



УТВЕРЖДАЮ

Проректор по науке и
международным связям
Тюменского государственного
университета

А.В. Толстиков

04 октября 2017 г.

ОТЗЫВ ВЕДУЩЕЙ ОРГАНИЗАЦИИ

федерального государственного автономного образовательного учреждения высшего образования «Тюменский государственный университет» на диссертационное исследование Александра Анатольевича Стекольников «Изменчивость и структура вида у клещей-краснотелок (Acariformes: Trombiculidae)», представленное на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.02.11 - паразитология.

Тромбикулиды (краснотелки) – одна из крупнейших групп клещей, по некоторым оценкам включающая более 3000 описанных видов. Краснотелки паразитируют практически на всех наземных и амфибиотических позвоночных, от грызунов и ящериц до крупных копытных, приматов и хищных. Укусы краснотелок вызывают острый дерматит. Существенным недостатком множества исследований клещей-краснотелок в медицинском и ветеринарном аспекте является недостаточная разработанность таксономической базы. Проблему составляет и отсутствие общепринятой концепции вида у тромбикулид, которая позволила бы установить естественный предел для описания выявляемых морфотипов в качестве новых видов. Очевидно, что для эффективной профилактики тромбикулёза и контроля численности его агентов необходимы знания об экологии краснотелок. Все это говорит о высокой актуальности работы как в практическом, так и в теоретическом аспектах.

Основной текст диссертации изложен на 208 страницах, включая 52 рисунка, и включает в себя разделы: Введение, Материал и методы исследования, Морфологический очерк, Формы внутривидовой изменчивости, Структура вида и видообразование у тромбикулид, Симпатрия близкородственных видов, Изменчивость и проблемы диагностики, Выводы, Список литературы, насчитывающий 225 наименований, в том числе 158 на иностранных языках, и приложения с 3 таблицами и 9 рисунками.

Научная новизна.

Впервые в систематике тромбикулид обобщены сведения по внутривидовой изменчивости количественных и качественных признаков, показана широкая распространенность клинальной экогеографической изменчивости в разных таксонах, продемонстрирована сложная структура ряда видов, включающих приуроченные к

соседним биотопам экологические формы, высотные бергмановские или противобергмановские клины, а также географические формы. Выявлен случай превращения редкой морфологической аномалии в видовой признак, а также несколько примеров непрерывных рядов между присутствием варианта хетотаксии как редкой аномалии и как нормы. Обоснована возможность парапатрического видообразования, связанного с размерными экологическими формами краснотелок, и аллопатрического видообразования на основе крайних вариантов бергмановской клины или локальных хетотаксических вариантов в изолированных частях горных систем. Впервые изучен феномен симпатрии близких видов тромбикулид, выявлен и объяснен эффект усиления и модификации межвидовых различий по морфологическим признакам и хозяйинной приуроченности в области пересечения ареалов. 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.

Введение (13 страниц) содержит информацию о степени изученности темы исследования, обосновывается ее актуальность, и сформулированы цель и главные задачи исследования.

Глава 1. Материал и методы исследования (27 страниц) включает 5 подразделов в которых приводятся данные о методике сбора и препарирования материала, методах микроскопических исследований, данные о стандартных промерах и рисунках. Приводятся методы поиска и коррекции географических данных, поиска и сортировки литературных данных, а также подробно изложены методы математической обработки количественных признаков.

Глава 2. Морфологический очерк (11 страниц)

Приводится краткое иллюстрированное описание наружной морфологии личинки тромбикулид, включая все признаки, используемые в систематике. Специфическая терминология, применяющаяся в систематике краснотелок, сопоставлена с общепринятой для протигматических клещей. Кратко описана история морфологической терминологии, используемой в систематике краснотелок, охарактеризована тенденция к увеличению числа стандартных промеров, упомянута проблема различий в способах измерения и возможность систематической ошибки измерения. Приводится список стандартных диагностических формул, используемых в систематике краснотелок (в том числе в понимании автора диссертации) для составления кратких диагнозов таксонов. Приводится список аббревиатур для стандартных промеров и счетных признаков, использованных в работе автора.

Глава 3. Формы внутривидовой изменчивости (60 страниц). Один из основных разделов диссертации. Эта глава включает 3 раздела: Географическая изменчивость, Экогеографическая изменчивость и Изменчивость дискретных признаков. В разделе Географическая изменчивость в подразделе 3.1.1 на примере европейского вида

Neotrombicula inopinata при помощи кластерного анализа достоверно показана корреляция между морфологическим сходством и географической близостью отдельных популяций клещей. В подразделе 3.1.2 на примере средиземноморского вида *Brunehaldia brunehaldi* показана относительная таксономическая ценность размеров, а в подразделе 3.1.3 на примере географических форм *Neotrombicula scrupulosa* показано существование четких отличий между горными (крупными) и равнинными (мелкими) формами этого вида. В разделе 3.2 подробнейшим образом обсуждается изменчивость у ряда видов краснотелок. При этом у ряда видов выявлена четкая закономерность в изменении размеров в зависимости от холодности климата (правило Бергмана). В качестве причины зависимости размеров от температуры у краснотелок автор наиболее вероятным считает прямое воздействие температуры на скорость роста и развития долгоживущих постларвальных фаз, которое только опосредованно сказывается на размере личинок (более крупные взрослые особи откладывают более крупные яйца, из которых получаются более крупные личинки). Увеличение размеров тела в зависимости от высоты обитания обнаружено у *Neotrombicula sympatrica*, собранного на Западном Кавказе, в Армении и Турции, на высотах от 150 до 2000 м. То же отмечено у *Neotrombicula pontica* в Краснодарском крае и у *Hirsutiella steineri* на северо-востоке Турции, в Армении, на Западном, Северном и Восточном Кавказе, на высотах от 455 до 2780 м. В отличие от предыдущих видов, у *Leptotrombidium europaeum*, собранном на Кавказе и в Турции, наблюдается «обратное правило Бергманна», т.е. с увеличением высот размер тела уменьшается. Бергманновская клина показана также у *Leptotrombidium dihumerales* из различных районов Средней Азии и у *Neotrombicula vulgaris* из Краснодарского и Ставропольского края, Грузии, Турции и Туркмении, у *Shunsennia oudemansi* в Афганистане и у *Neotrombicula delijani* из Волгоградской обл., с Западного, Северного и Восточного Кавказа, из Туркменистана, Армении, Ирана и Северо-Восточной Турции. В разделе 3.3 обсуждаются частные вопросы изменчивости дискретных признаков. При этом обнаружен редкий случай морфологической аномалии (редукция щетинок в срединной области идиосомы) у *Leptotrombidium aenigmami*, который зафиксировался на видовом уровне. Также проведено исследование об изменчивости ряда признаков у клещей рода *Hirsutiella* и у *Leptotrombidium dihumerales*. Отмечено, что частота аномалий оказывается выше в высокогорье или в более высоких широтах. Очевидно, что в более суровых условиях, на границе области выживания вида, чаще возникают отклонения в развитии и, как следствие, морфологические аномалии.

Глава 4. Структура вида и видообразование у тромбикулид (23 страницы). В разделе 4.1 на примере популяций *Hirsutiella steineri*, собранных с различных хозяев, показана четкая взаимосвязь между экологическими формами и возможностью парапатрического видообразования. Автор при этом делает заключение что, учитывая тот факт, что хозяйинная специфичность у краснотелок носит экологический характер, следует предположить, что наблюдаемое распределение мелких и крупных 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 станций. Такие экологические формы краснотелок могут, по-видимому, становиться основой для парапатрического видообразования. В разделе 4.2 обсуждается направления изменчивости и возможность аллопатрического видообразования на примере видов группы *abidi* рода *Leptotrombidium* и, в частности, *L. dihumerale* в горах Средней Азии. У этого вида наблюдается изменчивость по числу плечевых и дорсальных щетинок идиосомы, независимая от метрических показателей. Автор заключает что процесс видообразования в группе *abidi* по-видимому сопровождается возникновением различий по числу щетинок и не затрагивает морфометрические признаки. Изменчивость, которая может служить основой для такого видообразования – это вариации в числе плечевых и дорсальных щетинок идиосомы, отмеченные у *L. dihumerale*. Причем, поскольку различия по числу щетинок между локальными выборками имеют ясный географический смысл (географически близкие друг к другу выборки и морфологически более сходны), можно предположить, что основной фактор видообразования в группе *abidi* – это значительная степень изолированности местных популяций, разделенных горными хребтами Центральной Азии. Совершенно иная картина наблюдается у видов в роде *Hirsutiella*, где прослеживается высотная бергмановская клина. И у *Hirsutiella* могло иметь место обособление и превращение в самостоятельные виды крайних элементов высотной клины. В разделе 4.3 обсуждается структура вида и структура рода. На примере вида *Leptotrombidium altaicum* показано, что морфологические различия между внутривидовыми формами в роде *Leptotrombidium* зачастую не менее сильны, чем различия между хорошими видами. А гибридизация совместно с партеногенезом и высоким уровнем внутривидовой изменчивости, включая возможность фиксации морфологических aberrаций, теоретически способна превратить значительную часть рода в сплошной континуум форм с неясной иерархией.

Глава 5. Симпатрия близкородственных видов (20 страниц). В разделе 5.1 обсуждается симпатрия видов группы *Neotrombicula talmiensis* на Западном Кавказе. Показано что, как по морфологическим, так и по экологическим характеристикам у видов группы *talmiensis* в областях симпатрии наблюдаются более отчетливые межвидовые различия, чем на всем материале. Представляется, что это отталкивание между видами в точках соприкосновения возникает за счет сочетания двух факторов: наличия внутривидовой экогеографической изменчивости и разных требований видов к условиям среды. В разделе 5.2 подробно обсуждается симпатрия видов в роде *Hirstiella* на Кавказе и также показано, что близкие виды в области симпатрии отличаются очень надежно. Те же закономерности выявлены и при изучении симпатрии близких видов рода *Leptotrombidium*, обсуждаемые в разделе 5.3. В разделе 5.4 приводится интересный случай симпатрии в роде *Laotrombicula*, включающего всего 2 вида. Автор отмечает, что обнаружение в одном местообитании своеобразного

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

Глава 6. Изменчивость и проблемы диагностики (14 страниц). Эта глава имеет большое практическое значение. На основе многочисленных примеров из разных родов краснотелок автор приходит к выводу, что разрешение проблем диагностики в группах близких видов краснотелок представляет собой комплексное исследование, опирающееся на данные по внутривидовой изменчивости. При наличии достаточно большого материала разграничение видов на основе морфометрических данных вполне возможно с использованием дискриминантного анализа или логистической регрессии. Однако априорная классификация, на которую опираются методы дискриминации, может производиться только на основе экспертной оценки имеющихся данных.

Выводы, насчитывающие 9 пунктов, полностью отражают результаты проведенного исследования.

Замечания к диссертационной работе.

1. Нам представляется не совсем корректно использование термина «правило Бергмана» по отношению к клещам-краснотелкам. В классическом виде правило Бергмана в принципе неприменимо для беспозвоночных, ибо писалось для гомойотермных животных.

2. На наш взгляд, не совсем некорректно объяснять наблюдаемое увеличение размеров тела краснотелок в высотном градиенте правилом Бергмана (пусть оно даже и укладывается в таковое), поскольку оно учитывает только факторы внешней среды (температура, которая в данном случае понижается при увеличении высоты), а объектом исследования выступает паразитический организм, и нельзя игнорировать воздействие на него такого важнейшего фактора, как параметры хозяина. Ранее уже указывалось (Винарский, 2013 – автор его цитирует), что соблюдение правила Бергмана у беспозвоночных, если таковое и наблюдается (что само по себе нечастое явление), – скорее всего, является следствием действия других факторов (то есть, фактически, совпадением, а вовсе не закономерностью). В случае с видами рода *Hirsutiella* (п. 4.1) вполне очевидно иллюстрируется, например, правило Харрисона: на хозяине большего размера (снежная полевка) паразитируют членистоногие большего размера, а на более мелком (дагестанская полевка) – соответственно, меньшего – и бергмановская клина здесь совершенно ни при чем.

3. Вызывает сомнения методика сбора материала: так, в п. 3.2.5, посвященного исследованию бергмановской клины у вида *Leptotrombidium dihumerale* в горах Средней Азии, локалитеты, в которых был собран материал, удалены друг от друга на расстояние 700-1000 км, причем территория имеет существенную протяженность с севера на юг. Не очевидно, что различия в размерах особей обусловлены именно

высотным фактором, а не меридиональным – ведь самая высотная точка (Гиндукуш) одновременно является и самой южной.

4. К сожалению, нет данных молекулярных исследований, которые могли бы существенно дополнить анализ, основанный на морфологических признаках.

В целом диссертация Александра Анатольевича Стекольникова является крупным научным вкладом в изучение клещей-краснотелок, а выявленные недостатки не снижают общей высокой оценки диссертационного исследования, носят рекомендательный характер.

По объему изученного материала, научному уровню исследования и полученным результатам работа соответствует критериям п. 9. «Положения о присуждении ученых степеней», утвержденного постановлением Правительства Российской Федерации от 24 сентября 2013 года № 842 (в ред. от 02.08.2016 г.), предъявляемым к диссертациям на соискание ученой степени доктора наук, а ее автор, Александр Анатольевич Стекольников, заслуживает присуждения ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.02.11 - паразитология.

Отзыв ведущей организации подготовлен доктором биологических наук, старшим научным сотрудником, ведущим научным сотрудником международной комплексной научно-исследовательской лаборатории по изучению изменения климата, землепользования и биоразнообразия Тюменского государственного университета А.А. Хаустовым и кандидатом биологических наук, старшим научным сотрудником той же лаборатории М.В. Орловой.

Отзыв обсужден на заседании международной комплексной научно-исследовательской лаборатории по изучению изменений климата, землепользования и биоразнообразия ФГАОУ ВО «Тюменский государственный университет» (протокол № 3 от 03 октября 2017 г.)

Ведущий научный сотрудник международной комплексной научно-исследовательской лаборатории по изучению изменений климата, землепользования и биоразнообразия ФГАОУ ВО «Тюменский государственный университет», доктор биологических наук, старший научный сотрудник

А.А. Хаустов

Старший научный сотрудник международной комплексной научно-исследовательской лаборатории по изучению изменений климата, землепользования и биоразнообразия ФГАОУ ВО «Тюменский государственный университет», кандидат биологических наук

М.В. Орлова



ФИО полностью: Хаустов Александр Александрович

Адрес: 625003, г. Тюмень, ул. Володарского, д. 6

Телефон: (3452) 59-74-44, 59-74-29

E-mail: rector@utmn.ru, alkhaustov@mail.ru

ФИО полностью: Орлова Мария Владимировна

Адрес: 625003, г. Тюмень, ул. Володарского, д. 6

Телефон: (3452) 59-74-44, 59-74-29

E-mail: m.v.orlova@utmn.ru, masha_orlova@mail.ru