

ОТЗЫВ ОФИЦИАЛЬНОГО ОППОНЕНТА

о диссертационной работе **Стекольников Александр Анатольевич**
«Изменчивость и структура вида у клещей-краснотелок (Acariformes: Trombiculidae)»,
представленной на соискание ученой степени доктора биологических наук
по специальности 03.02.11 – паразитология

Диссертационная работа Александра Анатольевича Стекольникова представляет собой результат многолетних исследований морфологической изменчивости и структуры вида у тромбикулид – одной из крупнейших групп клещей. Важность их изучения помимо общенаучной целесообразности определяется практической значимостью, – на стадии личинки они паразитируют на наземных позвоночных животных и на человеке, вызывая острый дерматит, и являются переносчиками возбудителей целого ряда заболеваний. Однако в медицинском и ветеринарном отношении эта группа исследована слабо, а имеющиеся сведения зачастую недостоверны. Основной причиной такого положения дел является отсутствие адекватной таксономической базы, – невозможность надежной идентификации особей обесценивает прикладные исследования. Трудности создания системы тромбикулид обусловлены бедностью набора имеющихся морфологических признаков, которые могут быть использованы для опознавания видов, и их высокой внутривидовой вариабельностью. На решение проблемы идентификации видов у клещей-краснотелок и нацелена главным образом работа Александра Анатольевича. Таким образом, тема представленной диссертации является весьма актуальной и востребованной.

Научная новизна диссертации так же не вызывает сомнений. В ряду достижений автора, прежде всего, хотелось бы отметить не имеющее прецедентов широчайшее обобщение сведений о внутривидовой изменчивости клещей-краснотелок. Практическим воплощением результатов проведенного исследования и установления критериев вида в рассматриваемой группе клещей стала выполненная ревизия рода *Leptotrombidium* мировой фауны, включающей 342 вида, описание 84 новых видов, установление 23 синонимов видового ранга и составление выверенных региональных обзоров фауны тромбикулид Афганистана, Турции, Чили и Таиланда. Важнейшее общебиологическое значение имеют разделы, посвященные изучению клинальной экогеографической изменчивости в различных таксонах тромбикулид, симпатрии близкородственных видов, парапатрического и аллопатрического видообразования. Полученные знания о структуре видов открывают путь для изучения микроэволюции у тромбикулид с привлечением молекулярных, экспериментальных и полевых экологических данных. Разработанная

методика диагностики близких видов создает надежную основу для дальнейших практических исследований.

Достоверность и обоснованность результатов диссертации определяется использованием единых, апробированных методик и высокой научной квалификацией А. А. Стекольниковой. Основная часть материалов собрана автором более чем в 30 экспедициях на Северный Кавказ и Алтай, в Закавказье, Турцию, Киргизию и Узбекистан, предпринятых в 1990 – 2013 годах, другая часть получена в виде спиртовых препаратов от коллег из России, Испании, Италии, Омана, Турции, Таиланда, Коста-Рики и Чили. Вся обработка материалов (препарирование, микроскопические исследования, определение видов, измерения и пр.) и математический анализ полученных данных выполнены лично автором. Собрана и каталогизирована обширнейшая коллекция источников по систематике клещей-краснотелок, и на ее основе проведен поиск и коррекция географических данных по распространению видов. Методология работы соответствует поставленным целям и задачам, выводы хорошо обоснованы, выявленные отличия и зависимости исследуемых переменных доказаны статистически. По итогам проведенных исследований автор неоднократно выступал с докладами на профильных совещаниях и конференциях различного уровня, в том числе на крупных международных конгрессах. Основные результаты изложены в 2 монографиях и 42 статьях, 38 из которых опубликованы в российских научных журналах, входящих в перечень ВАК, и приравненных к ним международных изданиях.

Диссертация изложена на 235 страницах и состоит из введения, 6 глав, выводов, списка литературы и 3 приложений. Текст проиллюстрирован 61 рисунком, включает 37 таблиц, список литературы насчитывает 225 источников, из которых 158 на иностранных языках. Автореферат адекватно отражает содержание диссертации.

Во введении дана краткая характеристика современного положения дел в систематике клещей-краснотелок и обоснована актуальность темы исследования, сформулированы цель и задачи, раскрыты научная новизна и практическая значимость исследования, приведены положения, выносимые на защиту, данные о достоверности и апробации результатов, публикациях, структуре и объеме работы. Обширный перечень фамилий коллег в разделе «Благодарности», предоставивших материалы и помогавших автору в его становлении и текущей работе, еще раз подчеркивает обстоятельность и глубину исследования.

В первой главе дано подробное описание методик сбора и препарирования материала, порядка проведения микроскопических исследований, выполнения промеров и рисунков, принципов организации электронных баз данных, поиска, сортировки и

коррекции имеющихся литературных данных. Вызывает глубокое удовлетворение не только объем и географический охват изученного материала, но и изначально продуманная работа по его ревизии и систематизации, создание обширной базы данных и богатейшей библиотеки литературных источников, доступной другим исследователям. Здесь так же следует отметить два принципиальных методологических момента. Во-первых, автор хорошо понимает природу смещений, неизбежно возникающих при выполнении промеров под увеличительными приборами, и осмысленно выбирает подходы, позволяющие минимизировать погрешности измерений и, тем самым, вклад субъективной составляющей в изменчивость признаков. Использование предложенной методики является важнейшим условием достоверности полученных результатов. Во-вторых, все методы математической обработки данных адекватны поставленным задачам, нет ни одного формально используемого подхода, применение сложных методов целесообразно и необходимо, выбор специальных алгоритмов вычислений обоснован. При анализе пограничных ситуаций автор, как правило, не ограничивается единственным подходом, – только получив подтверждение статистического заключения, закрепляет обнаруженную закономерность или тенденцию соответствующим выводом. Недостатком является отсутствие в тексте сведений (хотя бы обобщенных) об исследуемых выборках, эта информация доступна только на сайте автора в сети Интернет по указанным ссылкам.

Во второй главе описано наружное строение личинки клещей-краснотелок, сделан краткий исторический экскурс, который по существу представляет собой терминологический обзор, приводится список стандартных диагностических формул, использующихся в систематике группы, введены условные обозначения, принятые в работе, и описаны стандартные промеры.

Третья глава посвящена формам внутривидовой изменчивости. Зависимость морфологического сходства особей от географической близости мест сбора убедительно показана на европейском виде *Neotrombicula inopinata*. Продемонстрировано четкое согласование морфометрических и географических дистанций между выборками, – выборки из географически близких пунктов составляют относительно однородные кластеры, тогда как выборки из разных регионов значительно отличаются друг от друга. Наиболее удаленные западные и восточные популяции наименее сходны и, как предполагает автор, наименее родственны. Изменчивость размерных характеристик рассмотрена на примере видов рода *Brunehaldia* – *B. brunehaldi*, *B. aegypti* и *B. iranica*. По результатам анализа типовые серии *B. brunehaldi*, *B. aegypti* и особи *B. brunehaldi*, собранные в Турции определяются в качестве размерных форм одного и того же вида. Здесь, вероятно, автор прав, но данное положение обосновано слабо, поскольку метод

главных компонент не располагает аппаратом оценки значимости отличий, а ординация объектов (рис. 10 в диссертации, рис. 3 в автореферате) не может служить достаточным основанием для категоричного утверждения о доказанности их принадлежности к одной совокупности, в данном случае виду. И, наконец, на примере *Neotrombicula scrupulosa*, продемонстрирована усложненная структура вида. Различия между азиатскими формами оказались размерными – горная форма более крупная, чем равнинная, кавказская форма отличается от них иными пропорциями. В этом случае излишним кажется применение кластерного анализа в дополнение к методу главных компонент, поскольку оба тренда достаточно четко выявляются уже на первом этапе (рис. 11, табл. 2 диссертации, рис. 4 автореферата). Первая компонента, объединяющая равнинную азиатскую и кавказскую формы, справедливо обозначена как «размер особи», а вот вторая, с обособленной кавказской формой, по-видимому, и отвечает за пропорции тела. Алгоритм расчета компонент устроен так, что выборка перед вычислением каждой новой компоненты очищается от влияния предыдущей, т.е. не требуется трансформация исходной матрицы для устранения размерной составляющей, как это было сделано в кластерном анализе.

Ядро главы составляет анализ экогеографической изменчивости, в которой на примере целого ряда видов продемонстрированы размерные клины у тромбикулид. В большинстве случаев экземпляры, собранные на большей высоте или в более высоких широтах, имеют больший размер. Высказывается предположение, что наблюдаемое явление есть результат прямого воздействия температуры на скорость роста и развития долгоживущих постларвальных фаз, которое опосредованно сказывается на размере личинок (более крупные взрослые особи откладывают более крупные яйца, из которых получаются более крупные личинки). Анализ изменчивости дискретных признаков показал, что число щетинок различного типа у одних видов варьирует в широких пределах, а у других, наоборот, довольно стабильно. Это позволяет рассматривать некоторые группы щетинок в качестве надежных диагностических признаков, например, пост-постеролатеральные щетинки у родов *Xinjiangsha* и *Hoffmannia*. В качестве замечания следует указать на пример с *Hirsutiella steineri*, – из текста непонятно почему связь первой главной компоненты с высотой определена как прямая (рис. 20 диссертации, стр. 17 автореферата), а коэффициент корреляции ($r = -0.4463$) указывает на обратную зависимость. Дискуссионным моментом является распространение правила Бергмана на географические размерные клины любых животных. Подобная точка зрения не редкость в современной литературе, но на наш взгляд такое обобщение неправомерно. Карл Бергман сделал известное обобщение для наземных теплокровных животных, поэтому более

корректно рассматривать его как частный случай наблюдаемой изменчивости особей. Другим частным случаем может быть, например, так называемое правило Ренша.

В четвертой главе рассмотрены возможности парапатрического и аллопатрического видообразования. На примере *Hirsutiella steineri* показано, что одна популяция может состоять из особей, различающихся по размеру, которые приурочены к разным хозяевам. Наблюдаемая дифференциация экологических форм становится исходной стадией парапатрического видообразования. Возможность аллопатрического видообразования продемонстрирована на примере *Leptotrombidium dihumerale* из гор Средней Азии. Установлено, что чем ближе расположены друг к другу популяции, тем более сходны между собой особи их составляющие, а наибольшее морфологическое своеобразие свойственно популяциям из изолированных долин. Обнаруженная закономерность подтверждается данными по морфологической изменчивости видов группы *abidi*, к которой относится и *L. dihumerale*. Для рода *Leptotrombidium* в целом показано, что морфологические различия между внутривидовыми формами зачастую не менее сильны, чем различия между хорошими видами. Оказалось, что значительная часть рода представляет собой сплошной континуум форм с неясной иерархией. В ряду возможных биологических причин наблюдаемого явления наиболее существенной, по мнению автора, является гибридизация видов совместно с партеногенезом и высоким уровнем внутривидовой изменчивости.

Пятая глава посвящена исследованию симпатрии близкородственных клещей-краснотелок. На примере ряда видов родов *Neotrombicula*, *Hirsutiella*, *Leptotrombidium* и *Laotrombicula* показано, что в месте контакта ареалов наблюдается увеличение межвидовых морфологических различий. Причина этого явления объясняется особенностями внутривидовой экогеографической изменчивости, диапазон которой на локальном уровне уже, чем у всего материала, и несовпадением требований к условиям среды у сравниваемых видов. Выявленная дифференциация является весомым аргументом в пользу самостоятельности изученных видов. Большой интерес с экологической точки зрения представляет обнаруженная смена хозяев у одного из симпатрических видов в местах совместного обитания, – в норме хозяевами *Neotrombicula pontica* и *N. sympatrica* являются полевки рода *Microtus*, но в зонах симпатрии последний вид предпочитает мышей рода *Apodemus*. Причины этой смены вполне логично объяснены спецификой условий среды, приводящей к дифференциации вертикального размещения голодных личинок сравниваемых видов, и связаны с особенностями поведения потенциальных хозяев.

В шестой главе подробно рассмотрены проблемы диагностики тромбикулид. Автор попытался найти надежные подходы к идентификации видов, отличающихся только по морфометрическим признакам (род *Hirsutiella*, группы видов *Neotrombicula minuta*, *N. talmiensis*, *N. vulgaris*, *N. autumnalis*, кавказские виды *Leptotrombidium*). Основная проблема заключается в том, что широкое перекрытие амплитуд изменчивости признаков делает неочевидным состав каждого из видов. Это не позволяет изначально надежно идентифицировать имеющиеся экземпляры и, следовательно, ограничивает использование методов дискриминации, поскольку все они опираются на некоторую классификацию, изначально заданную исследователем. Для решения проблемы автор эффективно использовал целый комплекс подходов, включающий кластерный анализ, дискриминантный анализ, логистическую регрессию и методы статистического ресамплинга. Применение нескольких подходов обосновано особенностями имевшихся выборок, расчеты и интерпретация результатов анализа выполнены корректно. В математическом отношении это, пожалуй, наиболее насыщенный и сложный раздел. На примере группы *Neotrombicula minuta* автору удалось найти пути и сформулировать основные принципы решения таксономических проблем в исследуемой группе. Пример ревизии этой группы видов убедительно показывает, что проблемы диагностики близкородственных видов тромбикулид можно успешно разрешать с помощью линейного дискриминантного анализа и логистической регрессии, но априорная классификация, на которую опираются методы дискриминации, может производиться только на основе неформализованной экспертной оценки имеющихся данных.

Выводы полностью вытекают из текста диссертации, однако на наш взгляд сформулированы слишком пространно. Чрезмерная детализация большинства из них размывает четкость восприятия главных результатов исследования. Замечания по представленной работе высказаны по мере обсуждения глав и не носят принципиального характера.

В заключение следует особо подчеркнуть, что рассматриваемая работа представляет собой удачный пример сочетания сложнейших математических методов с пониманием биологического смысла исследуемых явлений, математический аппарат здесь не самоцель, а эффективный инструмент для обнаружения биологических закономерностей. В целом, – по научной и практической значимости исследования, решению поставленных задач, новизне и достоверности данных, диссертация Александра Анатольевича Стекольниковца «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 ВАК РФ к докторским диссертациям. Считаю, что ее автор заслуживает присвоения искомой степени доктора биологических наук по специальности 03.02.11 – паразитология.

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

В. В. Горбач

21.09.2017

Горбач Вячеслав Васильевич
185910, г. Петрозаводск,
пр. Ленина, 33, ИБЭиАТ
тел.: +7 921 7015475
e-mail: gorbach@psu.karelia.ru

