.Mardia // *Encyclopedia of Statistical Sciences* / S.Kotz, N.L.Johnson (Eds.). – V. 5. – New York: John Wiley &

Sons, 1985. – P. 217-221.

Matthee, S. Ectoparasite diversity on rodents at De Hoop Nature Reserve, Western Cape Province / S.Matthee, I.G.Horak, L.van der Mescht, E.A.Ueckermann, F.G.T.Radloff // *African Zoology*. – 2010. – V. 45. – P. 213-224.

Menard, S. Applied logistic regression / S.Menard. – 2<sup>nd</sup> ed. – Thousand Oaks: Sage Publications, 2001. – 111 pp. – (Sage University Papers Series on Quantitative Applications in the Social Sciences, series no 07-106).

Mit'ková, K. First detections of *Rickettsia helvetica* and *R. monacensis* in ectoparasitic mites (Laelapidae and Trombiculidae) infesting rodents in south-western Slovakia / K.Mit'ková, L.Berthová, S.Kalúz, M.Kazimírová, L.Burdová, E.Kocianová // *Parasitology Research*. – 2015. – V. 114. – P. 2465-2472.

Moniuszko, H. Host-associated differences in morphometric traits of parasitic larvae *Hirsutiella zachvatkini* (Actinotrichida: Trombiculidae) / H.Moniuszko, G.Zaleśny, J.Mąkol // *Experimental and Applied Acarology*. – 2015. – V. 67, N. 1. – P. 123-133.

Moniuszko, H. Host-parasite association in trombiculid mites (Actinotrichida: Trombiculidae) of temperate zone – the case of *Hirsutiella zachvatkini* (Schluger, 1948); are we dealing with prolonged contact with the host? / H.Moniuszko, J.Mąkol // *Parasites & Vectors*. – 2016. – V. 9. – P. 61.

Moore, D.S. Introduction to the practice of statistics / D.S.Moore, G.P.McCabe, B.A.Craig. – 6<sup>th</sup> ed. – New York: W.H. Freeman & Co, 2009. – 1010 pp.

Mullen, G.R. Mites (Acari) / G.R.Mullen, B.M.O'Connor // *Medical and veterinary entomology* / G.R.Mullen, L.A.Durden (Eds.). – 2<sup>nd</sup> ed. – Burlington: Academic Press, 2009. – P. 423–482.

National Geospatial-Intelligence Agency. Geographic Names Data Base: GEOnet Names Server text based search page / National Geospatial-Intelligence Agency. – Режим доступа: <http://geonames.nga.mil/namesgaz/>

Otto, Q.T. An orf-like condition caused by trombiculid mites on sheep in South Africa / Q.T.Otto, L.C.Jordaan // *Onderstepoort Journal of Veterinary Research*. – 1992. – V. 59. – P. 335-336.

R Core Team. R: A language and environment for statistical computing / R Core Team. – Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2013. – Режим доступа:

<http://www.r-project.org>

Richards, W.S. The variation of the British harvest mite (Trombiculidae, Acarina) / W.S.Richards // Parasitology. – 1950. – V. 40, N. 1-2. – P. 105-117.

Riley, C.V. Harvest mites / C.V.Riley // American Naturalist. – 1873. – V. 7. – P. 16-19.

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.

Rohlf, F.J. Adaptive hierarchical clustering schemes / F.J.Rohlf // Systematic Zoology. – 1970. – V. 19, N. 1. – P. 58-82.

Schöler, A. Multiple environmental factor analysis in habitats of the harvest mite *Neotrombicula autumnalis* (Acari: Trombiculidae) suggests extraordinarily high euryoecious biology / A.Schöler, W.A.Maier, H.Kampen // Experimental and Applied Acarology. – 2006. – V. 39, N. 1. – P. 41-62.

Shatrov, A.B. Vitellogenesis and egg-shell formation in ovipositing females of the trombiculid mite *Hirsutiella zachvatkini* (Schluger) (Acariformes: Trombiculidae) / A.B.Shatrov // Acarologia. – 1997. – T. 38, F. 2. – P. 51-61.

Shatrov, A.B. The ultrastructure and possible functions of nephrocytes in the trombiculid mite *Hirsutiella zachvatkini* (Acariformes: Trombiculidae) / A.B.Shatrov // Experimental and Applied Acarology. – 1998a. – V. 22, N. 1. – P. 1-16.

Shatrov, A.B. Ultrastructure of testes and spermatogenesis in the trombiculid mite, *Hirsutiella zachvatkini* (Schluger) / A.B.Shatrov // Invertebrate Reproduction and Development. – 1998b. – V. 34, N. 2-3. – P. 233-245.

Shatrov, A.B. Mouthparts in *Leptotrombidium* larvae (Acariformes: Trombiculidae) / A.B.Shatrov, M.Takahashi, H.Misumi, Y.Takahashi // Journal of Morphology. – 2016. – V. 277, N. 4. – P. 424-444.

Shaw, G. The Autumnal Acarus or Harvest-Bug / G.Shaw // The naturalist's miscellany / G.Shaw, F.P.Nodder. – V. 2. – London, 1790. – Pl. 42.

Shimodaira, H. An approximately unbiased test of phylogenetic tree selection / H.Shimodaira // Systematic Biology. – 2002. – V. 51. – P. 492-508.

Shimodaira, H. Geometry of multiscale bootstrap resampling / H.Shimodaira // 2<sup>nd</sup> International symposium on information geometry and its applications, December 12-16,

2005, Tokyo. – 2005. – Режим доступа: <http://www.stat.t.u-tokyo.ac.jp/~infogeo/abst/HidetoshiSHIMODAIRA.pdf>

Shirai, A. Comparative studies on the karyotypes of *Leptotrombidium deliense*, *L. fletcheri* and *L. arenicola* (Acari: Trombiculidae) / A.Shirai, S.Ram, E.Gan, G.E.Lewis, T.Kanda, G.L.Chiang, M.G.Groves // Journal of Medical Entomology. – 1984. – V. 21, N. 5. – P. 616-617.

Sixl, W. Lebensweise und Verhalten von *Ascoschöngastia latyshevi* (Schluger) in Österreich (Acari, Trombiculidae) / W.Sixl // Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse. – 1970. – Bd. 178. – S. 271-293.

Sneath, P.H.A. Numerical taxonomy: Principles and practice of numerical classification / P.H.A.Sneath, R.R.Sokal. – San Francisco: Freeman, 1973. – 573 pp.

Solomon, L. Contribution à la connaissance de l'acaroparasitofaune des petits mammifères de Dobroudja / L.Solomon // Travaux du Muséum National d'Histoire Naturelle Grigore Antipa. – 1968. – V. 8. – P. 671-692.

StatSoft, Inc. Nonparametrics statistics notes – Mann-Whitney U test / StatSoft, Inc. // STATISTICA electronic manual. STATISTICA (data analysis software system), version 6. – Tulsa: StatSoft, 2001. – Режим доступа: <http://www.statsoft.com>

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.

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

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.

Stekolnikov, A.A. Chigger mites (Acari: Trombiculidae) of Turkey / A.A.Stekolnikov, M.Daniel // Zootaxa. – 2012. – V. 3216. – 104 pp.

Stekolnikov, A.A. A case of domestic goat parasitism by *Neotrombicula heptneri* (Acariformes: Trombiculidae) in Turkey / A.A.Stekolnikov, S.Kar // Acarologia. – 2015.

– T. 55, F. 4. – P. 355-359.

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.

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.

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. – P. 90.

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.

Strickman, D. Scrub typhus / D.Strickman // The encyclopedia of arthropod-transmitted infections / M.W.Service (Ed.). – New York: CABI Publishing, 2001. – P. 456-462.

Suzuki, R. pvclust. An R package for hierarchical clustering with p-values / R.Suzuki, H.Shimodaira. – 2006. – Режим доступа: <http://www.sigmath.es.osaka-u.ac.jp/shimo-lab/prog/pvclust/>

Suzuki, R. Package 'pvclust'. Hierarchical clustering with p-values via multiscale bootstrap resampling. Ver 1.2-2 / R.Suzuki, H.Shimodaira. – 2011. – Режим доступа: <http://cran.r-project.org/web/packages/pvclust/index.html>

Thomas, P.A. Geographic variation of the rabbit tick, *Haemaphysalis leporis/palustris*, in North America / P.A.Thomas // University of Kansas Science Bulletin. – 1968. – V. 47. – P. 787-828.

Trägårdh, I. Acariden aus Ägypten und dem Sudan / I.Trägårdh // Results of the Swedish Zoological Expedition to Egypt and the White Nile, 1901 / L.A.Jägerskiöld (Ed.). – 1905. – V. 2. – P. 1-124.

Traub, R. New species of chiggers of the subgenus *Leptotrombidium* from the mountains of West Pakistan (Acarina: Trombiculidae) / R.Traub, M.Nadchatram // Journal of Medical Entomology. – 1967. – V. 4. – P. 1-11.

USAF. United States Air Force Guide to operational surveillance of medically important vectors and pests, version 2.1 / USAF. – 2006.

Veitch, L.G. Discriminant analysis using metric data from larval specimens of three species of *Odontacarus* (Acarina: Trombiculidae) / L.G.Veitch, R.V.Southcott // Australian Journal of Zoology. – 1984. – V. 32. – P. 519-526.

Vercammen-Grandjean, P.H. Les *Heaslippia* Ewing, 1944 et les *Neotrombicula* Hirst, 1915, sont-ils congénères? Description de cinq Trombiculidae originaires du Maroc / P.H.Vercammen-Grandjean // Archives de l'Institut Pasteur du Maroc. – 1956. – V. 5. – P. 75-86.

Vercammen-Grandjean, P.H. Revision du genre *Schoutedenichia* Jad. et Verc. / P.H.Vercammen-Grandjean // Annales du Musée Royal du Congo Belge, Serie in 8. – 1958a. – V. 65. – 103 pp.

Vercammen-Grandjean, P.H. Revue des *Schoengastia* centrafricains et remaniements divers de cet important genre (Acarina – Trombiculidae) / P.H.Vercammen-Grandjean // Annales de Parasitologie Humaine et Comparee. – 1958b. – V. 33, N. 5-6. – P. 619-670.

Vercammen-Grandjean, P.H. Introduction à un essai de classification rationnelle des larves de Trombiculinae Ewing, 1944 (Acarina: Trombiculidae) / P.H.Vercammen-Grandjean // Acarologia. – 1960. – T. 2, F. 4. – P. 469-471.

Vercammen-Grandjean, P.H. Revision of the genera: *Eltonella* Audy, 1956 and *Microtrombicula* Ewing, 1950, with descriptions of fifty new species and transferal of subgenus *Chiroptella* to genus *Leptotrombidium* (Acarina, Trombiculidae) / P.H.Vercammen-Grandjean // Acarologia. – 1965. – V. 7 (suppl.). – P. 34-257.

Vercammen-Grandjean, P.H. The chigger mites of the Far East (Acarina: Trombiculidae & Leeuwenhoekiidae) / P.H.Vercammen-Grandjean. – Washington, D.C.: U.S. Army Medical Research and Development Command, 1968. – 135 pp.

Vercammen-Grandjean, P.H. Of techniques and ortho-iconography / P.H.Vercammen-Grandjean // Folia Parasitologica. – 1972. – V. 19, N. 4. – P. 289-304.

Vercammen-Grandjean, P.H. Some larval Trombiculidae of the Ethiopian Region (Acari) / P.H.Vercammen-Grandjean // Revue de Zoologie Africaine. – 1975. – V. 89, N. 2. – P. 397-439.

Vercammen-Grandjean, P.H. Revision of the subgenus *Brunehaldia* Vercammen-

Grandjean, 1956. Description of two new species (Trombiculidae: Acarina) / P.H.Vercammen-Grandjean, M.Kolebinova // *Acarologia*. – 1966. – T. 8. – P. 431-437.

Vercammen-Grandjean, P.H. The chigger mites of the World. VIII. *Guntherana* complex / P.H.Vercammen-Grandjean, R.L.Langston. – San Francisco: George Williams Hooper Foundation, University of California, 1971. – 153 pp.

Vercammen-Grandjean, P.H. The chigger mites of the World (Acarina: Trombiculidae et Leeuwenhoekiidae). III. *Leptotrombidium* complex / P.H.Vercammen-Grandjean, R.L.Langston. – San Francisco: George Williams Hooper Foundation, University of California, 1976. – 1061 pp.

Vercammen-Grandjean, P.H. Revision of *Whartonia glenni* Brennan, 1962, an American bat parasite (Acarina: Leeuwenhoekiidae) / P.H.Vercammen-Grandjean, S.G.Watkins, A.J.Beck // *Acarologia*. – 1965. – T. 7, F. 3. – P. 492-509.

Villasenor-Alva, J.A. A generalization of Shapiro-Wilk's test for multivariate normality / J.A.Villasenor-Alva, E.Gonzalez-Estrada // *Communications in Statistics – Theory and Methods*. – 2009. – V. 38, N. 11. – P. 1870-1883.

Wang, D. Studies on the monstrosities of trombiculid larvae / D.Wang // *Acta Entomologica Sinica*. – 1985. – V. 28. – P. 437-443.

Wang, D.Q. Biosystematic problems in relation to the vectors of scrub typhus in China / D.Q.Wang // *Biosystematics of haematophagous insects* / M.W.Service (Ed.). – 1988. – V. 37. – P. 177-191. – (Systematics Association special volume).

Wang, L.L. Studies on the karyotypes of five chigger mites (Acari: Trombiculidae et Leeuwenhoekiidae) / L.L.Wang, D.Q.Wang // *Acta Entomologica Sinica*. – 1988. – V. 31, N. 2. – P. 171-175.

Weitzel, T. Endemic scrub typhus in South America / T.Weitzel, S.Dittrich, J.Lopez, W.Phuklia, C.Martinez-Valdebenito, K.Velasquez, S.D.Blacksell, D.H.Paris, K.Abarca // *New England Journal of Medicine*. – 2016. – V. 375. – P. 954-961.

Wen, T.H. On the records of sand mites in the literature of traditional Chinese medical sciences / T.H.Wen // *Sand mites of China (Acariformes: Trombiculidae and Leeuwenhoekiidae)* / T.Wen (Ed.). – Peking: Hue Lin Publishing House, 1984a. – P. 3-6.

Wen, T.H. Preliminary list of the sand mites from Xizang (Tibet) / T.H.Wen // *Sand mites of China (Acariformes: Trombiculidae and Leeuwenhoekiidae)* / T.Wen (Ed.). – Peking: Hue Lin Publishing House, 1984b. – P. 115-116.

Wharton, G.W. Food of nymphs and adults of *Neoschöngastia indica* (Hirst 1915) / G.W.Wharton, R.K.Carver // Science. – 1946. – V. 104. – P. 76-77.

Wharton, G.W. A manual of the chiggers / G.W.Wharton, H.S.Fuller // Memoirs of the Entomological Society of Washington. – 1952. – V. 4. – 185 pp.

Wharton, G.W. The terminology and classification of trombiculid mites (Acarina: Trombiculidae) / G.W.Wharton, D.W.Jenkins, J.M.Brennan, H.S.Fuller, G.M.Kohls, C.B.Philip // Journal of Parasitology. – 1951. – V. 37, N. 1. – P. 13-31.

Wohltmann, A. Endoparasitic mite infections of anuran amphibians from Bolivian montane rain forests, with descriptions of two new *Hannemania* species (Acari: Parasitengona: Trombiculidae: Leeuwenhoeekiinae) / A.Wohltmann, J.Köhler, P.Martin // Organisms, Diversity & Evolution. – 2006. – V. 6. – P. 141-150.

Wohltmann, A. Endoparasitic mites of the genus *Endotrombicula* Ewing, 1931 (Acari: Prostigmata: Parasitengona: Trombiculidae) from African and Madagascan anurans, with description of a new species / A.Wohltmann, L.du Preez, M.O.Rödel, J.Köhler, M.Vences // Folia Parasitologica. – 2007. – V. 54. – P. 225-235.

Womersley, H. The scrub-typhus and scrub-itch mites (Trombiculidae, Acarina) of the Asiatic-Pacific region / H.Womersley // Records of the South Australian Museum. – 1952. – V. 10. – 435 pp.

Womersley, H. The Trombiculinae (Acarina) or itch-mites of the Austro-Malayan and Oriental regions / H.Womersley, W.G.Heaslip // Transactions of the Royal Society of South Australia. – 1943. – V. 67, N. 1. – P. 68-142.

Wrenn, W.J. Sexual differences in development and morphology of the chigger, *Eutrombicula cinnabaris* (Acari: Trombiculidae) / W.J.Wrenn, M.A.Tuegel // 8 International Congress of Acarology, Abstracts. – České Budějovice, 1990. – P. 62.

Ye, Y.B. An analysis on the karyotype of *Leptotrombidium kaohuense* (Acari: Trombiculidae) / Y.B.Ye, D.Q.Wang // Endemic Diseases Bulletin. – 1989. – V. 4, N. 4. – P. 74-76.

Ye, Y.B. Preliminary studies on the chromosomes banding of some chigger mites / Y.B.Ye, D.Q.Wang // Acta Entomologica Sinica. – 1992. – V. 35, N. 2. – P. 165-170.

Yunker, C.E. Endoparasitic chiggers. 1. Chiroptera, a new host order for intranasal chiggers, with descriptions of two new genera and species (Acarina: Trombiculidae) / C.E.Yunker, E.K.Jones // Journal of Parasitology. – 1961. – V. 47, N. 6. – P. 995-1000.

Zheng, X.Y. Studies on the karyotypes of pure red-body and white-body mutation strains of *Leptotrombidium deliense* / X.Y.Zheng, J.C.Li // Annual Bulletin of the Society of Parasitology, Guangdong Province. – 1988. – V. 10. – P. 233-234.

Zumpt, F. The arthropod parasites of vertebrates in Africa south of the Sahara (Ethiopian Region). – V. 1 (Chelicerata) / Zumpt F. (Ed.) // Publications of the South African Institute for Medical Research. – 1961. – V. 11, N. 50. – 457 pp.

## ПРИЛОЖЕНИЯ

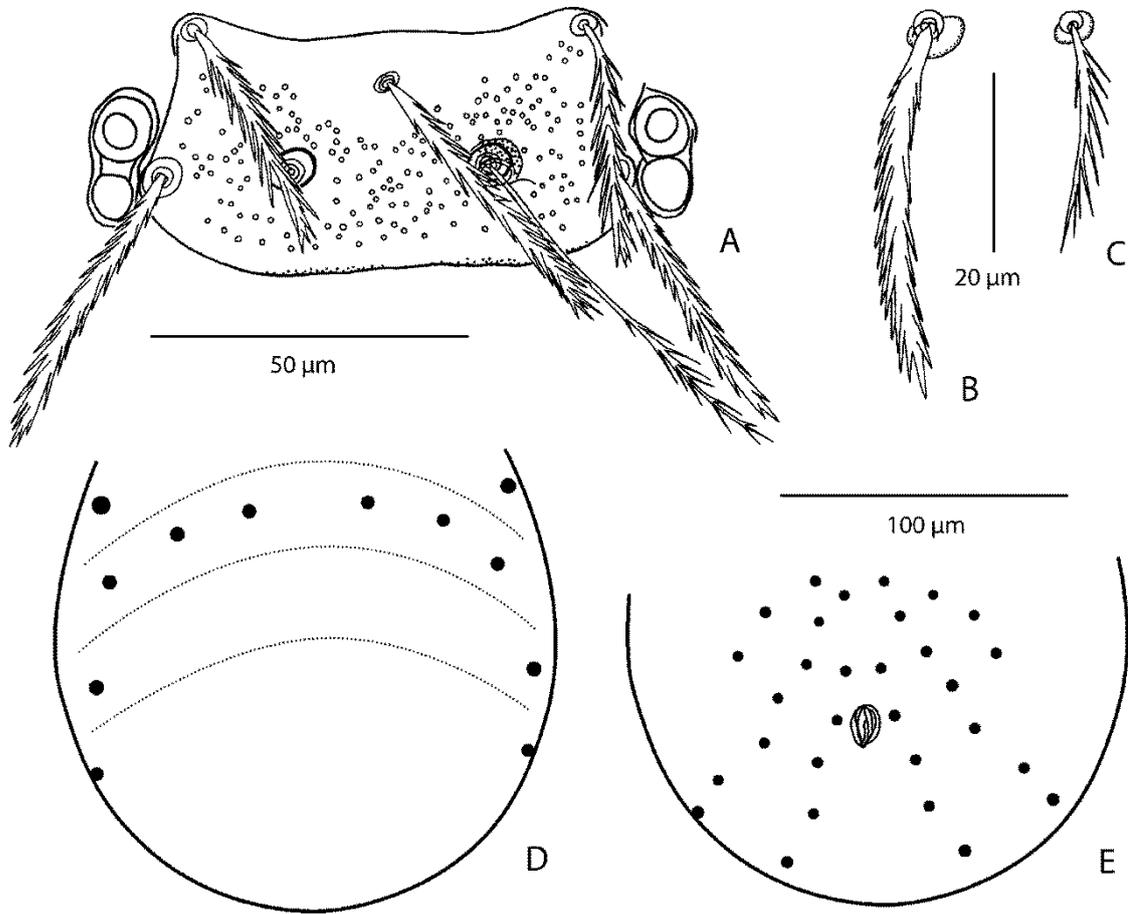
## Приложение А

*Leptotrombidium aenigmami* Stekolnikov, 2013

(рис. 53, 54)

**Диагноз.** SIF = 7B-B-3-2111.0000; fPp = N/N/BNN; fSc: PL = AM > AL; fCx = 1.1.1; fSt = 2.2; fD = 2H-6-2-2; DS = 11-16; VS = 25-33; NDV = 41-44; Ip = 716-745.

Стандартные промеры приведены в табл. 35.



**Рисунок 53.** *Leptotrombidium aenigmami* Stekolnikov, 2013. А– щит и глаза; В – дорсальная щетинка идиосомы 1-го ряда; С – преанальная вентральная щетинка идиосомы; D – расположение спинных щетинок идиосомы у голотипа; E – расположение брюшных щетинок идиосомы у голотипа. Масштабные линейки: 50 µm (A), 20 µm (B, C), 100 µm (D, E).

**Таблица 35.** Стандартные промеры *Leptotrombidium aenigmami* (n = 5 для переменной S и 8 для остальных промеров).

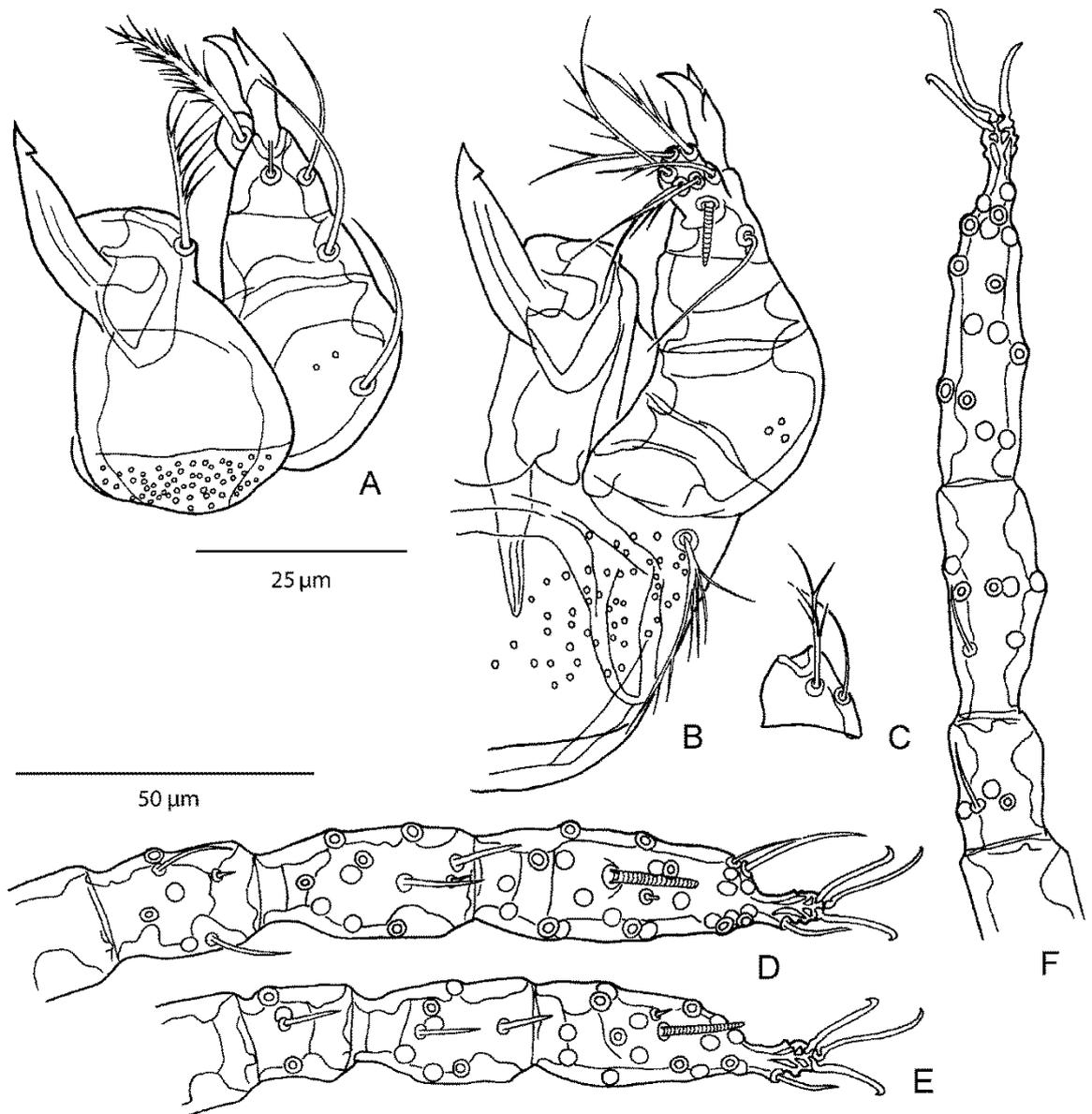
	AW	PW	SB	ASB	PSB	SD	P-PL	AP	AM	AL	PL	S	H
Голотип	60	72	32	25	16	41	14	25	45	36	49	61	47
Минимум	58	70	30	24	16	41	14	22	43	35	43	58	44
Максимум	63	77	32	26	18	43	17	25	50	40	49	63	51
Среднее	60	72	31	25	17	42	16	24	47	37	47	61	48
Стандартное	1.9	2.1	0.8	0.7	0.7	0.8	1.1	1.0	3.1	1.7	2.0	2.3	2.3
Отклонение													

D <sub>min</sub>	D <sub>max</sub>	V <sub>min</sub>	V <sub>max</sub>	pa	pm	pp	Ip	DS	VS	NDV	TaIII <sub>L</sub>	TaIII <sub>W</sub>
41	50	25	50	252	227	257	736	12	30	42	64	13
37	47	20	42	247	212	250	716	11	25	41	62	12
49	50	25	50	263	227	266	745	16	33	44	67	14
43	49	23	47	255	221	258	734	13	29	43	65	13
3.7	1.3	1.4	2.7	5.2	4.5	4.7	10.5	2.0	2.4	0.9	1.9	0.5

**Описание (личинка).** Идиосома. Глаза 2 + 2. Одна пара плечевых щетинок; 6 (у 1 экз. 5) щетинок в 1-м ряду дорсальных щетинок идиосомы; позади 1-го ряда обычно присутствуют только краевые щетинки: 2-2 у 5 изученных экз. и 2-2-2-2 у 2 экз.; у 1 экз. в центральной части спинной поверхности идиосомы асимметрично расположены еще 2 дополнительных щетинки, у остальных экземпляров в центральной части спинной поверхности идиосомы щетинки отсутствуют; дорсальные щетинки идиосомы густо опушены бородами среднего размера, расположенными в 4 продольных ряда; fD у голотипа 2H-6-2-2; 4 стернальных щетинок и 25-33 брюшных щетинок; общее число щетинок идиосомы, не считая коксальных и стернальных – 41-44.

Гнатосома. Коготь хелицер с треугольной шапочкой; базальная часть основания хелицер умеренно пунктирована; гипостом с редкой пунктировкой, несет 1 пару ветвистых щетинок; бедро пальп с единичными точками; галеальная щетинка ветвистая; коготь пальп разделен на 3 ветви; щетинка бедра пальпы и щетинка колена пальпы гладкие; дорсальная щетинка голени пальп ветвистая; латеральная и вентральная щетинка голени пальп гладкие; лапка пальп несет

толстую, густо опушенную дорсальную щетинку, 3 апикальных и 3 вентральных, более тонких и слабее опушенных щетинок, а также базальный соленидий  $\omega$ .



**Рисунок 54.** *Leptotrombidium aenigmami*. А – гнатосома, вид сверху (дорсальная щетинка голени пальп обломана); В – гнатосома, вид снизу; С – голень пальпы у экземпляра с неповрежденной дорсальной щетинкой, вид сверху; D – колено, голень и лапка ноги I; E – колено, голень и лапка ноги II; F – колено, голень и лапка ноги III. Масштабные линейки: 25  $\mu\text{m}$  (A-C), 50  $\mu\text{m}$  (D-F).

Щит. Прямоугольной формы, задний край почти прямой в середине и закругленный по краям; покрыт редкой и мелкой пунктировкой; основание AM расположено позади уровня оснований AL; основания сенсилл на уровне

оснований PL (PSB – P-PL = –1-2, среднее 0.6); PL = AM > AL; все щетинки щита с таким же опушением, как дорсальные щетинки идиосомы; сенсиллы бичевидные, с 12 короткими ветвями в дистальной половине.

Ноги. Состоят из 7 сегментов, лапка несет пару коготков и сходный с ними эмподий.

Ноги I: кокса с 1 неспециализированной ветвистой щетинкой (1B); вертлуг 1B; basifemur 1B; telofemur 5B; колено 4B, 2 genualae, microgenuala; голень 8B, 2 tibialae, microtibiala; лапка 22B, tarsala (длиной 15 µm), microtarsala дистально от tarsala, subterminala, parasubterminala, pretarsala.

Ноги II: кокса 1B; вертлуг 1B; basifemur 2B; telofemur 4B; колено 3B, genuala; голень 6B, 2 tibialae; лапка 16B, tarsala (длиной 14 µm), microtarsala рядом и слегка позади tarsala, pretarsala.

Ноги III: кокса 1B; вертлуг 1B; basifemur 2B; telofemur 3B; колено 3B, genuala; голень 6B, tibiala; лапка 15B.

**Хозяин.** *Laonastes aenigmatus* Jenkins, Kilpatrick, Robinson and Timmins, 2005 (Rodentia: Diatomyidae).

**Типовой материал.** Голотип – личинка (L-33, T-Tr.-57) с *Laonastes aenigmatus*, Лаос: провинция Кхаммуан, 18 км севернее Thakhek, деревня Van Doy, 140 м над ур. моря, 12 ноября 2008, коллекторы А.В. Абрамов и А.Н. Тихонов, клещей собрал А.В. Бочков. Паратипы – 16 личинок (№№ от L-67 до L-455), 11-16 ноября 2008, остальные данные те же. Голотип и паратипы хранятся в ЗИН РАН.

**Этимология.** Название вида произведено от видового эпитета хозяина (*aenigmatus*).

**Дифференциальный диагноз.** Из числа других видов рода *Leptotrombidium*, обладающих 6 дорсальными щетинками идиосомы в 1-м ряду, *L. aenigmati* наиболее близок к *L. tarsale* и отличается от него fD = 2H-6-2-2 против 2H-6-6-6-4-2, густо опушенными (против редко опушенных маленькими бородками) дорсальными щетинками идиосомы, значительно более короткими AM и PL (AM = 43-50 против 60-69 и PL = 43-49 против 64-69), несколько иной формой щита (PSB = 16-18 против 11-12, SD = 41-43 против 38-40; задний край щита с боков закругленный, а не волнистый), а также более длинными ногами (Ip = 727-792 против. 682-670).

## Приложение Б

**Таблица 36.** Список операциональных таксономических единиц рода *Leptotrombidium* в порядке их расположения на дендрограмме (рис. 41) сверху вниз. Приведены номера кластеров с хорошей бутстреп-поддержкой (AU р-значения  $\geq 0.95$ ); номер стоит в начале кластера; если между соседними кластерами есть промежуток, отмечается также конец кластера (например, #311 end). Фамилия Vercaemmen-Grandjean приводится в сокращении (V.-G.)

№	Кластер	Вид
1		<i>L. multisetosum</i> (Joshee, 1964)
2		<i>L. insolitum</i> Nadchatram et Upham, 1966
3		<i>L. periosum</i> Traub et Nadchatram, 1967
4		<i>L. sylvestre</i> (Audy et Traub, 1950)
5		<i>L. pipellae</i> (Traub et Audy, 1954)
6		<i>L. wulingshanense</i> Liu, Xiang et Ma, 2003
7	#280	<i>L. longisetum</i> (Womersley, 1952)
8		<i>L. bawangense</i> Zhao, 1982
9	#311	<i>L. trapezoidum</i> Wang, Liao et Lin, 1981
10		<i>L. umbricola</i> Nadchatram et Dohany, 1980
11		<i>L. arenicola</i> Traub, 1960
12		<i>L. rapmundi</i> Nadchatram et Upham, 1966
13		<i>L. miculum</i> (Traub et Audy, 1954)
14		<i>L. dendrium</i> Tanskul, 1991
15		<i>L. xiaowei</i> Wen et Xiang, 1984
16		<i>L. megaloti</i> Stekolnikov, 2013
17		<i>L. wenense</i> Wu, Wen, Yang et Wu, 1982
18		<i>L. wenense</i> syn. <i>kaohuense</i> Yang, Wu et Wu, 1958
19		<i>L. fujii</i> (Kuwata, Berge et Philip, 1950)
20		<i>L. huangdi</i> Wen et Zhang, 1984
21	#311 end	<i>L. minense</i> Wen et Wang, 1984
22		<i>L. shaowuense</i> Wen, 1984
23	#314	<i>L. hengdun</i> Wu et Wen, 1984
24		<i>L. dabashanense</i> Liu, Hu et Ma, 2001
25		<i>L. zeta</i> (Traub, Morrow et Lipovsky, 1958)
26		<i>L. bishanense</i> Yu, 1986

## Продолжение таблицы

27		<i>L. tamanta</i> Kudryashova, 1979
28		<i>L. pilaltum</i> (Traub et Audy, 1954)
29		<i>L. kunxi</i> Xiang et Wen, 1993
30		<i>L. angolaense</i> V.-G. et Langston, 1976
31	#320	<i>L. globosum</i> (Schluger et al, 1960)
32		<i>L. hirsutum</i> (Schluger, 1955)
33		<i>L. oblongatum</i> (Schluger et Emeljanova, 1957)
34		<i>L. kunitzkyi</i> (Kudryashova, 1988)
35		<i>L. alaicum</i> (Kharadov, 1994)
36		<i>L. zhongi</i> Wen, 2001
37		<i>L. jinmai</i> Wen et Xiang, 1984
38		<i>L. ejingshanense</i> Yu, Yang et Gong, 1982
39		<i>L. yunlingense</i> Yu, Yang, Zhang, Zi et Hu, 1981
40		<i>L. jianzhaense</i> Ma, Yang et Chen, 2003
41		<i>L. wulanense</i> Yang, 1994
42		<i>L. pentagonum</i> Yang, Zheng et Li, 1996
43		<i>L. dihumerale</i> Traub et Nadchatram, 1967
44		<i>L. baltalense</i> V.-G. et Langston, 1976
45		<i>L. huangchuanense</i> Yang, 1994
46		<i>L. laojunshanense</i> Yu, Yang et Gong, 1986
47		<i>L. spilletti</i> Mitchell et Nadchatram, 1966
48		<i>L. sexsetum</i> Yu, Yang, Zhang, Zi et Hu, 1981
49		<i>L. biji</i> Wen et Xiang, 1984
50		<i>L. subsexsetum</i> Feng, Ma et Bai, 2008
51		<i>L. angkamii</i> Daniel et Stekolnikov, 2009
52		<i>L. dooleyi</i> Nadchatram, 1970
53		<i>L. murotoense</i> (Sasa et Kawashima, 1951)
54		<i>L. solitarium</i> Fernandes et Kulkarni, 2003
55		<i>L. dihumerale</i> syn. <i>dihumerale khurdangense</i> V.-G. et Langston, 1976
56		<i>L. sixinum</i> Wen, Zhou, Chen, Wang et Zhang, 1984
57	#320 end	<i>L. magnum</i> (Schluger et al, 1960)
58		<i>L. tenjini</i> (Sasa, Hayashi, Kumada et Miura, 1951)
59		<i>L. miyairii</i> (Sasa et al, 1952)
60		<i>L. hupeicum</i> (Ma et Hsu, 1965)

## Продолжение таблицы

61		<i>L. basoglabrose</i> (Chen, Hsu et Wang, 1956)
62		<i>L. turdicola</i> syn. <i>muntiaci</i> Wen et Xiang, 1984
63		<i>L. dianchi</i> Wen et Xiang, 1984
64	#208	<i>L. shuiqui</i> Liao et Yuan, 1998
65		<i>L. smirnovi</i> Kudryashova et Rybin, 1974
66		<i>L. dehradunense</i> Fernandes et Kulkarni, 2003
67		<i>L. shujingi</i> Wen et Xiang, 1984
68		<i>L. burnsi</i> (Sasa, Teramura et Kano, 1950)
69		<i>L. shuyui</i> Wen, Zhou, Chen, Wang et Zhang, 1984
70		<i>L. yunshui</i> Wen et Xiang, 1984
71		<i>L. yongshengense</i> Yu et Yang, 1986
72		<i>L. discrepans</i> Fernandes et Kulkarni, 2003
73		<i>L. ningpocalli</i> Wen, 1984
74		<i>L. gemiticulum</i> (Traub, Morrow et Lipovsky, 1958)
75	#52	<i>L. apertum</i> syn. <i>sorosi</i> Kharadov, 1995
76		<i>L. apertum</i> Kudryashova, 1979
77	#52 end	<i>L. apertum</i> syn. <i>tolaicus</i> Kharadov, 2000
78		<i>L. mordax</i> Schluger et Amanguliev, 1972
79	#158	<i>L. miniopteri</i> Feider, 1966
80		<i>L. orghidani</i> Feider, 1966
81		<i>L. siligorensis</i> Fernandes et Kulkarni, 2003
82		<i>L. dumitrescui</i> (Feider, 1955)
83		<i>L. tungum</i> Wen et Wu, 1984
84		<i>L. keruleniense</i> Kudryashova et Lushchekina, 2011
85		<i>L. avonense</i> V.-G. et Langston, 1976
86		<i>L. alanicum</i> Stekolnikov, 2004 (Армения)
87		<i>L. lushanense</i> Wang et Song, 1991
88		<i>L. derlatkoi</i> Kudryashova, 1979
89		<i>L. hanseni</i> Traub et Lakshana, 1966
90		<i>L. myoticulum</i> Feider, 1968
91	#158 end	<i>L. europaeum</i> (Daniel et Brelih, 1959) (Турция, озеро Авлан)
92		<i>L. puta</i> (Womersley, 1952)
93	#212	<i>L. raropinne</i> (Schluger, 1957)
94		<i>L. nainae</i> (Kharadov, 1990)

## Продолжение таблицы

95		<i>L. mongolicum</i> (Kudryashova, 1988)
96		<i>L. latum</i> Schluger et Kudryashova, 1969
97		<i>L. mitchelli</i> Nadchatram, 1970
98		<i>L. ushi</i> Stekolnikov, 2013
99	#212 end	<i>L. raropinne</i> syn. <i>abidi</i> Traub et Nadchatram, 1967
100		<i>L. binbium</i> Traub et Lakshana, 1966
101		<i>L. peniculatum</i> Traub et Lakshana, 1966
102		<i>L. macacum</i> (Womersley, 1952)
103		<i>L. taiyuanense</i> Wen et Tian, 1984
104		<i>L. cebephium</i> V.-G. et Langston, 1976
105		<i>L. yentanshanense</i> (Chu, 1964)
106		<i>L. myotis</i> (Ewing, 1929)
107		<i>L. schlugerae</i> (Emeljanova et Gorbacheva, 1960)
108		<i>L. californicum</i> V.-G. et Langston, 1976
109		<i>L. auritum</i> Kharadov, 1995
110	#261	<i>L. madiense</i> Traub et Nadchatram, 1967
111		<i>L. tenuipalpe</i> V.-G. et Langston, 1976
112		<i>L. abramovi</i> Stekolnikov, 2013
113		<i>L. rattistae</i> Wen, Zhong et Wu, 1984
114		<i>L. fulmentum</i> V.-G. et Langston, 1976
115	#261 end	<i>L. mirum</i> V.-G. et Langston, 1976
116		<i>L. aenigmami</i> Stekolnikov, 2013
117	#233	<i>L. linhuaikongense</i> (Wen et Hsu, 1961)
118		<i>L. laoense</i> Stekolnikov, 2013
119		<i>L. shenzhense</i> Wen, 2001
120		<i>L. quadrifurcatum</i> Wen et Xiang, 1984
121		<i>L. vivericola</i> V.-G. et Langston, 1976
122		<i>L. arvinum</i> (Schluger et al, 1960)
123		<i>L. deliense</i> syn. <i>deliense microsetosa</i> Zhao, Tang et Mo, 1986
124		<i>L. deliense</i> syn. <i>sinense</i> Wen et Chen, 1984
125		<i>L. tikhonovi</i> Stekolnikov, 2013
126		<i>L. labuani</i> V.-G. et Langston, 1976
127		<i>L. koreanum</i> V.-G. et Langston, 1976
128		<i>L. flureli</i> V.-G. et Langston, 1976

## Продолжение таблицы

129		<i>L. bochkovi</i> Stekolnikov, 2013
130		<i>L. saigoni</i> V.-G. et Langston, 1976
131		<i>L. chuanxi</i> Wen, Zhou, Chen, Wang et Zhang, 1984
132		<i>L. insigne</i> Fernandes et Kulkarni, 2003
133		<i>L. kunmingense</i> Wen et Xiang, 1984
134		<i>L. spicapilum</i> V.-G. et Langston, 1976
135		<i>L. furcagaleala</i> V.-G. et Langston, 1971
136		<i>L. sialkotense</i> V.-G. et Langston, 1976
137		<i>L. sialkotense</i> syn. <i>jishoum</i> Wen, Li, Zhang et Liao, 1988
138		<i>L. paulum</i> V.-G. et Langston, 1976
139		<i>L. luzonense</i> V.-G. et Langston, 1976
140		<i>L. pentafurcatum</i> Wen et Xiang, 1984
141		<i>L. subangi</i> V.-G. et Langston, 1976
142		<i>L. afrobodense</i> V.-G. et Langston, 1976
143		<i>L. deliense</i> (Walch, 1922)
144	#19	<i>L. oculascutum</i> Brown, 1992
145	#19 end	<i>L. longimedian</i> syn. <i>mindanensis</i> Brown, 1992
146		<i>L. longimedian</i> Brown, 1992
147		<i>L. alopeciatum</i> Traub et Nadchatram, 1967
148		<i>L. tarsale</i> (Traub et Audy, 1954)
149		<i>L. waltoni</i> V.-G. et Langston, 1976
150		<i>L. serum</i> V.-G. et Langston, 1976
151		<i>L. longimedium</i> Wen et Xiang, 1984
152	#95	<i>L. dichotogalium</i> Xiang et Wen, 1986
153		<i>L. shuqui</i> Wen et Xiang, 1984
154	#100	<i>L. cricethrionis</i> syn. <i>rusticum</i> Yu, Yang et Gong, 1986
155		<i>L. fulleri</i> (Ewing, 1945)
156		<i>L. peromysci</i> V.-G. et Langston, 1976
157		<i>L. tupikovae</i> Kudryashova et Lushchekina, 2011
158		<i>L. taishanicum</i> Meng, Xue et Wen, 1983
159	#100 end	<i>L. cricethrionis</i> Wen, Sun et Sun, 1984
160		<i>L. hiemale</i> Yu, Yang et Gong, 1982
161		<i>L. eothenomydis</i> Yu et Yang, 1986
162	#118	<i>L. fletcheri</i> (Womersley et Heaslip, 1943)

## Продолжение таблицы

163	<i>L. fletcheri</i> syn. <i>fletcheri francolini</i> Wen et Xiang, 1984
164	<i>L. scanloni</i> Traub et Lakshana, 1966
165	<i>L. monstrosus</i> (Schluger et al, 1960)
166 #25	<i>L. delimushi</i> V.-G. et Langston, 1976
167 #25 end	<i>L. akamushi</i> (Brumpt, 1910)
168	<i>L. delimushi</i> syn. <i>delimushi kumaoense</i> V.-G. et Langston, 1976
169 #58	<i>L. isosetosum</i> Wen et Xiang, 1984
170	<i>L. ului</i> V.-G. et Langston, 1976
171	<i>L. imphalum</i> V.-G. et Langston, 1976
172	<i>L. imphalum</i> syn. <i>imphalum sabahense</i> V.-G. et Langston, 1976
173	<i>L. minului</i> V.-G. et Langston, 1976
174 #58 end	<i>L. imphalum</i> syn. <i>imphalum ceylonicum</i> V.-G. et Langston, 1976
175	<i>L. nanchangense</i> Wen, 1984
176	<i>L. imphalum</i> syn. <i>chiangraiensis</i> Tanskul et Linthicum, 1997
177	<i>L. lanceolatum</i> (Womersley, 1952)
178 #36	<i>L. bodense</i> (Gunther, 1940)
179	<i>L. muridium</i> (Womersley, 1952)
180 #128	<i>L. subrussicum</i> Kolebinova, 1970
181	<i>L. rassicum</i> (Oudemans, 1902)
182	<i>L. tenompaki</i> V.-G. et Langston, 1976
183	<i>L. philippinense</i> Kolebinova, 1980
184	<i>L. pseudofulmentum</i> V.-G. et Langston, 1976
185	<i>L. vanderghinstei</i> (Gunther, 1940)
186	<i>L. australe</i> V.-G. et Langston, 1976
187	<i>L. spicanisetum</i> Yu, Yang et Gong, 1986
188 #128 end	<i>L. subangulare</i> Wen et Xiang, 1984
189	<i>L. urogale</i> Brown, 1992
190 #133	<i>L. qiui</i> Yu, Yang et Gong, 1986
191	<i>L. oreophilum</i> V.-G. et Langston, 1976
192	<i>L. bambicola</i> Wen et Xiang, 1984
193	<i>L. zhongjingi</i> Wen et Xiang, 1984
194	<i>L. kulkarnii</i> V.-G. et Langston, 1976
195	<i>L. xiayui</i> Wen et Wu, 1984
196 #290	<i>L. gentryi</i> Nadchatram et Upham, 1966

## Продолжение таблицы

197		<i>L. kundini</i> Nadchatram et Upham, 1966
198		<i>L. phangi</i> Upham et Nadchatram, 1968
199		<i>L. dongluoense</i> Wang, Liao et Lin, 1981
200		<i>L. yui</i> (Chen et Hsu, 1955)
201		<i>L. allosetum</i> Wang, Liao et Lin, 1981
202		<i>L. postfoliatum</i> Wang, Liao et Lin, 1981
203		<i>L. discum</i> Wang, Liao et Lin, 1981
204		<i>L. wugongense</i> Wang et Song, 1991
205	#290 end	<i>L. gracipalpe</i> (Schluger et al, 1960)
206		<i>L. himizui</i> (Sasa et al, 1951)
207		<i>L. keukenschrijveri</i> (Walch, 1924)
208		<i>L. asetulum</i> (Chen et Hsu, 1965)
209		<i>L. kuroshioi</i> (Sasa et Kawashima, 1951)
210		<i>L. subpalpale</i> V.-G. et Langston, 1976
211		<i>L. jinense</i> Wen et Tian, 1984
212	#216	<i>L. palaple</i> V.-G. et Langston, 1976
213		<i>L. pallidum</i> (Nagayo, Mitamura et Tamiya, 1919)
214		<i>L. palpale</i> (Nagayo, Mitamura et Tamiya, 1919)
215		<i>L. narayanshahi</i> Nadchatram, 1970
216		<i>L. yigongense</i> Wu et Wen, 1984
217		<i>L. liaoji</i> Wen et Sun, 1984
218	#216 end	<i>L. wangi</i> Yu, Yang et Gong, 1986
219		<i>L. intermedium</i> (Nagayo, Mitamura et Tamiya, 1920)
220	#234	<i>L. tanakaryoi</i> (Kawashima et Sasa, 1952)
221		<i>L. subintermedium</i> (Jameson et Toshioka, 1954)
222	#234 end	<i>L. orientale</i> (Schluger, 1948)
223		<i>L. laxoscutum</i> Teng, 1981
224		<i>L. tithwalense</i> (Womersley, 1952)
225		<i>L. peniscutum</i> V.-G., Nadchatram et Traub, 1966
226		<i>L. yuebeiense</i> Zhao, 1982
227		<i>L. miyajimai</i> (Fukuzumi et Obata, 1951)
228		<i>L. yasukokai</i> (Sasa, Kawashima et Hiromatsu, 1952)
229		<i>L. spicatum</i> Traub, 1960
230		<i>L. tardum</i> V.-G. et Langston, 1976

## Продолжение таблицы

231	#193	<i>L. bunaense</i> V.-G. et Langston, 1976
232		<i>L. rectanguloscutum</i> (Hsu et Chen, 1964)
233		<i>L. javani</i> V.-G. et Langston, 1976
234		<i>L. burmense</i> (Ewing, 1945)
235	#193 end	<i>L. sandfordi</i> Goff, 1981
236		<i>L. nyctali</i> Wen et Sun, 1984
237		<i>L. megalangati</i> V.-G. et Langston, 1976
238		<i>L. sheshui</i> Wen et Xiang, 1984
239	#204	<i>L. brinchangense</i> Nadchatram et Upham, 1966
240	#204 end	<i>L. rowanae</i> Nadchatram, 1970
241		<i>L. bhimtalense</i> (Womersley, 1952)
242	#191	<i>L. dahai</i> Wen et Xu, 1984
243		<i>L. shanghaense</i> Wen et Lu, 1984
244		<i>L. kitasatoi</i> (Fukuzumi et Obata, 1950)
245		<i>L. hyongsunahi</i> V.-G. et Langston, 1976
246		<i>L. tosai</i> (Sasa et Kawashima, 1951)
247	#191 end	<i>L. apodemi</i> Wen et Sun, 1984
248		<i>L. andrei</i> Tanskul et Gingrich, 1986
249		<i>L. harrisoni</i> Tanskul et Gingrich, 1986
250	#112	<i>L. elisbergi</i> Traub et Lakshana, 1966
251		<i>L. kinabalui</i> V.-G. et Langston, 1976
252	#144	<i>L. obscurum</i> (Womersley, 1944)
253		<i>L. album</i> (Kamo, Kawashima et Nishimura, 1957)
254		<i>L. silvaticum</i> Hushcha et Schluger, 1967
255	#144 end	<i>L. silvaticum</i> syn. <i>pakistanum</i> V.-G. et Langston, 1976
256		<i>L. jianshanense</i> Yu, Yang et Gong, 1982
257		<i>L. jianense</i> Wen, 1984
258		<i>L. megabodense</i> V.-G. et Langston, 1976
259		<i>L. densipunctatum</i> Yu, Yang et Gong, 1982
260	#186	<i>L. linjeromae</i> V.-G. et Langston, 1976
261		<i>L. tupaianum</i> V.-G. et Langston, 1976
262		<i>L. langati</i> (Audy et Womersley, 1957)
263		<i>L. clarum</i> V.-G. et Langston, 1976
264		<i>L. cosmetornisi</i> V.-G. et Langston, 1976

## Продолжение таблицы

265	#294	<i>L. yunnanense</i> Yu, Yang et Tu, 1980
266		<i>L. caudatum</i> Wen, Zhou, Chen, Wang et Zhang, 1984
267		<i>L. lagone</i> V.-G. et Langston, 1976
268		<i>L. paradux</i> V.-G. et Langston, 1976
269		<i>L. miyazakii</i> (Sasa et al, 1951)
270		<i>L. bengbuense</i> Chen et Fan, 1981
271		<i>L. lawrencei</i> V.-G. et Langston, 1976
272		<i>L. horridum</i> (Schluger et al, 1960)
273		<i>L. paradux</i> syn. <i>montanum</i> Stekolnikov, 2004
274	#207	<i>L. yulini</i> Xiang et Wen, 1984
275		<i>L. xiaguanense</i> Yu, Yang, Zhang, Zi et Hu, 1981
276		<i>L. deplanoscutum</i> Yu, Yang, Zhang, Zi et Hu, 1981
277		<i>L. biluoxueshanense</i> Yu, Hu et Fang, 1982
278		<i>L. zhongdianense</i> Yu, Yang, Zhang, Zi et Hu, 1981
279		<i>L. neotebraci</i> Xiang et Wen, 1986
280	#255	<i>L. xishani</i> Wen et Xiang, 1984
281		<i>L. apodevrieri</i> Wen et Xiang, 1984
282		<i>L. orestes</i> Xiang et Wen, 1986
283	#255 end	<i>L. xinjiangense</i> Shao et Wen, 1984
284		<i>L. kiangsuense</i> Chen, 1975
285		<i>L. macacaphilum</i> Brown, 1992
286	#239	<i>L. saltuosum</i> Yu, Yang et Gong, 1982
287		<i>L. besali</i> V.-G. et Langston, 1976
288		<i>L. yidun</i> Wen et Wu, 1984
289		<i>L. irregulare</i> Traub et Nadchatram, 1967
290		<i>L. bayanense</i> Yang, 1994
291		<i>L. bicoxalis</i> Kharadov, 1995
292		<i>L. multiplex</i> Kudryashova, 1979
293		<i>L. wolandi</i> Kudryashova, 1979
294		<i>L. malayanum</i> Nadchatram et Upham, 1966
295		<i>L. linji</i> Wen et Sun, 1984
296		<i>L. noxium</i> Schluger et Amanguliev, 1972
297		<i>L. alanicum</i> Stekolnikov, 2004 (Краснодарский край)
298		<i>L. alanicum</i> (Stekolnikov, 2004) (Дагестан)

## Продолжение таблицы

299	<i>L. europaeum</i> (Daniel et Brelih, 1959) (Турция)
300	<i>L. rupestre</i> Traub et Nadchatram, 1967
301 #239 end	<i>L. europaeum</i> (Daniel et Brelih, 1959) (Дагестан)
302	<i>L. hsui</i> Yu, Yang et Gong, 1986
303	<i>L. baluense</i> (Traub et Audy, 1954)
304	<i>L. intermedium</i> syn. <i>daisen</i> (Kumada et Sasa, 1953)
305 #99	<i>L. solum</i> Kudryashova, 1979
306	<i>L. sinharhense</i> Kulkarni, 1973
307	<i>L. sinharhense</i> syn. <i>crassipilum</i> V.-G. et Langston, 1976
308 #141	<i>L. radfordi</i> (Sinha, 1954)
309	<i>L. turdicola</i> V.-G. et Langston, 1976
310 #141 end	<i>L. scutellare</i> (Nagayo et al, 1921)
311	<i>L. pilosum</i> Traub et Lakshana, 1966
312 #177	<i>L. baoshui</i> Wen et Xiang, 1984
313	<i>L. tenipilum</i> Wen et Xiang, 1984
314	<i>L. turdicola</i> syn. <i>suense</i> Wen, 1984
315	<i>L. parapalpale</i> (Womersley, 1952)
316	<i>L. kunshui</i> Wen et Xiang, 1984
317	<i>L. xianglinense</i> Wen, 1984
318 #195	<i>L. teramurai</i> (Sasa, Kumada et Teramura, 1951)
319	<i>L. fukuokai</i> (Kamo, 1955)
320	<i>L. heiense</i> Wen, 1984
321	<i>L. tectum</i> (Traub, Morrow et Lipovsky, 1958)
322 #195 end	<i>L. pavlovskiyi</i> (Schluger, 1948)
323	<i>L. sinotupaium</i> Wen et Xiang, 1984
324	<i>L. alpinum</i> Yu et Yang, 1986
325	<i>L. romaniense</i> V.-G. et Langston, 1976
326 #114	<i>L. intermutatum</i> V.-G. et Langston, 1976
327	<i>L. intermedium</i> syn. <i>hiranumai</i> (Kanda, 1942)
328 #114 end	<i>L. europaeum</i> (Daniel et Brelih, 1959) (типовая серия)
329	<i>L. typhlomyis</i> Liu, Xiang et Ma, 2003
330	<i>L. toshiokai</i> (Sasa et Jameson, 1954)
331	<i>L. megatoshiokai</i> V.-G. et Langston, 1976
332	<i>L. bashuense</i> Liu, Hu et Ma, 2001

Продолжение таблицы

333	<i>L. dux</i> (Womersley, 1952)
334	<i>L. dunqingi</i> Liu, Xiang et Ma, 2003
335	<i>L. halidasys</i> (Traub, Morrow et Lipovsky, 1958)

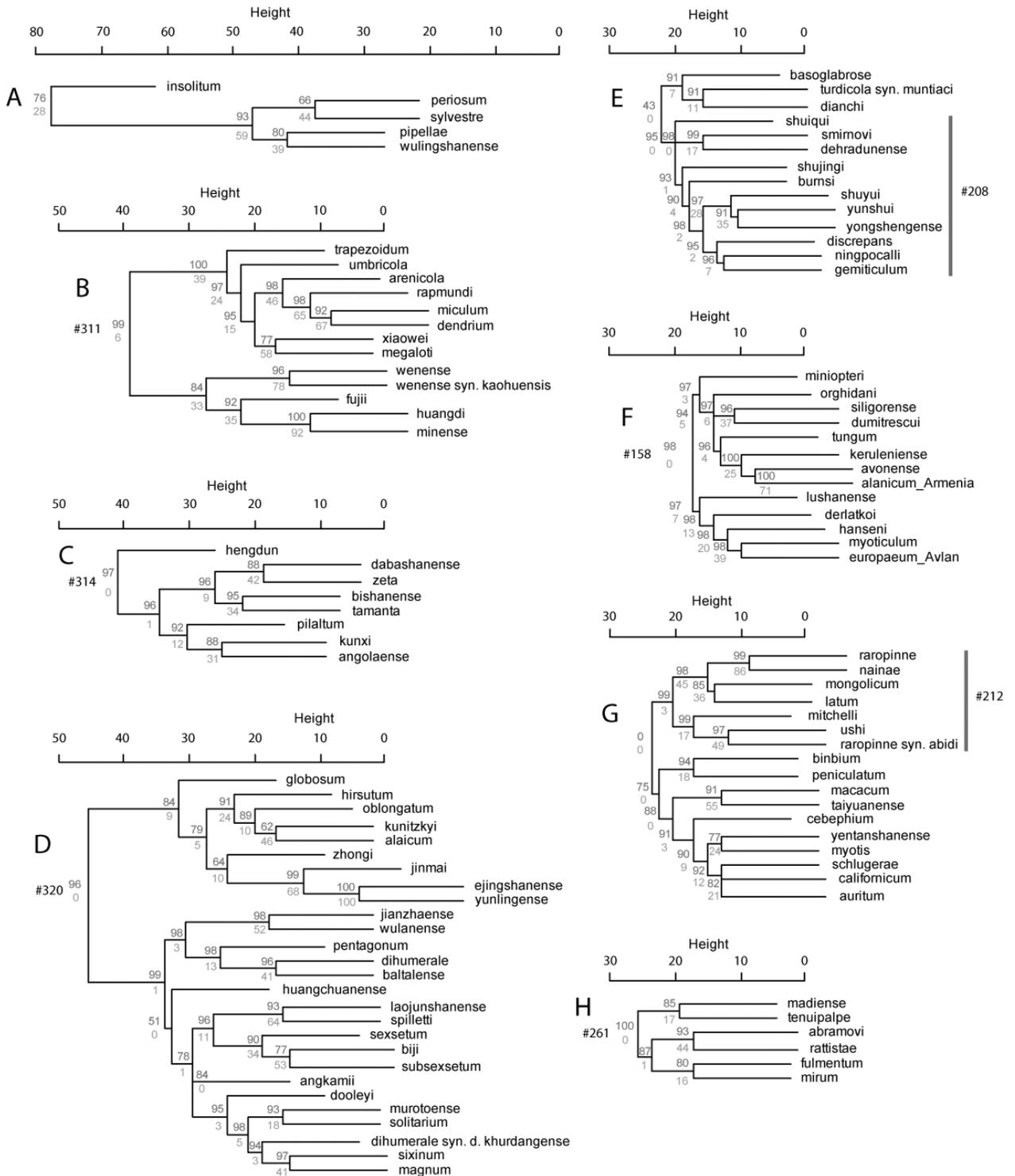
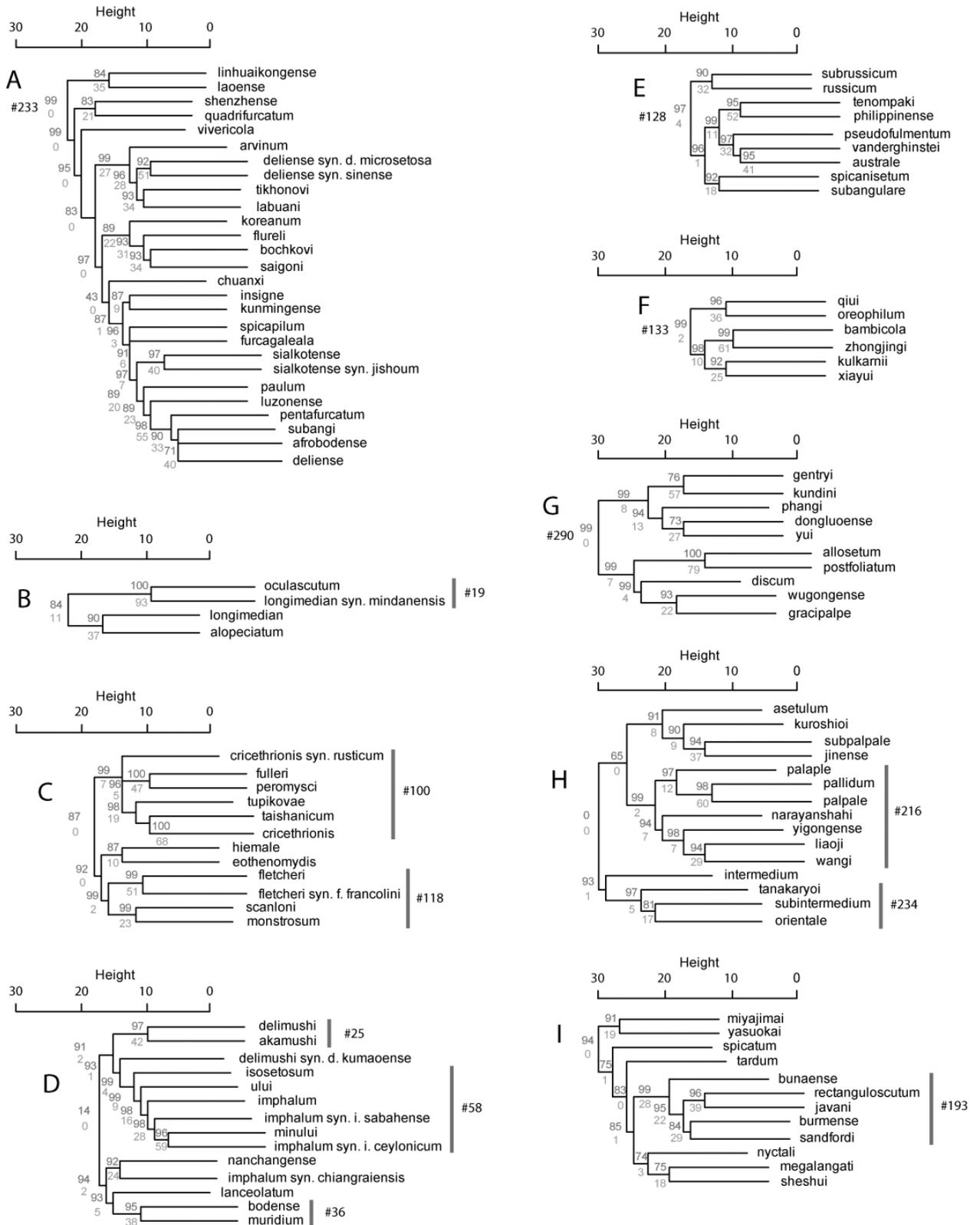


Рисунок 55. Фрагменты дендрограммы с рис. 41, сверху вниз. AU р-значения даны

сверху, ВР р-значения – снизу каждого кластера. Номера (соответствующие порядку построения кластера) приводятся только для наибольших кластеров с AU р-значениями  $\geq 0.95$ .



**Рисунок 56.** Фрагменты дендрограммы с рис. 41, сверху вниз. См. объяснение к рис. 55.

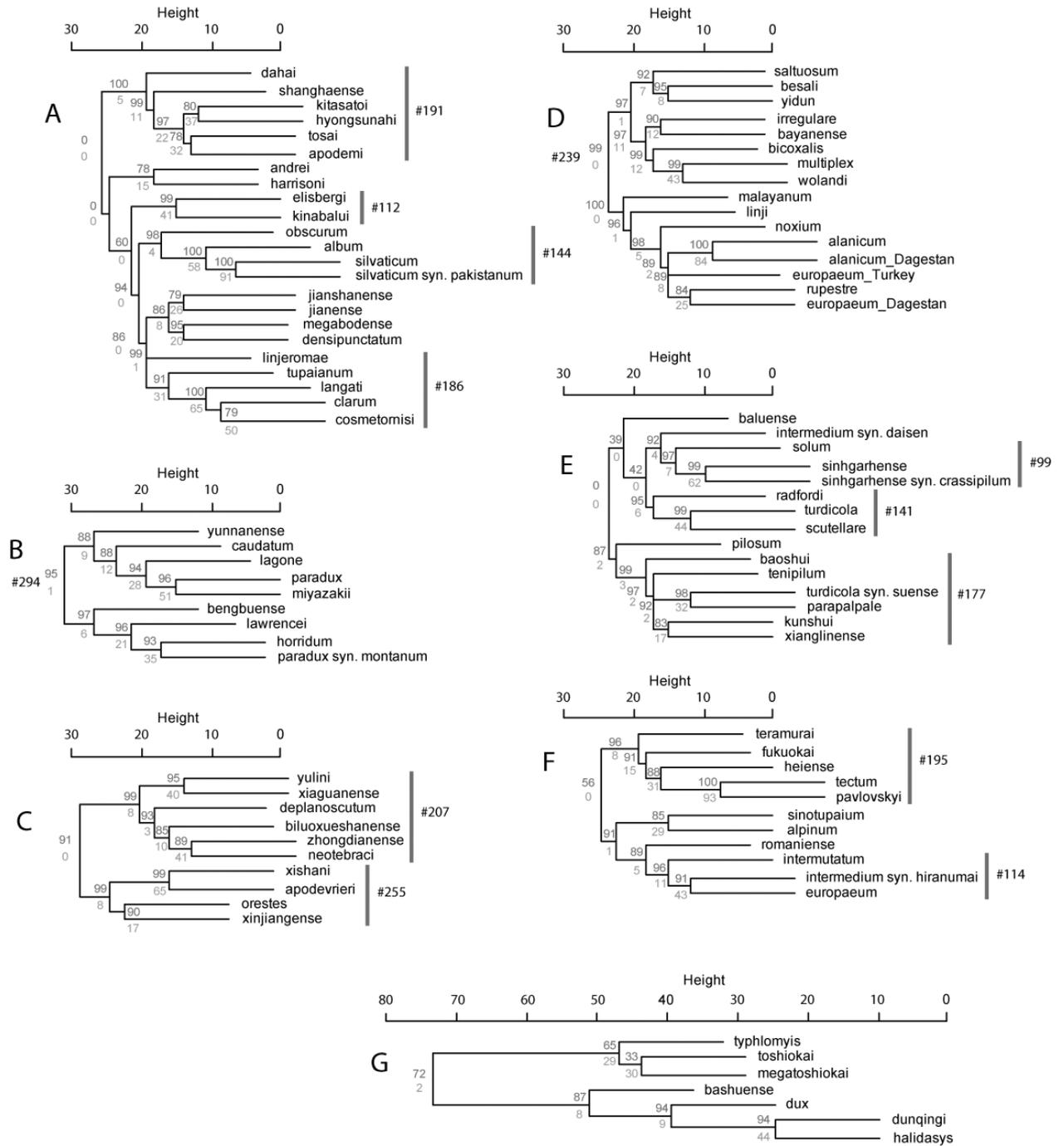


Рисунок 57. Фрагменты дендрограммы с рис. 41, сверху вниз. См. объяснение к рис. 55.

## Приложение В

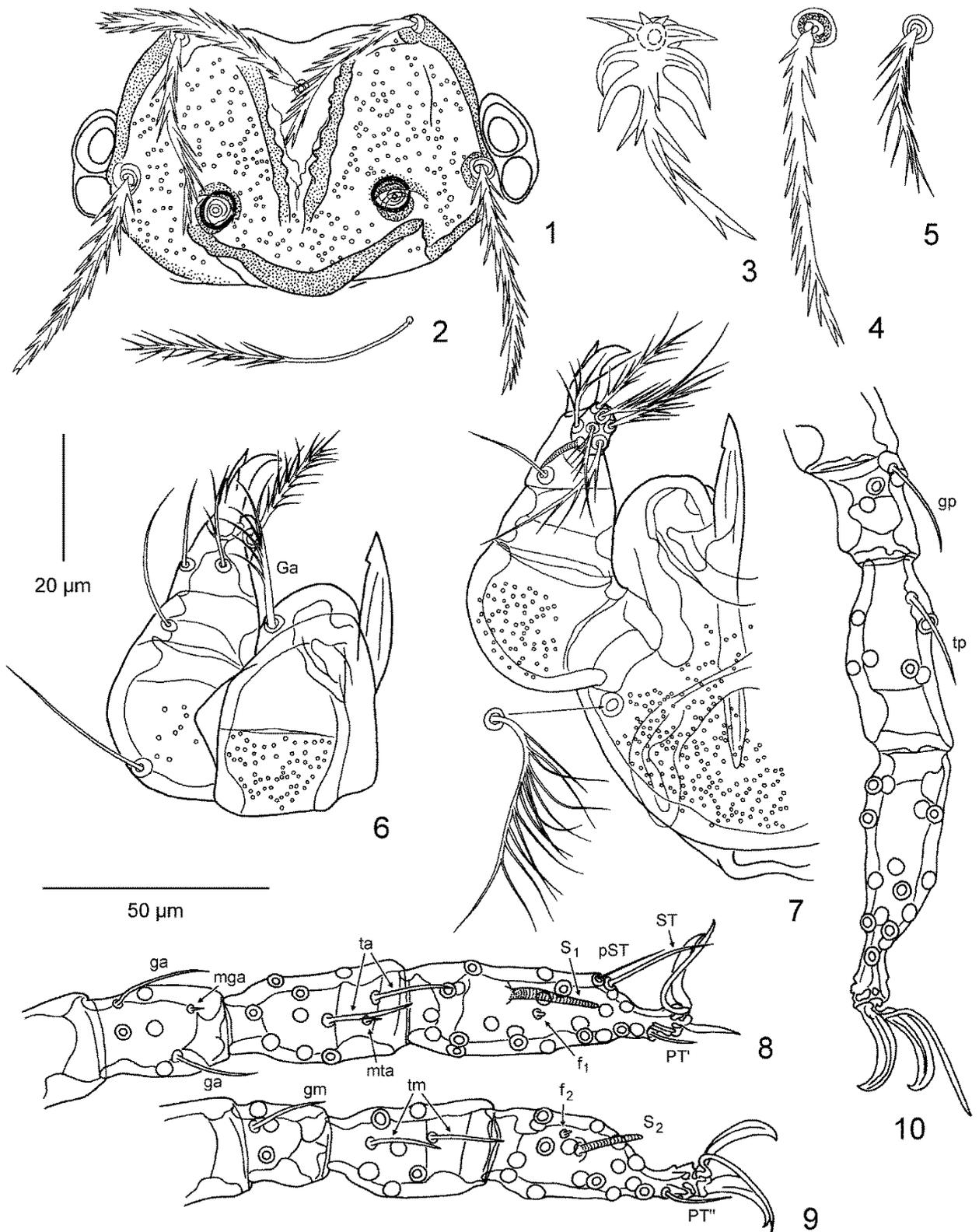
### *Laotrombicula khunboromi* Stekolnikov, 2014.

(рис. 58, 59)

**Диагноз.** SIF = 7B-B-(3-4)-2111.0000; fPp = N/N(b)/BNN; fSc: PL  $\geq$  AM > AL; fCx = 1.1.1; fSt = 2.2; DS = 189-241; VS = 87-160; NDV = 328-362; Ip = 774-851. Стандартные промеры приведены в табл. 36.

**Описание (личинка).** Идиосома. Глаза 2+2, расположены вплотную к щиту. Дорсальные щетинки идиосомы многочисленны, количеством 189-241, поперечные ряды щетинок неразличимы, плечевые щетинки не отделены от дорсальных. Краевые щетинки с тремя рядами крупных боронок, центральные щетинки уплощенные, перисторассеченные, с широкими, плоскими, заостренными на конце ветвями. Четыре стернальных щетинки и 87-160 вентральных щетинок идиосомы, опушенных длинными тонкими бороночками. Общее число щетинок идиосомы, не считая коксальных и стернальных – 328-362. Экскреторная пора смещена в каудальную область идиосомы.

Гнатосома. Коготь хелицер с треугольной шапочкой; базальная часть основания хелицер с умеренной пунктировкой; гнатококса с густой пунктировкой и 1 парой ветвистых щетинок; бедро пальп с умеренной пунктировкой; галеальная щетинка мощная, ветвистая; коготь пальп с 3-4 ветвями (у голотипа левый коготь с 4 ветвями; ветви правого когтя плохо различимы); щетинки бедра и колена пальп гладкие (у 2 экз. щетинка колена пальп с 1 короткой ресничкой); дорсальная щетинка голени пальп ветвистая (иногда выглядит гладкой); латеральная и вентральная щетинки голени пальп гладкие; лапка пальп с 7 ветвистыми щетинками и базальным соленидием (tarsala).

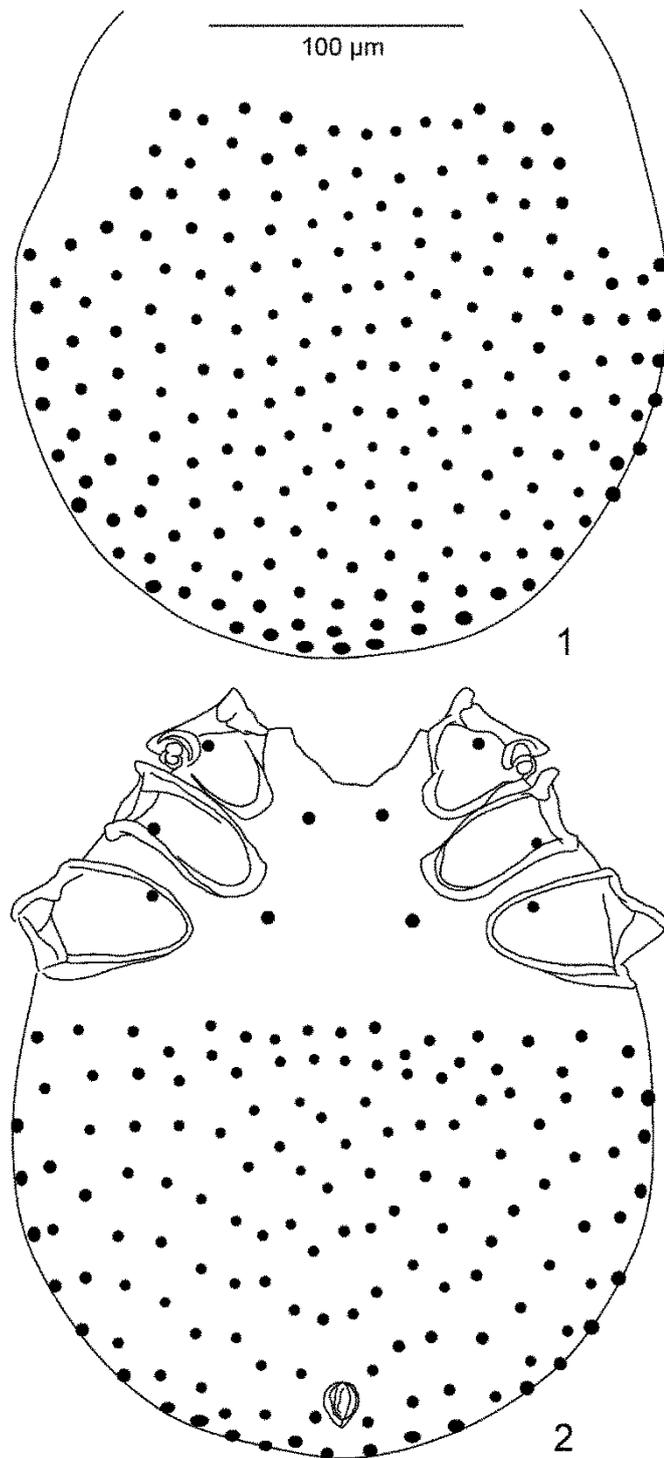


**Рисунок 58.** *Laotrombicula khunboromi* Stekolnikov, 2014. 1 – щит и глаза; 2 – сенсилла; 3 – дорсальная щетинка идиосомы в центре 1-го ряда; 4 – дорсальная щетинка идиосомы с краю 1-го ряда; 5 – вентральная щетинка идиосомы; 6 – гнатосома дорсально; 7 – гнатосома вентрально; 8 – нога I; 9 – нога II; 10 – нога III.

Условные обозначения: Ga – галеальная щетинка; ga – genuala (соленидий  $\sigma$ ) I; gm – genuala II; gp – genuala III; mga – microgenuala; ta – tibiala (соленидий  $\phi$ ) I; tm – tibiala II;

tr – tibiala III; mta – microtibiala; f<sub>1</sub> – microtarsala (фамулюс, ε) I; f<sub>2</sub> – microtarsala II; S<sub>1</sub> – tarsala (соленидий ω) I; S<sub>2</sub> – tarsala II; ST – subterminala (эупатидий, ζ); pST – parasubterminala; PT' – pretarsala (эупатидий, ζ) I; PT'' – pretarsala II.

Масштабные линейки: 50 μm (1, 2, 8-10); 20 μm (3-7).



**Рисунок 59.** *Laotrombicula khunboromi* Stekolnikov, 2014. 1 – расположение дорсальных щетинок идиосомы. 2 – расположение коксальных, стернальных и брюшных щетинок идиосомы. Масштабная линейка: 100 μm.

Таблица 36. Стандартные промеры *Laotrombicula khunboromi*.

Переменная	Голотип	Минимум	Максимум	Среднее	Объем выборки
AW	52	52	58	54	10
PW	78	77	85	82	10
SB	40	36	43	40	10
ASB	41	38	43	40	10
PSB	20	20	23	21	10
SD	60	59	63	61	10
P-PL	28	25	31	28	10
AP	33	32	36	35	10
AM	47	45	56	50	10
AL	41	41	48	45	10
PL	51	51	54	53	9
D <sub>min</sub>	-	29	32	30	3
D <sub>max</sub>	-	32	43	37	3
V <sub>min</sub>	-	25	28	27	3
V <sub>max</sub>	-	36	38	37	3
pa	277	263	290	274	10
pm	245	238	263	245	10
pp	281	272	299	285	10
Ip	803	774	851	804	10
DS	-	189	241	213	5
VS	-	87	160	135	5
NDV	-	328	362	348	5
TaIII L	59	58	63	61	10
TaIII W	18	17	18	17	10

Щит. Приблизительно шестиугольный, с умеренной пунктировкой, с вогнутым передним краем, утолщенными боковыми краями и сильно выступающим задним краем. От переднего края щита в заднем направлении, по обе стороны от основания AM, вплоть до уровня сенсилл по его поверхности простираются два зубчатых продольных гребня. Ниже оснований сенсилл поверх заднего края щита располагается угловатый выступ. Основание AM находится

далеко позади уровня AL; SB позади уровня PL (P-PL – PSB = 5-9; среднее 6.5); PL  $\geq$  AM > AL; все скутальные щетинки несут 4 ряда мощных боронок; бичевидные сенсиллы в дистальной половине несут около 18-20 ветвей средней длины.

Ноги разделены на 7 сегментов, несут пару коготков и сходный с ними эмподий.

Ноги I: кокса с 1 неспециализированной ветвистой щетинкой (1B); вертлуг 1B; basifemur 1B; telofemur 5B; колено 4B, 2 genualae, microgenuala; голень 8B, 2 tibialae, microtibiala; лапка 22B, tarsala длиной 19–20  $\mu$ m, microtarsala дистально от tarsala, subterminala, parasubterminala, pretarsala.

Ноги II: кокса 1B; вертлуг 1B; basifemur 2B; telofemur 4B; колено 3B, genuala; голень 6B, 2 tibialae; лапка 16B, tarsala длиной 14  $\mu$ m, microtarsala рядом и слегка проксимально от tarsala, pretarsala.

Ноги III: кокса 1B; вертлуг 1B; basifemur 2B; telofemur 3B; колено 3B, genuala; голень 6B, tibiala; лапка 15B.

**Хозяин.** *Laonastes aenigmatum*.

**Типовой материал.** Голотип – личинка (ЗИН, № L-158, T-Tr.-63) с *Laonastes aenigmatum*, Лаос: провинция Кхаммуан, 18 км севернее Thakhek, деревня Van Douy, 140 м над ур. моря, 12 ноября 2008, коллекторы А.В. Абрамов и А.Н. Тихонов, клещей собрал А.В. Бочков. Паратипы: 17 личинок (ЗИН, №№ от L-22 до L-216), 11-15 ноября 2008, остальные данные как у голотипа.

**Этимология.** Вид назван в честь мифического короля по имени Кхун Бором Рачатират, которого лао и некоторые другие этнические группы рассматривают в качестве своего прародителя.

### ***Laotrombicula fangumi* Stekolnikov, 2014**

(рис. 60, 61)

**Диагноз.** SIF = 7B-B-3-2111.0000; fPp = N/N/BNN; fSc: PL > AM > AL; fCx = 1.1.1; fSt = 2.~15; DS = 130–154; VS = 129–140; NDV = 270–283; Ip = 695–711. Стандартные промеры приведены в табл. 37.

**Описание (личинка).** Идиосома. Глаза 2+2, окулярные пластинки слиты со щитом. Дорсальные щетинки идиосомы многочисленны, количеством 130-154,

окружают щит с боков, поперечные ряды щетинок неразличимы, плечевые щетинки не отделены от дорсальных. Краевые щетинки с тремя рядами крупных бородак, центральные щетинки уплощенные, перисторассеченные в проксимальной половине и умеренно покрытые длинными тонкими бородаками в дистальной половине. Две передних стернальных щетинки; задние стернальные щетинки, количеством примерно 13-15, не отделены от вентральных щетинок; 129-140 вентральных щетинок идиосомы, опушенных длинными тонкими бородаками. Общее число щетинок идиосомы, не считая коксальных и стернальных – 270-283. Экскреторная пора смещена в каудальную область идиосомы.

Гнатосома. Коготь хелицер с треугольной шапочкой; базальная часть основания хелицер с умеренной пунктировкой; гнатококса с густой пунктировкой и 1 парой ветвистых щетинок; бедро пальп с умеренной пунктировкой; галеальная щетинка мощная, ветвистая; коготь пальп с 3 ветвями; щетинки бедра и колена пальп гладкие; дорсальная щетинка голени пальп ветвистая; латеральная и вентральная щетинки голени пальп гладкие; лапка пальп с 7 ветвистыми щетинками и базальным соленидием (*tarsala*).

Щит. Приблизительно полукруглый, с густой пунктировкой, с вогнутым передним краем и широко закругленным, утолщенным задним краем. Между основаниями сенсилл расположены несколько слабо выраженных зазубренных продольных гребней. PL смещены далеко вперед и сближены с AL. Основание AM находится позади уровня AL; SB далеко позади уровня PL ( $P-PL - PSB = 14-20$ );  $PL > AM > AL$ ; все скутальные щетинки несут 4 ряда мощных бородак; сенсиллы утрачены у всех изученных экземпляров.

Ноги разделены на 7 сегментов, несут пару коготков и сходный с ними эмподий.

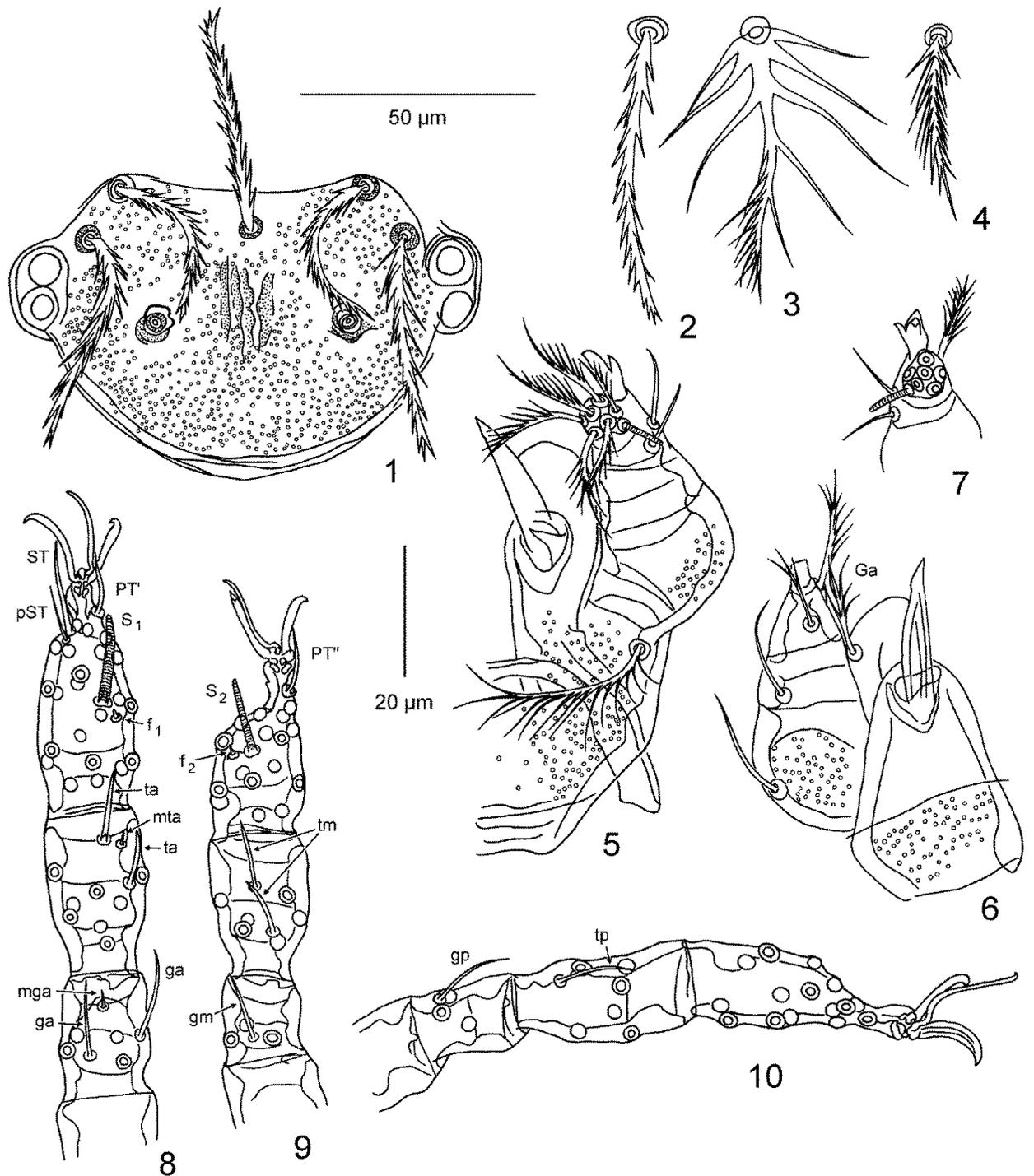
Ноги I: кокса с 1 неспециализированной ветвистой щетинкой (1B); вертлуг 1B; *basifemur* 1B; *telofemur* 5B; колено 4B, 2 *genualae*, *microgenuala*; голень 8B, 2 *tibialae*, *microtibiala*; лапка 22B, *tarsala* длиной 19  $\mu\text{m}$ , *microtarsala* рядом и слегка проксимально от *tarsala*, *subterminala*, *parasubterminala*, *pretarsala*.

Ноги II: кокса 1B; вертлуг 1B; *basifemur* 2B; *telofemur* 4B; колено 3B, *genuala*; голень 6B, 2 *tibialae*; лапка 16B, *tarsala* длиной 16  $\mu\text{m}$ , *microtarsala* рядом с *tarsala*, *pretarsala*.

Ноги III: кокса 1В; вертлуг 1В; basifemur 2В; telofemur 3В; колено 3В, genuala; голень 6В, tibiala; лапка 15В.

**Таблица 37.** Стандартные промеры *Laotrombicula fangumi*.

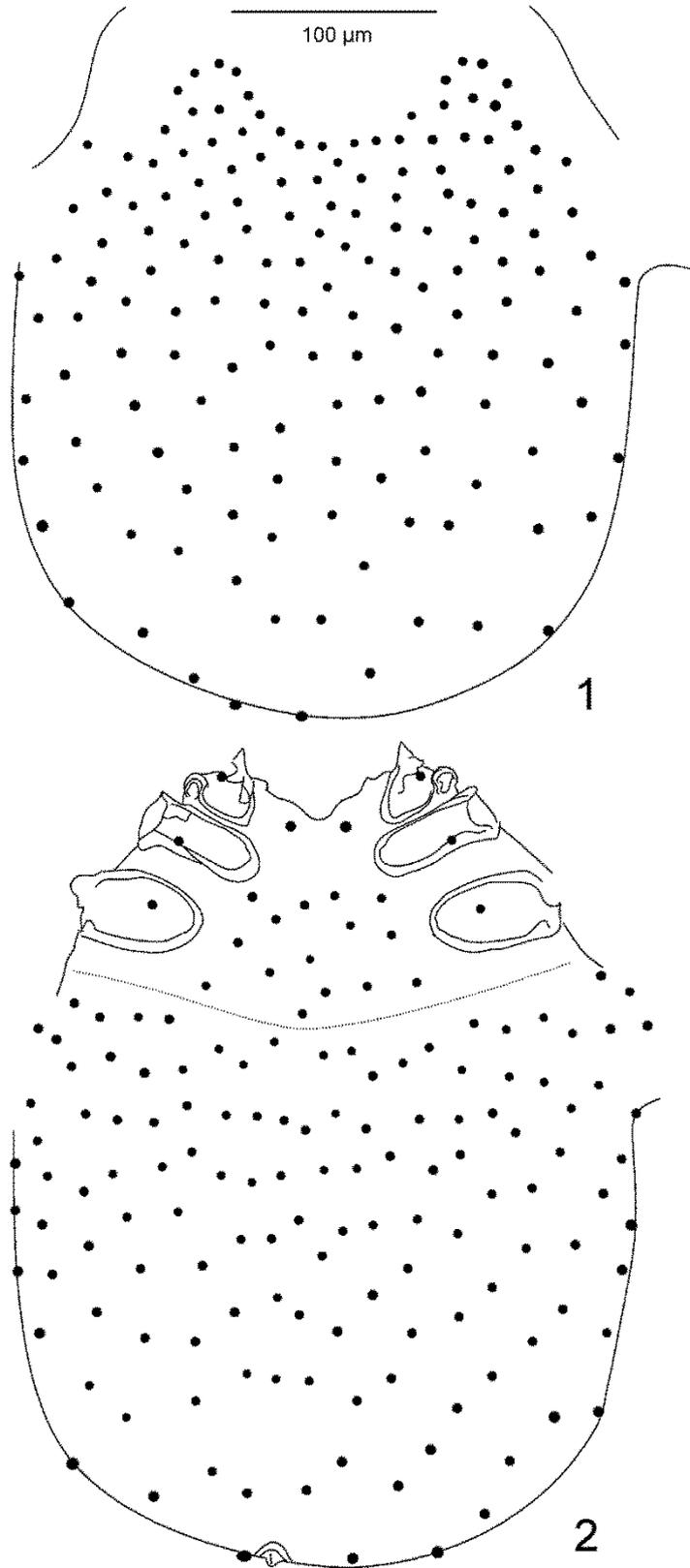
Переменная	Голотип	Паратип L-159	Паратип L-239
AW	52	50	53
PW	67	67	70
SB	41	42	46
ASB	32	29	33
PSB	33	32	32
SD	66	60	66
P-PL	52	45	52
AP	13	16	15
AM	45	47	45
AL	38	39	41
PL	49	-	53
D <sub>min</sub>	41	-	43
D <sub>max</sub>	50	-	50
V <sub>min</sub>	23	-	26
V <sub>max</sub>	49	-	49
Pa	234	245	229
Pm	212	214	211
Pp	257	252	256
Ip	704	711	695
DS	130	-	154
VS	140	-	129
NDV	270	-	283
TaIII L	52	53	49
TaIII W	16	17	17



**Рисунок 60.** *Laotrombicula fangumi* Stekolnikov, 2014. 1 – щит и глаза; 2 – дорсальная щетинка идиосомы с краю 1-го ряда; 3 – дорсальная щетинка идиосомы в центре 1-го ряда; 4 – вентральная щетинка идиосомы; 5 – гнатосома вентрально; 6 – гнатосома дорсально (коготь пальп обломан); 7 – голень и лапка пальп (четко видны 3 ветви когтя пальпы; вентральные щетинки лапки пальп не показаны); 8 – нога I; 9 – нога II; 10 – нога III.

Условные обозначения: те же, что на рис. 58.

Масштабные линейки: 50 µm (1, 8-10); 20 µm (2-7).



**Рисунок 61.** *Laotrombicula fangumi* Stekolnikov, 2014. 1 – расположение дорсальных щетинок идиосомы. 2 – расположение коксальных, стернальных и брюшных щетинок

идиосомы (приблизительная граница между стернальными и вентральными щетинками показана пунктиром).

Масштабная линейка: 100  $\mu\text{m}$ .

**Хозяин.** *Laonastes aenigmatum*.

**Типовой материал.** Голотип – личинка (ЗИН, № L-40, Т-Tr.-64) с *Laonastes aenigmatum*, Лаос: провинция Кхаммуан, 18 км севернее Thakhek, деревня Van Douy, 140 м над ур. моря, 15 ноября 2008, коллекторы А.В. Абрамов и А.Н. Тихонов, клещей собрал А.В. Бочков. Паратипы: 2 личинки (ЗИН, №№ L-159 и L-239), 11 ноября 2008, остальные данные как у голотипа.

**Этимология.** Вид назван в честь Фа Нгума, основателя (в 1354 г.) королевства Ланг Санг Хом Кхао («Королевство миллиона слонов и белого зонта») – первого в истории лаосского королевства.