

**ОТЗЫВ**  
официального оппонента  
о диссертационной работе **Стекольникова Александра Анатольевича**  
**«Изменчивость и структура вида у клещей-краснотелок (Acariformes:  
Trombiculidae)»,** представленной на соискание ученой степени доктора биологических  
наук по специальности 03.02.11 - паразитология.

Рукопись диссертации Александра Анатольевича Стекольникова представляет результат многолетней работы по исследованию видового разнообразия и внутривидовой пластичности клещей-краснотелок, проведенной на огромной территории. Использование собственных многочисленных экспедиционных сборов, материалов, предоставленных коллегами, анализа музеиных коллекций, позволило автору составить, вероятно, один из наиболее глубоких таксономических анализов группы тромбикулид. Одной из особенностей представленной работы как раз и является весомость систематико-таксономической части, посвященной паразитическим организмам. Не случайно в ходе исследования описано 5 новых родов и 84 новых вида тромбикулид, установлено синонимия групп, проведена ревизия рода *Leptotrombidium* мировой фауны, включающего 342 вида, составлены обзоры фаун краснотелок различных регионов мира.

Паразитологическая составляющая работы заключается в том, что весь представленный материал касается эктопаразитических личинок клещей-краснотелок. Таким образом, все основные проблемы структуры вида, изменчивости, географического распространения, градиентов признаков – могут анализироваться в контексте взаимодействий с хозяевами. Необходимо отметить, что, также как и в случае изучения многих других паразитических организмов, характеризующихся ярко выраженным фазовым характером жизненного цикла – в данном случае рассматривается отдельно лишь одна из фаз. Это необходимо помнить при анализе таких важных понятий как структура вида, подразделенность популяций, применение концепции вида к данной группе.

Рукопись диссертации изложена на 208 страницах. В ее структуре разделы «Введение», 6 глав, «Выводы» и список использованной литературы. Дополняют рукопись три важных раздела «Приложения». Рукопись снабжена профессионально выполненными оригинальными рисунками, характеризуется небольшим количеством опечаток, стилистически выверена.

Раздел «Введение» содержит все необходимые для квалификационной работы части: обосновывает актуальность исследования, подчеркивает научную новизну, указывает на степень разработанности темы. Здесь формулируются цель, задачи исследования, а также положения, выносимые на защиту. Среди них отметим разграничение автором явлений географической, экogeографической и экологической изменчивости; заключения о потенциальной аллопатрии в видеообразовании и континуумах форм, а также заключение, близкое к формулировке правила «смещения признаков» при обитании видовых популяций в симпатрии. Конечно, все эти вопросы имеют достаточно общий характер и их обсуждение – признак высокого уровня обсуждения материала, который и необходим для докторской диссертации.

В разделе «Введение» высказывается следующая мысль. «Одной из причин недостаточности таксономической базы является отсутствие общепринятой концепции вида у тромбикулид». Здесь хотелось бы уточнить по крайней мере два момента. Действительно ли автор считает, что концепция вида может формулироваться для определенной таксономической группы?

Из контекста следует, что в иных случаях (не тромбикулиды) общепринятая концепция вида имеется. Так ли это?

Раздел «Материал и методы» (Глава 1) подробно описывает этапы сбора и обработки материала исследования. Необходимо отметить подробность и глубину изложения статистических методов обработки, что является залогом надежности и адекватности применения морфометрических критериев в ходе всего исследования – от попарного сравнения, до применения методов логистической регрессии и регрессионного анализа. Особо хотелось бы отметить размышления автора над проблемой соотношения формы и размера и методическое воплощение этого в практической работе - применение геометрической средней – метода, лежащего в основе широко использующегося ныне направления морфометрических исследований – геометрической морфометрии.

Глава 2 – «Морфологический очерк» представляет компактное, профессионально выполненное описание основных признаков, используемых в систематике группы. В историческом контексте приведен терминологический аппарат, используемый для описания группы. Важной частью этого раздела является подробное обоснование и представление тех параметров, которые используются далее в работе для морфологического и морфометрического описания личинок краснотелок.

Глава 3 – «Формы внутривидовой изменчивости» на богатом фактическом материале показывает наличие клинальных вариаций, связанных как с показателями формы, так и с размерными характеристиками отдельных видов тромбикулид. Автор выделяет «географическую изменчивость» и «экогеографическую изменчивость». Хотя в тексте работы выделенного определения различиям этих двух понятий не дается, из контекста можно установить, что в тех случаях, когда имеется ясная коррелятивная связь между определенным экологическим градиентом и морфологическим/морфометрическим показателем – автор говорит о экогеографической изменчивости. Если наблюдается клинальная изменчивость, но градиент экологических факторов не установлен – тогда речь о географической изменчивости. В этом хотелось бы большей ясности, также как и соотнесения этих двух понятий с понятием «экологическая форма», которое также широко используется автором.

В целом глава 3 представляет новый интересный материал по внутривидовой клинальной изменчивости. В ряде случаев результаты позволяют еще раз проиллюстрировать такие известные обобщения, как, например, правило Бергмана. Однако в других - наблюдаются и иные закономерности которые еще требуют своего осмысливания как на уровне макрogeографической, так и на уровне локальной изменчивости. В ходе анализа материала по хетотаксии автор приходит к почти дословной формулировке еще одной закономерности - «правила Кренке» (сильно отклоняющиеся от модальных значений и редкие морфологические варианты одного вида являются «нормой» в смысле модальности проявления признаков у близкого вида).

В Главе 4 «Структура вида и видообразование у тромбикулид» на основании характера варьирования размерных и морфометрических признаков личинок ряда видов краснотелок делается предположение о вероятности парапатрического и аллопатрического вариантов видообразования. Детальность анализов и надежность видовых определений позволяют предположить, что автор подошел к пределу разрешения метода морфологического/морфометрического анализа в его применении к рассмотрению вопроса о структуре вида. В подтверждение этой мысли уместно привести фразу, написанную самим автором в начале этой главы: «Специалист по систематике тромбикулид в большинстве случаев не имеет средств, чтобы абсолютно точно определить, имеет ли он дело ... с симпатрией близкородственных видов или внутривидовым полиморфизмом» (с. 120). Дальнейшее возможно

только в случае введения в рассмотрение иной «оси рассмотрения» этих проблем, которая определяет плоскость анализа молекулярных признаков.

Глава 5 «Симпатрия близкородственных видов» представляет материал, позволяющий обсуждать вопросы соотношения признаков у видов в случае симпатрического обитания их популяций, а также интереснейший паразитологический вопрос возможности формирования внутривидовых локальных экологических рас паразита, связанных с обитанием на различных видах хозяина. Автор приводит материалы по анализу нескольких модельных ситуаций, в которых наблюдается совместное обитание видовых популяций близких видов одной группы на ограниченной территории. Анализ полученных данных свидетельствует о том, что морфологические и экологические различия особей из симпатрически обитающих популяций близких видов оказались более выраженными, чем в случае сравнения аналогичных показателей из аллопатрических популяций. Таким образом, А.А.Стекольников получил хорошие примеры, подтверждающие так называемый закон «Смещения признаков, смысл которого в эволюционной экологии рассматривается как в плане снижения интенсивности конкурентных отношений близких видов, так и в плане предотвращения межвидовой гибридизации. Отмечу также безусловную важность полученных автором данных, подтверждающих возможность формирования локальных рас паразита, связанных с различными видами хозяев.

Весь опыт морфометрического анализа представителей различных видов и внутривидовых группировок сконцентрирован в Главе 6 «Изменчивость и проблемы диагностики» для решения практических задач видовой идентификации тромбикулид. Автор приводит примеры видовой диагностики форм с весьма высоким разрешением при помощи дискриминантного анализа, логистической регрессии - с построением соответствующих логистических уравнений, которые основаны на «видовых» морфометрических характеристиках. Очевидно, что формирование таких диагностических моделей возможно только на основе огромного фактического материала по меж- и внутривидовой изменчивости. Именно об этом пишет автор в заключительном абзаце главы: «Однако априорная классификация, на которую опираются методы дискриминации может проводиться только на основе экспертной оценки имеющихся данных».

В качестве практической значимости всей диссертационной работы, в связи с этим, можно выделить возможность создания автором таких инструментов морфометрического анализа данных, которые могли бы оказаться эффективными в таксономической работе при использовании другими исследователями. И здесь огромный опыт работы автора с данной группой и является залогом качественной экспертной оценки для создания таких инструментов.

Выводы работы сформулированы в виде развернутых утверждений и представляют собой скорее краткое резюме всей работы в тезисах. По смыслу этих тезисов возражений по формулировкам не возникает. Выводы обоснованы материалом диссертационного исследования и методикой его обработки.

В ходе чтения рукописи возникает много вопросов, связанных с трактовкой результатов исследования, которые можно было бы прояснить параллельным использованием молекулярных методов. Можно только пожелать автору включить их в дальнейшем в арсенал своей деятельности. Как и любые масштабные работы, выполненные на обширном материале и ставящие своей целью решение серьезных биологических задач, эта работа провоцирует дискуссию в обсуждении материала. Я расцениваю это также как сильную сторону работы. Все же, хотелось бы, чтобы один общий вопрос прозвучал в очном обсуждении на защите: какой концепции вида автор отдает предпочтение в результате проведения исследований?

В целом, по решению поставленных значимых проблем, достоверности данных и уровню их обсуждения – представленная диссертация Стекольникова Александра Анатольевича

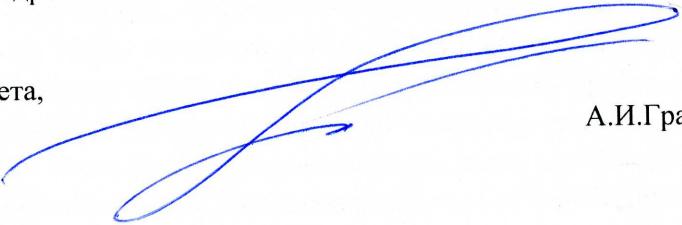
«Изменчивость и структура вида у клещей-краснотелок (Acariformes: Trombiculidae),  
представленная на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности  
03.02.11 – паразитология полностью соответствует требованиям, предъявляемым к диссертациям,  
представленным на соискание ученой степени доктора биологических наук. А сам диссертант  
заслуживает присвоения ему искомой степени доктора биологических наук по специальности  
03.02.11 – паразитология.

Текст авторефера достаточно полно отражает основное содержание диссертации. Основные  
результаты обнародованы в многочисленных публикациях автора (2 монографии и 42 статьи, из  
них 38 статей и обе монографии опубликованы в рецензируемых научных изданиях,  
рекомендованных ВАК РФ) по теме диссертации.

Профессор, заведующий кафедрой  
Зоологии беспозвоночных  
Санкт-Петербургского  
государственного университета,  
доктор биологических наук

25.09.2017

199034, Санкт-Петербург,  
Университетская наб. 7/9,  
тел. 8921951 76 83  
e-mail: a.granovich@spbu.ru

  
А.И.Гранович

ЛИЧНУЮ ПОДПИСЬ  
*А.И. Грановича*  
ЗАВЕРЯЮ

ЗАМЕСТИТЕЛЬ НАЧАЛЬНИКА  
УПРАВЛЕНИЯ КАДРОВ СПБГУ  
Н. К. Корельская

