

УДК 576.895.425

ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И СИМПАТРИЯ БЛИЗКОРОДСТВЕННЫХ ВИДОВ КЛЕЩЕЙ-КРАСНОТЕЛОК РОДА *HIRSUTIELLA* (ACARI: TROMBICULIDAE)

© А. А. Стекольников

Изучена внутривидовая изменчивость трех близкородственных видов рода *Hirsutiella* Schluger et Vysotskaya, 1970: *H. steineri* (Керка, 1966), *H. llogorensis* (Daniel, 1960) и *H. alpina* Stekolnikov, 2001, выявлен ряд географических и экологических форм. Показана связь некоторых признаков с высотой над уровнем моря. Уточнены морфологические границы между видами. Рассмотрены морфологические и экологические аспекты симпатрии, а также возможные пути микроэволюции.

Взаимоотношения между видами рода *Hirsutiella* Schluger et Vysotskaya, 1970 являются одной из самых сложных проблем в систематике клещей-краснотелок. Род включает 10 видов, которые различаются почти исключительно по морфометрическим признакам. При этом все промеры сильно коррелируют друг с другом. В результате иногда возникает ситуация, когда все, что можно сказать о морфологических различиях между видами, сводится к тому, что один из них является «крупным», другой «мелким», а третий «средним» по размеру. Такими видами оказались *H. alpina* Stekolnikov, 2001, *H. llogorensis* (Daniel, 1960) и *H. steineri* (Керка, 1966) (Стекольников, 2001в). Одним из важнейших обстоятельств, препятствующих низведению их до статуса внутривидовых форм, является симпатрия. Все три вида нередко встречаются совместно, в том числе на одних и тех же особях хозяев. Однако ту же картину мог бы дать и внутривидовой полиморфизм, например, экологического происхождения. Поэтому для окончательного утверждения видового статуса требовались детальные исследования с учетом сведений о биотопической и хозяйинной приуроченности, а также закономерностей морфологической изменчивости. Результаты такого исследования для трех названных видов по материалу с Кавказа и из Турции приводятся в настоящей работе. Помимо общебиологического значения и конкретных таксономических выводов, наши данные ценны и для практической диагностики, поскольку позволяют уточнить критерии, использующиеся для определения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Было изучено 475 личинок из коллекции Зоологического института РАН, Санкт-Петербург (ЗИН). Объем изученного материала по каждому из видов составил: *H. alpina* — 38, *H. llogorensis* — 132, *H. steineri* — 305 экз. Подробные коллекционные данные для большей части материала приводятся в ревизии

рода *Hirsutiella* (Стекольников, 2001в). По сравнению с этой работой объем изученного материала для трех указанных видов увеличился соответственно примерно в 2, 5 и 4 раза. Были промерены дополнительные экземпляры из тех же мест и обработан новый материал, собранный нами в Краснодарском крае в 2000 и 2002 гг.

Новый материал (коллектор А.А. Стекольников). *H. illogorensis*. Массив Фишт-Оштен, зап. горы Туба, 1100 м над ур. м., на *Apodemus uralensis* (Pallas, 1811), 11 VIII 2000, 1 L; ж/д Горячий Ключ—Туапсе, ст. Чинары, 200 м, на *A. agrarius* (Pallas, 1771) и *A. ponticus* Sviridenko, 1936, 26 VIII 2000, 2 L; Красная Поляна, вост. горы Ачишхо, 1000 м, на *A. uralensis*, 1 IX 2000, 2 L; Псебай, 1000 м, на *A. uralensis*, 29 V 2002, 13 L; Кавказский заповедник, кордон Третья Рота, 850 и 900 м, на *A. uralensis* и *Microtus majori* Thomas, 1906, 5 и 6 VI 2002, 2 L; Мостовской р-н, хр. Бугунжа, 800 м, на *M. majori*, 14 VI 2002, 2 L; Северский р-н, п. Ильский, 100 м, на *A. uralensis* и *M. majori*, 19 VI 2002, 7 L.

H. steineri. Мостовской р-н: гора Шапка, 1950 м, на *Chionomys gud* (Satunin, 1909), 3 VI 2002, 14 L; кордон Третья Рота, 850 м, на *M. majori*, 6 VI 2002, 3 L; гора Сундуки, 2100 м, на *M. daghestanicus* (Schidlovskii, 1919), 9 и 10 VI 2002, 4 L; сев. горы Сундуки, 1800 м, на *Ch. gud* и *A. uralensis*, 12 VI 2002, 15 L; там же, 1700 м, на *A. uralensis*, 12 VI 2002, 1 L.

Для каждого экземпляра были выполнены промеры основных морфологических структур и подсчет числа щетинок. Измерения производились с помощью окуляр-микрометра, при увеличении объектива 40 $\times$. Все промеры в статье даны в микрометрах (мкм, μm). Для подсчета числа щетинок выполнялись рисунки идиосомы с дорсальной и вентральной сторон, с использованием рисовального аппарата. Первичная обработка данных (замена парных значений средним, вычисление сумм, замена пропусков средним по выборке, перевод делений микрометра в микроны) производилась с помощью оригинальной компьютерной программы в среде FoxPro. Для уточнения морфометрических границ между видами и построения комплексных диагностических признаков применялся шаговый линейный дискриминантный анализ для двух совокупностей с использованием компьютерной программы Diadis (автор — А.Л. Лобанов, ЗИН). Другие процедуры статистического анализа выполнялись с помощью программы Statistica 5.0.

Для определения достоверности различий между большими выборками использовались критерии Стьюдента и Фишера. Поскольку условия использования этих критериев такие, как нормальность распределения и равенство дисперсий, выполнялись не всегда, в качестве контроля вычислялись также непараметрические показатели, главным образом, критерий Колмогорова-Смирнова. Однако это не приводило к коррекции результатов, поскольку большинство обсуждаемых в статье различий достаточно велики. При малых размерах выборок использовались только непараметрические критерии. При исследовании связи количественных признаков личинок с высотой над уровнем моря вычислялись корреляции Пирсона и Спирмена. Первый из этих показателей вычислялся для совокупности всех включенных в анализ экземпляров, а второй — для средних выборочных значений. Во втором случае абсолютные значения высоты заменялись на порядковый код (ряд: «800 м, 1400 м, 1500 м...» заменялся на «a, b, c...»). Коэффициент Спирмена является более грубым средством при изучении корреляций, чем коэффициент Пирсона, однако он относится к непараметрическим методам и соответственно может применяться к выборкам даже очень малого объема и исключает влияние различий в объеме выборок, которые являются случайным обстоятельством, на результат. Поэтому имеет смысл использовать одновременно оба критерия.

Для построения картины сходств между выборками использовалось многомерное шкалирование. Исходная матрица расстояний по средним выборочным значениям при этом создавалась с помощью блока кластерного анализа программы Statistica. Признаки подвергались стандартизации, а в качестве метрики использовалось обычное евклидово расстояние. Производилась отбраковка выборок: исключались aberrantные и обычно малочисленные группы (включающие 1—2 экз.), что позволило получить более ясную картину отношений основных географических форм. Как показывает наш опыт работы с многомерным шкалированием, увеличение числа объектов (особенно за счет резко отклоняющихся от общей массы) быстро понижает осмысленность результата. Практически никогда не имеет смысла брать для обработки этим методом больше 20—30 объектов.

По сравнению с нашими предыдущими работами, набор использующихся в анализе количественных признаков был ограничен. Ранее из числа «стандартных промеров», традиционных для систематики краснотелок (Goffe et al., 1982), нами исключались длины ног (вместо этого бралась их сумма I_p), длина сенсилл (поскольку она часто не может быть точно измерена), числа дорсальных и вентральных щетинок идиосомы (заменявшиеся на их сумму NDV) и длина вентральных щетинок идиосомы (этот признак в нашей практике показал свою полную избыточность). Теперь при выполнении многомерного шкалирования были также исключены длина щита (SD), поскольку это сумма двух других промеров — расстояния от сенсилл до переднего (ASB) и заднего (PSB) краев щита, — и относительное расстояние mastitarsala от основания лапки ног III ($m-t$), так как этот показатель у *Hirsutiella* практически не подвержен географической изменчивости и не играет никакой роли в систематике (Стекольников, 2001b). В итоге остались следующие признаки: AW (расстояние между AL, антеролатеральными щетинками щита, т. е. ширина щита впереди), PW (расстояние между PL, постеролатеральными щетинками щита, т. е., ширина щита сзади), SB (расстояние между сенсиллами), ASB, PSB, P-PL (расстояние от PL до заднего края щита), AP (расстояние между антеро- и постеролатеральными щетинками); длины щетинок: AM (антеромедиальной), AL, PL, H (плечевых), $D_{\min}$ и $D_{\max}$ (минимальная и максимальная длина дорсальных щетинок идиосомы); I_p , NDV, TaIII (длина лапки ног III) и TaW (ширина лапки ног III).

ЗАПАДНЫЕ И ВОСТОЧНЫЕ ФОРМЫ

H. illogorensis. Как показывают наши данные, на Кавказе этот вид представлен двумя географически разобщенными формами: западной и восточной (дагестанской), которые четко отличаются друг от друга. В целом западная форма крупнее восточной: она характеризуется более крупным щитом, более длинными щетинками и ногами (рис. 1). Однако число щетинок идиосомы (NDV), наоборот, в среднем больше у восточной формы. Больше у нее также расстояние между сенсиллами и задним краем щита (PSB). Все различия между формами сильны и статистически достоверны, кроме различия показателей AP и $m-t$. Существенна также географическая изменчивость в пределах восточной формы: одна из выборок (Мазада) отличается большим значением всех промеров (особенно TaW, PW, AM и $D_{\max}$). В результате она сближается с западной формой. При построении интервальных графиков (рис. 1) выборка из Мазады была исключена. Объем выборок: западная форма — 57, восточная — 67, в том числе Мазада — 20.

H. steineri. Здесь также заметна обособленность восточной формы (рис. 2). На графике в правом нижнем углу группируются выборки из Дагеста-

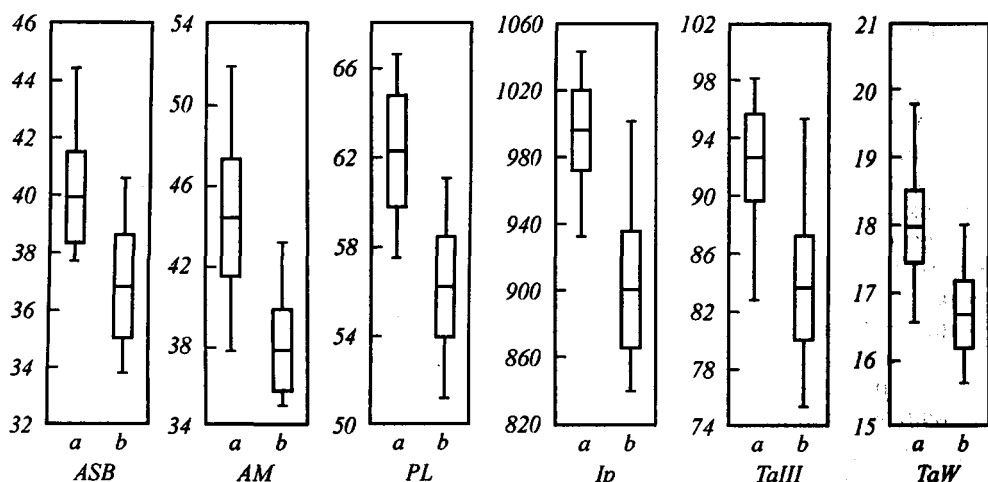


Рис. 1. *Hirsutiella illogorensis* (Daniel), области значений признаков западнокавказской и дагестанской формы: минимум, максимум и среднее $\pm$ стандартное отклонение.

a — западнокавказская форма, *b* — дагестанская форма.

Fig. 1. *Hirsutiella illogorensis* (Daniel), box plots for Western Caucasian and Daghestanian forms: minimum, maximum, and mean $\pm$ standard deviation.

на (Тлох, Мурада), Северной Осетии (Цей), Кабардино-Балкарии (Безенги, Балкария, Нальчик) и Ставропольского края (Пятигорск). К ним примыкают выборки из внутренней Турции (Зигана 1700 м, Чорох, Думлу); таким образом, данную форму правильнее называть не «восточной» (турецкие выборки были взяты на долготе Западного Кавказа), а «азиатской» (восточную часть Северного Кавказа иногда относят к Азии). В левой части графика располагается западная форма, представленная выборками из Краснодарского края и Карачаево-Черкесии. В нее включаются также по одной выборке из Кабардино-Балкарии (Джантуган 2400 м) и Турции (Зигана 2550 м). Джантуган можно считать пограничной точкой для ареалов двух форм, насколько они выяснены

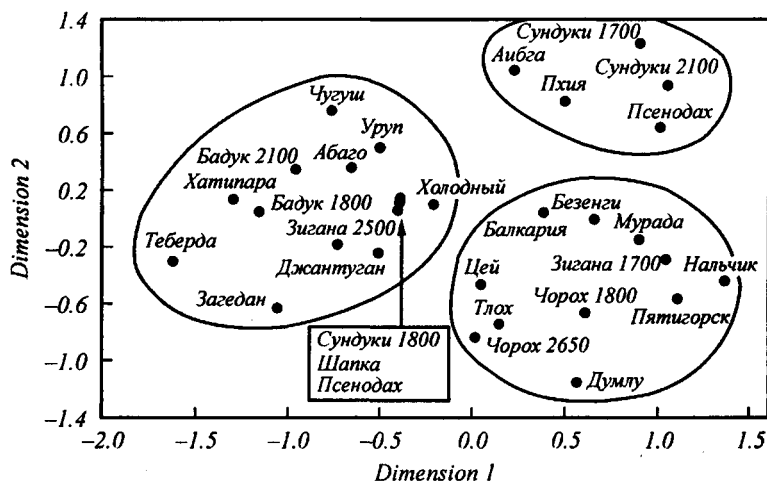


Рис. 2. *Hirsutiella steineri* (Керка), картина расстояний между выборками, полученная методом многомерного шкалирования.

Fig. 2. *Hirsutiella steineri* (Керка), pattern of distances between samples constructed by the multidimensional scaling.

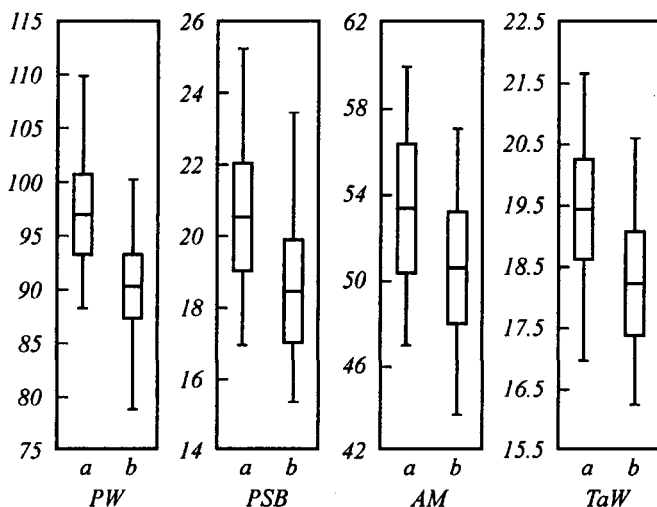


Рис. 3. *Hirsutiella steineri* (Керка), области значений признаков западнокавказской и азиатской форм: минимум, максимум и среднее $\pm$ стандартное отклонение.

a — западнокавказская форма, *b* — азиатская форма.

Fig. 3. *Hirsutiella steineri* (Kerka), box plots for Western Caucasian and Asian forms: minimum, maximum, and mean $\pm$ standard deviation.

в настоящее время. Восточнее него на Северном Кавказе собрана только восточная форма, западнее — только западная. Часть западнокавказских выборок образуют резко обособленный кластер в правом верхнем углу графика. Они включают мелких особей, занимающих промежуточное положение между *H. steineri* и *H. llogorensis*.

Как и в случае *H. llogorensis*, западная форма крупнее восточной (азиатской). Особенно сильно различия по ширине и длине щита (PW, PSB, AW, P-PL, SD), а также ширине лапки ног III (рис. 3). Вполне достоверно также различие по длине ног (Ip). В отличие от *H. llogorensis* у *H. steineri* западная форма превышает восточную и по количеству щетинок идиосомы. Однако из числа щетинок достоверно длиннее у западной формы только $D_{\min}$ и AM. При вычислении всех показателей западная форма была представлена следующими выборками: Абго, Чугуш, Холодный, Шапка, Сундуки 1800 м, Уруп, Загедан, Теберда, Хатипара, Бадук. Из состава азиатской формы были исключены экземпляры, собранные в Нальчике (1 экз.) и Пятигорске (3 экз.). Объем выборок: западная форма — 119, азиатская — 82.

Отношение западной и восточной форм у данных видов вполне укладывается в рамки экогеографической закономерности, обнаруженной нами у клещей-красотелок (Стекольников, 1998, 2002, и др.): личинки из более теплых и сухих районов обладают меньшим размером. В районе Большого Кавказа существует тенденция к увеличению засушливости и континентальности с запада на восток (Кавказ, 1966). Соответственно с запада на восток должен уменьшаться размер личинок, что и наблюдается в нашем случае. Внутренняя Турция по своему климату ближе к Восточному, чем к Западному Кавказу, поэтому естественно, что собранный там материал близок к дагестанскому. Что касается хр. Зигана, входящего в систему Восточных Понтийских гор, то он является хребтом, протянутым вдоль черноморского побережья Турции, и его верхняя часть (где и находится место сбора на высоте 2550 м) должна быть по своему климату ближе к Западному Кавказу, чем к внутренней Турции. Кроме того, западный материал по *H. steineri* был собран на большей высоте,

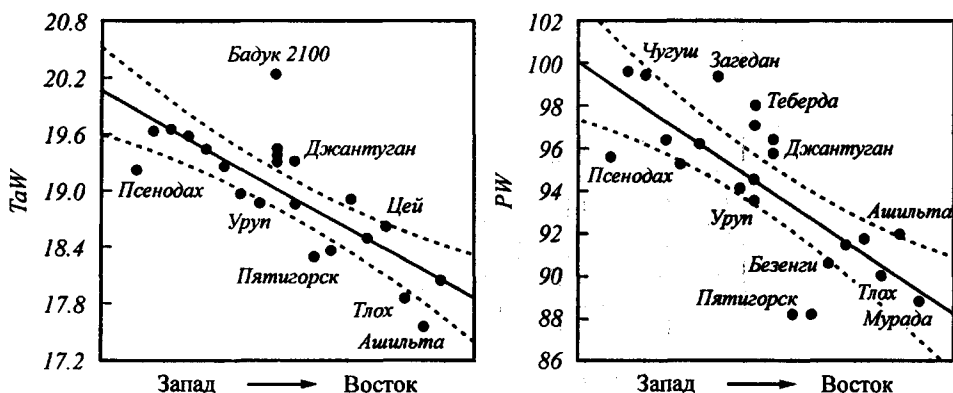


Рис. 4. *Hirsutiella steineri* (Керка), зависимость ширины лапки ног III (TaW) и ширины щита (PW) от долготы: средние значения для выборок, линия регрессии и ее 95 %-ный доверительный интервал.

Fig. 4. *Hirsutiella steineri* (Kerka), dependence of width of leg III tarsus and width of scutum on longitude: samples means with linear fit and 95 % confidence bands.

чем азиатский: среднее значение высоты места сбора для всех экземпляров, входящих в представленные на графике (рис. 2) выборки западной формы составило 2197 м, а для азиатской формы это значение равно 1678 м. Средние значения для выборок: западная форма ($N = 14$) — 2149 м, азиатская форма ($N = 11$) — 1698 м. Различие, согласно критерию Колмогорова—Смирнова, достоверно на 95 % уровне. Поэтому можно было бы предположить, что некоторое влияние на наблюдаемые размерные различия между формами оказали и высотные климатические особенности.

Выявленная закономерность требовала более детального изучения. В частности, представлял интерес вопрос о том, имеется ли в данном случае хотя бы в какой-то мере непрерывная, клинальная изменчивость. Поскольку изученный материал по *H. ilogorensis* не образовывал географически непрерывного ряда, этот вопрос можно было разрешить только для *H. steineri*. Как показывают графики этой зависимости, она оказывается более или менее непрерывной только для показателя TaW, в то время как для остальных признаков (в качестве примера приведен график для PW) она полностью сводится к различию западной и восточной форм (рис. 4). Таким образом, о клинальной изменчивости в данном случае говорить не приходится.

ВЫСОТНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

С высотой над уровнем моря увеличивается влажность и холодность климата. Очевидно, что именно с этим связано неоднократно отмеченное нами у тромбикулид увеличение морфометрических показателей с высотой, хотя вклад каждого из этих факторов по отдельности в наблюдаемую закономерность неясен (Стекольников, 2002).

H. steineri. Весь изученный материал по *H. steineri* обнаруживает достоверные положительные корреляции с высотой показателей ширины и длины щита, длины ног и длины некоторых щетинок (PL, $D_{\min}$) (табл. 1). После удаления мелких низкогорных форм из Алагира (Северная Осетия, 600 м) и Фындыклы (Турция, вилайет Ризе, 500 и 1000 м), а также промежуточных между *H. steineri* и *H. ilogorensis* западнокавказских экземпляров (Сундуки, 2100 м и др.), картина несколько меняется, но корреляции промеров щита сохраняют

Таблица 1

Корреляция между высотой над уровнем моря и значениями мерных признаков у *Hirsutiella steineri* (Керка)Table 1. Correlations between altitude and measurements in *Hirsutiella steineri* (Керка)

	N		AW	PW	SB	PSB	SD
Все экз.	305	r	<u>0.461</u>	<u>0.622</u>	<u>0.404</u>	<u>0.423</u>	<u>0.404</u>
	43	R	<u>0.463</u>	<u>0.649</u>	<u>0.506</u>	<u>0.483</u>	0.362
Без промежуточной формы	245	r	<u>0.339</u>	<u>0.521</u>	<u>0.253</u>	<u>0.395</u>	<u>0.283</u>
	32	R	<u>0.464</u>	<u>0.646</u>	<u>0.485</u>	0.516	0.408
Западная форма	159	r		<u>0.308</u>	0.193	0.197	
	17	R		<u>0.526</u>			
Азиатская форма	86	r					
	14	R		0.642			

	P-PL	PL	D _{min}	D _{max}	Ip	NDV	TaIII	TaW
Все экз.	<u>0.31</u>	<u>0.179</u>	<u>0.394</u>		<u>0.375</u>			<u>0.403</u>
	0.354	0.306			<u>0.403</u>			
Без промежуточной формы	<u>0.342</u>		<u>0.355</u>	-0.193	<u>0.188</u>		-0.171	<u>0.354</u>
	0.433		0.382					
Западная форма	<u>0.263</u>			<u>-0.368</u>				
	<u>0.624</u>			<u>-0.769</u>				
Азиатская форма		-0.271			-0.217	-0.319	<u>-0.396</u>	
						-0.738		

Примечание. r — корреляция Пирсона; R — корреляция Спирмена; приведены только значения, достоверные на уровне $p = 0.05$; светлым курсивом выделены значения, достоверные на уровне $p = 0.01$, курсивом и подчеркнутые — на уровне $p = 0.001$.

свое значение. Однако при вычислении корреляций отдельно для западной и азиатской форм видно, что единственным признаком, сохраняющим свое значение для каждой из форм, оказывается PW. Следовательно, корреляции других признаков, наблюдающиеся на всем изученном материале в совокупности, являются, вероятно, следствием того случайного обстоятельства, что на территории распространения более мелкой азиатской формы сборы материала проводились на меньшей (в среднем) высоте.

Корреляцию PW у азиатской формы также можно поставить под сомнение. Как показывают дополнительные вычисления, она возникает только за счет мелких низкогорных экземпляров из окрестностей Пятигорска и Нальчика. Этот материал очень невелик — всего 4 экз. из 86, составляющих материал по азиатской форме, поэтому его включение не влияет существенным образом на значения корреляции Пирсона. Однако при вычислении корреляции Спирмена он составляет 3 выборки из 14, так как был собран на трех высотах: 600, 700 и 800 м. В результате его влияние оказывается весьма значительным. Поскольку небольшой объем материала можно считать случайным обстоятельством в контексте данного исследования (он определяется тем, что в лесу, на мышах и кустарниковых полянках, виды рода *Hirsutiella* попадают в меньших количествах, чем в высокогорье на снежных полянках), можно сказать, что корреляция Спирмена лучше отражает действительное положение вещей. Вместе с тем необходимо отметить, что мы не наблюдаем здесь непрерывного ряда изменчивости, достоверно зависящего от высоты, и все сводится к меньшему значению PW у мелких низкогорных форм по сравнению со всем остальным материалом.

Отчасти сходная ситуация в отношении корреляций PW с высотой наблюдается и у западной формы: корреляция Спирмена становится недостоверной после удаления низкогорной лесной выборки из Третьей Роты (3 экз.). Впрочем, в отличие от азиатской формы, корреляция Пирсона при этом достоверна, хотя и невелика по значению. Поэтому вероятнее, что у западной формы связь ширины щита с высотой все же существует.

Обращает на себя внимание разная структура корреляций признаков с высотой у западной и азиатской форм. У западной формы с высотой достоверно увеличивается P-PL и уменьшается $D_{\max}$. Если исключить из ее состава выборки, взятые в пределах ареала азиатской формы (Зигана, 2550 м и Джантуган, 2400 м), то значения этих корреляций заметно возрастают и, кроме того, появляется отрицательная корреляция с высотой H (длина плечевых щетинок, которая у видов рода *Hirsutiella* наиболее тесно связана с $D_{\max}$) и очень слабая положительная корреляция числа щетинок идиосомы (NDV). В то же время у азиатской формы NDV с высотой достоверно уменьшается. Возможно, у нее также отрицательно коррелирует с высотой длина ног (Ip, TaIII), хотя эти связи не подтверждаются с помощью коэффициента Спирмена. Таким образом, эти формы отличаются друг от друга не только значениями различных признаков, но и направлением экогеографической изменчивости. Вероятно, их статус приближается к видовому или это даже самостоятельные виды. Следует отметить то обстоятельство, что различия между ними имеют очевидную экологическую интерпретацию (мелкая форма занимает ареал с более сухим и теплым климатом) и вместе с тем в пределах каждой из форм соответствующая экогеографическая изменчивость практически отсутствует. Это может означать, что данные различия, возникшие на основе связанной с климатом изменчивости, в настоящее время уже генетически закреплены, а изменчивость теперь определяется другими факторами.

H. illogorensis. Изученный материал по *H. illogorensis* был значительно менее разнообразным, чем по *H. steineri*, поэтому связь признаков с высотой над уровнем моря удалось изучить не столь детально. В пределах западной формы обнаруживаются небольшие положительные корреляции с высотой для показателей ширины и длины щита, а также ширины лапки III (табл. 2). Длина щетинки AM связана с высотой отрицательно. При вычислении корреляции Спирмена достоверное значение получается только для AW: $R = 0.557$, $p = 0.02$, — или, если исключить все выборки, включавшие лишь по 1 экз., — для TaW: $R = 0.667$, $p = 0.025$. Объем всего материала составил 57, число выборок — 17, из них 6 включали по 1 экз. Отметим, что этот результат сходен с данными по экогеографической изменчивости у видов рода *Neotrombicula* Hirst, 1925: с высотой увеличиваются прежде всего ширина и длина щита (Стекольников, 1998, 2002). Однако у *Hirsutiella* эта зависимость заметно слабее.

В пределах дагестанской формы (67 экз., 6 выборок) наблюдается множество сильных положительных корреляций с высотой: почти всех промеров щита,

Таблица 2

Корреляция Пирсона между высотой над уровнем моря и значениями мерных признаков у западнокавказской формы *Hirsutiella illogorensis* (Daniel)

Table 2. Pearson correlations between altitude and measurements in Western Caucasian form of *Hirsutiella illogorensis* (Daniel)

	AW	PW	ASB	SD	P-PL	AM	TaW
r	0.314	0.352	0.343	0.347	0.356	-0.34	0.391
p	0.017	0.007	0.009	0.008	0.007	0.01	0.003

Таблица 3

Корреляция Пирсона между высотой над уровнем моря и значениями мерных признаков у *Hirsutiella alpina* Stek.

Table 3. Pearson correlations between altitude and measurements in *Hirsutiella alpina* Stek.

	AW	PW	PSB	SD	P-PL	AM	H	D _{max}
r	0.389	0.373	0.365	0.507	0.369	0.401	0.431	0.338
p	0.016	0.021	0.024	0.001	0.022	0.013	0.007	0.038

длин щетинок (AM, AL, D_{max}), длины и ширины ног (Ip, TaIII, TaW). Однако все они возникают только из-за резкого отличия высокогорной выборки из Мазады (2000 м) от остального материала. При ее исключении (остается 47 экз. и 5 выборок) корреляции меняют знак или становятся недостоверными. Единственный признак, корреляция которого сохраняет свое значение — это NDV. Он связан с высотой отрицательно: на всем материале $r = -0.427$ ($p = 0.016$), $R = -0.886$ ($p = 0.019$); после исключения выборки из Мазады $r = -0.49$ ($p = 0.000$), $R = -0.9$ ($p = 0.037$). Таким образом, можно считать установленным, что у дагестанской формы с высотой уменьшается число щетинок идиосомы. Это соответствует приведенным выше данным по изменчивости азиатской формы *H. steineri*: там NDV тоже отрицательно коррелирует с высотой.

H. alpina. Выявлены положительные корреляции с высотой ширины и длины щита, а также длины некоторых щетинок (табл. 3). Все они являются следствием отличий двух самых больших выборок — Куруш, 2600 м (15 экз.), и Хнов, 1000—1200 м (15 экз.). Остальные 4 выборки включают в сумме всего 8 экз. и не вносят никакого вклада в эту зависимость. В результате при вычислении корреляции выборочных средних коэффициент Спирмена не дает ни одного достоверного значения. Таким образом, можно подвергнуть сомнению действительное существование всех выявленных зависимостей. Однако нам оно представляется достаточно вероятным, поскольку соответствует ранее полученным данным по экогеографической изменчивости *Neotrombicula*, а также отчасти и двух рассмотренных выше видов рода *Hirsutiella*.

КОРРЕЛЯЦИИ, СВЯЗАННЫЕ С ПОСТ-ПОСТЕРОЛАТЕРАЛЬНЫМИ ЩЕТИНКАМИ

Как было показано ранее (Стекольников, 2001a), у высокогорных *H. steineri* на Западном Кавказе нередко встречаются пост-постеролатеральные щетинки щита, причем доля экземпляров, имеющих PPL, достигает 74 % от локальной выборки. Изучение связей различных морфометрических признаков с числом PPL показало достоверную положительную корреляцию с этим числом промеров щита PW и P-PL, отрицательную корреляцию промера AP и более слабые связи некоторых других признаков (табл. 4). Для исследования были взяты те

Таблица 4

Корреляция Пирсона между числом PPL и значениями мерных признаков у *Hirsutiella steineri* (Кепка)

Table 4. Pearson correlations between number of PPL and measurements in *Hirsutiella steineri* (Кепка)

	PW	P-PL	AP	D _{min}	Ip	TaIII
r	0.563	0.617	-0.506	0.426	0.464	0.455
p	0.000	0.000	0.000	0.002	0.001	0.001

выборки, в которых процент особей с PPL достаточно высок (Абаго, Чугуш, Холодный, Загедан). Объем всей группы составил 51 экз., число PPL варьировало в ней от 0 до 3, со следующим распределением частот: 0—18, 1—8, 2—24, 3—1.

Связь числа PPL с тремя указанными промерами щита имеет совершенно ясный морфологический смысл. Появляясь на заднем крае щита, рядом с постеролатеральными щетинками, пост-постеролатеральные щетинки «отталкивают» PL вперед и вбок. В результате последние удаляются друг от друга и, кроме того, приближаются к антеролатеральным щетинкам (AL). Соответственно расстояние между обеими PL (PW) и расстояние от них до заднего края щита (P-PL) увеличивается, а расстояние между PL и AL (AP) уменьшается. Отрицательная корреляция P-PL с AP уже отмечалась при изучении связей признаков у видов рода *Hirsutiella* в целом (Стекольников, 2001в): она означает, что PL могут занимать разное положение на краю щита. Корреляция числа PPL с показателями длины ног (I_p , Ta_{III}) и длины щетинок (D_{min}) может оказаться случайным обстоятельством и исчезнуть при изучении более широкого материала. В противном случае следует считать, что личинки с PPL являются более крупными, чем личинки без PPL.

В свете этих данных следует пересмотреть результаты изучения связи промеров с высотой. Увеличение показателей PW и P-PL с высотой над уровнем моря может не иметь самостоятельного значения, а быть просто морфометрическим выражением наличия пост-постеролатеральных щетинок в некоторых высокогорных популяциях. Чтобы проверить это предположение, мы исключили из всех выборок экземпляры с PPL и заново вычислили корреляции всех признаков с высотой у западной формы (новый объем выборки — 118, число выборок — 15). При этом связь P-PL с высотой сохранила значение только согласно коэффициенту Пирсона: корреляция Спирмена для этого признака оказалась недостоверной. Напротив, корреляции PW, против ожидания, даже увеличили свое значение ($r = 0.371$ против 0.308; $R = 0.677$ против 0.526 и $p < 0.01$ против $p < 0.05$). Таким образом, увеличение P-PL с высотой действительно в значительной степени определяется наличием PPL, в то время как PW увеличивается с высотой независимо от наличия или отсутствия этих щетинок.

ДИАГНОСТИКА

Поскольку, как показали наши данные, *H. steineri* и *H. llogorensis* представлены каждый, как минимум двумя, резко различающимися размерными формами, построенная ранее для разграничения этих видов дискриминантная функция (Стекольников, 2001в) может оказаться неадекватной. Кроме того, при ее построении использовалась слишком маленькая обучающая выборка *H. llogorensis* (27 экз.). В связи с этим были построены 4 дискриминантные функции: две — отдельно для западных и восточных форм обоих видов и две — «перекрестных», когда обучающие выборки брались из состава западной формы одного вида и восточной формы другого. Поскольку *H. steineri* крупнее *H. llogorensis*, большее диагностическое значение должна иметь та «перекрестная» функция, при построении которой бралась мелкая (азиатская) форма *H. steineri* и крупная (западная) форма *H. llogorensis*. Ниже приводится эта перекрестная функция (F_{we}), а также функции для западных (F_w) и восточных (F_e) форм:

$$\begin{aligned} F_{we} &= -222.79 + 1.32 \times PW + 1.46 \times PSB + 0.42 \times PL + 0.343 \times NDV, \\ F_w &= -320.55 + 1.55 \times PW + 1.59 \times AP + 0.73 \times AM + 0.59 \times H + 0.361 \times NDV, \\ F_e &= -171.37 + 0.5 \times PW + 1.03 \times AP + 1.09 \times PL + 0.171 \times NDV. \end{aligned}$$

Таблица 5

Значения дискриминантных функций
Table 5. Values of discriminant functions

	F_{wc}	F_w	F_e	F_m
<i>Hirsutiella llogorensis</i> (N=124)	-17.2 (-26.5—-7.8)	-33.9 (-48.8—-19)	-12.9 (-20.7—-5.1)	-26 (-43.5—-8.5)
<i>H. steineri</i> (N=298)	22.1 (5.2—39)	21.5 (0—43)	15.4 (3.3—27.6)	38.9 (12.6—65.2)

Примечание. Указаны средние значения и интервалы: среднее $\pm 1.5 \times$ стандартное отклонение.

Отрицательные значения всех функций соответствуют *H. llogorensis*, а положительные — *H. steineri* и *H. alpina*. Объем обучающих выборок при построении соответственно F_{wc} , F_w и F_e составил: *H. llogorensis* — 57, 57 и 67; *H. steineri*: 76, 70 и 76. Области значений приведены в табл. 5. Достаточно большой объем материала по *H. steineri* позволил оставить значительное число экземпляров из состава обеих форм этого вида для кросс-проверки дискриминантных функций, т. е. тестирования качества их работы на материале, не входившем в обучающие выборки. Кросс-проверкой также можно считать определение «восточного» материала по каждому из видов с помощью функции, построенной на «западном» материале этого вида, и наоборот. Так как размерные различия между видами в данном случае велики, все функции работали хорошо, почти не давали ошибок классификации и успешно проходили кросс-проверку. Поэтому, на наш взгляд, можно пренебречь нарушением предположения дискриминантного анализа об однородности дисперсии (StatSoft, 1999), которое имело место в обучающих выборках. С этой точки зрения, лучшие показатели имела функция F_{wc} , которая представляется наиболее адекватной и в таксономическом отношении. Только у нее предположение об однородности дисперсии выполнялось для половины входящих в нее признаков, в том числе и основного диагностического признака PW. Предположение о нормальности распределения достаточно хорошо выполнялось для всех признаков. Худшие показатели в этом отношении имели признаки PSB и AM.

С помощью этих функций удалось окончательно выделить промежуточные между *H. steineri* и *H. llogorensis* экземпляры и выборки, идентификация которых вызывает затруднения. Отметим, что «промежуточные» значения некоторых функций для какого-либо экземпляра могут быть связаны с несовершенством самих функций, которые неспособны учесть все особенности в изменчивости изучаемых видов. Так, резкие отклонения в значениях функций дают некоторые экземпляры *H. steineri* из Мурады (Дагестан), однако, как показывает график значений важнейших диагностических признаков (рис. 5), *H. steineri* и *H. llogorensis* в материале из этого места на самом деле не образуют никаких промежуточных форм.

ПРОМЕЖУТОЧНЫЕ ФОРМЫ

H. llogorensis является низкогорным лесным видом, а *H. steineri* характерен для альпийской высотной зоны. Однако иногда выборки, взятые на небольших высотах, определить трудно. Так, материал из Алагира (Северная Осетия, 600 м) ранее определялся как *H. llogorensis* (Стекольников, 2001в). Но все дискриминантные функции говорят о промежуточном положении этой выборки:

значения функций для всех экземпляров близки к нулю, причем некоторые значения являлись отрицательными, а некоторые — положительными. Такое же промежуточное положение занимает материал из вилайета Ризе в Турции (500 и 1000 м). Материал из окрестностей Пятигорска и Нальчика был собран в лесных стациях, характерных для *H. llogorensis*, на высоте 600—800 м. Кроме того, эти клещи обладали небольшим размером, поэтому они уверенно были определены как *H. llogorensis*. Однако с помощью дискриминантных функций они четко определяются как *H. steineri*.

Иногда возникают проблемы и с материалом, собранным в субальпийской зоне. Так, несколько экземпляров из выборки с оз. Псенодах (Краснодарский край, массив Фишт-Оштен, 1900 м) с помощью дискриминантных функций определяются как *H. llogorensis*, а из оставшегося материала часть особей являются типичными *H. steineri*, а часть — переходными вариантами между этими двумя видами. В данном случае еще можно было бы предполагать симпатрию и, возможно, межвидовую гибридизацию, если допустить, что *H. llogorensis* способен жить не только в горных лесах, но и в субальпийском криволесье. Однако в других случаях это предположить трудно. Например, в двух достаточно больших выборках *H. steineri* с хр. Малый Бамбак (Краснодарский край, гора Сундуки, 1800 м, и гора Шапка, 1950 м) попало лишь по 1 экз., напоминающему *H. llogorensis*. Напротив, еще одна выборка с горы Сундуки (2100 м) была вся представлена переходной формой, причем в этом случае и высота, и станция (субальпийский луг без всяких следов криволесья) совершенно не характерны для *H. llogorensis*.

Рассмотрим подробнее, в каких стациях и на каких хозяевах встречаются представители *H. steineri*, а также упомянутые переходные формы.¹ Все крупные выборки этого вида, включающие только типичных его представителей (Абаго, Чугуш, Холодный, Хатипара, Загедан, Джантуган 2500 м, Зигана 2550 м), были собраны со снежных полевков (род *Chionomys* Miller, 1908), пойманных на крупнокаменистых осыпях. Переходные формы в высокогорье обнаруживаются, как правило, на полевках *Microtus (Terricola) daghestanicus* и мышах рода *Apodemus* Kaup, 1829. Так, в выборке с оз. Псенодах на *Chionomys* была найдена только типичная форма (9 экз.), а на *M. daghestanicus* — как типичная, так и переходная (18 экз.). В выборке с горы Сундуки (1800 м) единственный экземпляр переходной формы был собран с *Apodemus*, а все типичные — с *Chionomys* (14 экз.). Наконец, другая выборка с той же горы (2100 м), вся представленная переходной формой (4 экз.), была собрана на *M. daghestanicus*. Известно, что хозяйственная специфичность у краснотелок носит преимущественно экологический характер (Кудряшова, 1998). Поэтому в данном случае 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, типичные *H. steineri* обитают на осыпях, а переходные формы — на лугах. Соответственно живущие на осыпях снежные полевки будут заражаться типичной формой, а роющие норы на лугу дагестанские полевки — переходной формой. Перекрестное заражение может происходить в результате эпизодических проникновений грызунов в пределы не свойственных им стаций.

В верхнем лесном поясе также встречаются типичные *H. steineri*. Здесь они связаны с широким кругом хозяев: мыши рода *Apodemus*, снежные полевки *Ch. gud* и *Ch. roberti* (Thomas, 1906), а также малоазийская полевка *Microtus (Terricola) majori*. При этом в местах сбора, как правило, имеются осыпи или

¹ В анализ не включен дагестанский и северо-осетинский материал, для которого отсутствуют точные данные о том, в какой станции были собраны те или иные экземпляры.

каменные завалы (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 типичные *H. steineri* — 800—900 м (Третья Рота). Здесь встречаются также переходные формы и *H. llogorensis*, которых (при малом объеме материала) практически невозможно отличить друг от друга. Трудно установить, различаются ли чем-либо места обитания переходных и типичных *H. steineri* в лесной зоне. Поэтому неизвестно, играют ли роль в возникновении лесных переходных 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.

Переходный характер рассмотренных выше высокогорных форм состоит в том, что они в целом меньше типичных *H. steineri* и соответственно ближе к *H. llogorensis*. Однако при сравнении типичных и переходных форм в пределах одного и того же или соседних местообитаний оказывается, что основную роль в различиях между ними играют несколько иные морфометрические признаки, чем в различиях между *H. steineri* и *H. llogorensis*. Как показывает оценка с помощью критериев Фишера и Стьюдента, эти виды наиболее четко различаются по следующим промерам (в порядке убывания значимости): PW, SB, Ip, AM, H, AW, AP... Если взять только западнокавказский материал, исключив переходную форму, порядок несколько меняется (PW, SB, AW, PSB, NDV, Ip, H...), но PW и SB сохраняют ведущее значение. А при сравнении типичных и переходных форм *H. steineri* на первые места выдвигаются AW, H, NDV и другие признаки. Так, в выборке с оз. Псенодах достоверные различия, согласно критерию Колмогорова-Смирнова, обнаруживают следующие признаки (в порядке убывания значимости): AW, H, $D_{\min}$, TaIII, PW, Ip, $D_{\max}$, SB, PL, NDV, PSB, AM, а в материале с горы Сундуки (1800 и 2100 м) — NDV, H, AW, PW, PL, $D_{\max}$, SB. Чтобы исключить субъективизм при отделении (в первой выборке) «типичных» экземпляров от «переходных», использовался формальный критерий — вид хозяина, на котором был собран тот или иной экземпляр. Это не привело к заметным искажениям картины распределения форм, поскольку группа типичных *H. steineri* с оз. Псенодах практически совпадает с материалом, собранным на *Chionomys*. Таким образом, морфометрические данные свидетельствуют о том, что мы имеем здесь внутривидовую изменчивость *H. steineri*, а не постепенный переход от этого вида к *H. llogorensis*.

Следует также отметить, что переходные формы нечетко обособлены от типичных *H. steineri*: разные выборки обнаруживают разные степени «переходности». Так, экземпляры *H. steineri* из верховьев рр. Уруп (2000 м, луг, рядом криволесье) и Пхия (1770 м, лес) достоверно меньше экземпляров, собранных в географически близкой точке — на горе Загедан (2700 м, осыпь) — по признакам NDV, AW и PW в первом случае и по признакам NDV, AM, AW и PW во втором (в порядке убывания значимости; использовался критерий Колмогорова—Смирнова; объемы выборок — 12, 5 и 8 экз.). Но при этом выборка из Пхии, согласно значениям дискриминантных функций, ближе к типичным *H. steineri*, чем, например, выборка с горы Сундуки (2100 м), а выборка из Урупа — это уже скорее вариант типичной формы, чем переходной. Другой пример. Две выборки из окрестностей алылагеря Джантуган (р. Адылсу, восточное Приэльбрусье) включают только типичную форму *H. steineri*. Почти все

экземпляры были собраны на *Chionomys*; высота мест сбора практически одинакова (2400 и 2500 м). Разница состоит в том, что в одном случае полевки-хозяева были пойманы на осыпи, а в другом — в лесу, растущем на горах скальных обломков. И в этой второй выборке признаки AL , D_{min} , D_{max} , PL , NDV , AW и Ip обнаруживали достоверно меньшие значения, чем в первой (использовался критерий Колмогорова—Смирнова; объемы выборок 9 и 5 экз.). Следовательно, нельзя предположить, что переходная форма является самостоятельным видом, близким к *H. steineri*. Это только крайний вариант более или менее непрерывного ряда изменчивости, зависящей от каких-то характеристик места обитания клещей.

Поскольку, таким образом, таксономический статус высокогорной переходной формы *H. steineri* следует считать установленным, можно теперь более точно провести границу между этим видом и *H. llogorensis*. Для этого была построена еще одна дискриминантная функция, причем в качестве обучающих выборок были взяты часть западнокавказского материала по *H. llogorensis* ($N = 49$) и высокогорные экземпляры переходной формы *H. steineri* (Псенодах, Сундуки, Шапка, Пхия; $N = 27$)

$$F_m = -345.65 + 1.78 \times PW + 3.03 \times PSB + 1.54 \times AM + 0.427 \times NDV.$$

Области значений F_m приведены в табл. 5. Эта функция по сравнению с другими сдвигает морфологическую границу между видами в сторону *H. llogorensis*. Она определяет как *H. steineri* почти весь материал из Алагира и вилайета Ризе и, по-видимому, более правильно идентифицирует низкогорный западнокавказский материал (Аибга, Псеашха, Ачипсе). С другой стороны, функция допускает ошибки при определении дагестанского материала по *H. steineri*. Еще одним ее недостатком (так же, как и функции F_w) можно считать включение длины антеромедиальной щетинки щита (AM), поскольку на препарате эта щетинка часто плохо видна на фоне оснований пальп и ее длина не может быть точно измерена. Обучающие выборки соответствуют предположениям дискриминантного анализа, за исключением некоторого отклонения распределений PSB и AM от нормального в выборке *H. llogorensis*.

Низкогорные переходные формы (Алагир и Ризе) мы определяем как *H. steineri* на следующих основаниях: 1) значения функции $F_m > 0$; 2) материал из Алагира ближе к *H. steineri* также согласно значениям функций F_{we} и F_e ; 3) обе формы значительно крупнее *H. llogorensis*, но это не может быть следствием высотной изменчивости, поскольку высота, на которой они собраны, невелика; 4) известны и другие мелкие низкогорные формы, которые уверенно определяются как *H. steineri* (Пятигорск, Нальчик). В настоящее время (из-за недостаточности материала) взаимоотношения типичных *H. steineri* и низкогорных переходных форм не могут быть изучены достаточно подробно. Вообще очевидно, что внутривидовая изменчивость у *Hirsutiella* разнообразнее, чем это отражено в нашей работе, и требует дальнейшего исследования.

СИМПАТРИЯ

После того как диагностическая проблема, связанная с наличием переходных форм между *H. llogorensis* и *H. steineri*, решена по крайней мере частично, можно рассмотреть данные о симпатрии видов *Hirsutiella*.

H. alpina, *H. steineri* и *H. llogorensis*. В одном случае (Дагестан, Мурада, 1500 м) вместе обнаружены все три вида (рис. 5), причем они встречались на одних и тех же особях хозяина. Это особенно явное доказательство их видовой самостоятельности.

H. alpina и *H. steineri*. Эта симпатрическая пара обнаружена в Северной Осетии (Цей, 2500 м), Турции (Зигана, 1700 м) и Краснодарском крае (Айбга, 2000 м). В последнем случае также зафиксировано паразитирование разных видов на одной особи хозяина.

H. alpina и *H. llogorensis*. Совместное обитание этих видов отмечено в Дагестане (Хнов, 1000—1200 м).

H. steineri и *H. llogorensis*. Достоверные случаи симпатрии наблюдаются в Дагестане (Тлох, 800 м; Ашильта, 1000 м) и Краснодарском крае (Третья Рота, 850 м). Кроме того, для некоторых выборок из Краснодарского края трудно установить, имеем ли мы дело с симпатрией или с сосуществованием типичных и переходных форм *H. steineri* (Псенодах, 1900 м; Псеашха, 800 м; Ачипсе, 1000 м; Айбга, 1000 и 2000 м). Из числа этих выборок только первая обладает достаточно большим объемом, остальные включают по 2—4 экз. Достоверная симпатрия иногда (Тлох) тоже осложняется наличием мелких переходных форм *H. steineri*.

Все три вида отличаются по хозяйинной специфичности и приуроченности к тем или иным стадиям. *H. alpina*, по-видимому, обитает только на осыпях и соответственно паразитирует почти исключительно на *Chionomys* и *Cricetulus migratorius* (Pallas, 1773). Только один раз (Зигана) он встречен на мышах *Apodemus mystacinus* (Danford et Alston, 1877). *H. 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*). *H. llogorensis*, как уже отмечалось, лесной вид. На *Chionomys* он очень 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*). В материале из Мурады оба экземпляра *H. alpina* собраны с *Chionomys*. Из 21 экз. *H. llogorensis* 20 собраны на *Apodemus* и 1 на *Chionomys*, а из 22 экз. *H. steineri* 6 собраны с *Chionomys* и 16 — с *Apodemus*.

Сопоставив полученные данные с результатами исследования симпатрии видов группы *Neotrombicula talmiensis* (Стекольников, 2001б, 2002), мы должны заключить, что картина симпатрии близких видов у клещей-краснотелок ос-

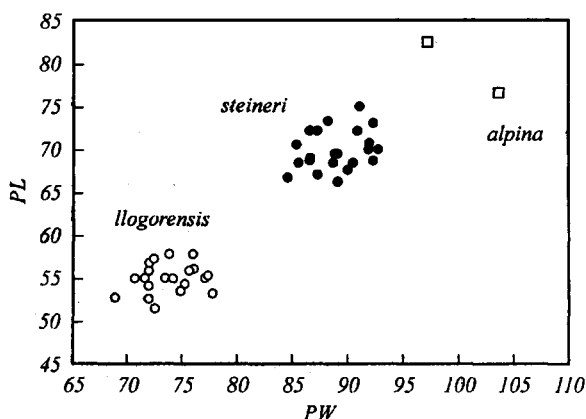


Рис. 5. Ширина щита (PW) и длина постеролатеральных щетинок щита (PL) у трех видов рода *Hirsutiella* в области симпатрии (Мурада).

Fig. 5. Scutal width (PW) and length of posterolateral scutal setae (PL) in three *Hirsutiella* species in area of sympatria (Murada Village).

ложняется за счет образования различных внутривидовых экологических форм. Присутствие этих форм может усиливать различия между видами в точках симпатрии, как это наблюдается у *N. sympatrica* Stekolnikov, 2001 и *N. carpathica* Schluger et Vysotzkaya, 1970, а может размывать границу между ними, как у *H. steineri* и *H. llogorensis*. «Диморфизм», который наблюдался у краснотелок другими авторами (Vercammen-Grandjean e. a., 1965; Davis, Loomis, 1971), мог иметь различную природу: симпатрия близких видов, либо наличие в соседних, но экологически разных биотопах отдельных внутривидовых размерных форм. При этом клещи, свободные фазы которых обитают в разных местах, оказываются вместе на одном хозяине, посещающем тот и другой биотоп.

Сведения по изменчивости видов рода *Hirsutiella* дают также возможность для построения альтернативных гипотез о процессе видообразования у тромбикул. Виды у краснотелок могли образовываться аллопатрически, на основе таких географических форм, как западные и азиатские формы кавказских *Hirsutiella*, а могли возникать симпатрически, распределяясь по соседним биотопам (например, осыпи и луга или осыпи и лес), как распределяются типичные западные *H. steineri* и рассмотренная выше «переходная» форма.

Благодарности. Автор выражает благодарность товарищу по экспедиции В. В. Нейморовцу (ЗИН), В. И. и Р. Г. Нейморовец (Краснодарский край, пос. Ильский), а также сотрудникам Кавказского заповедника Б. С. Туниеву, В. Н. Булгакову и А. Е. Батюкову. Зверьки-хозяева были определены Г. И. Барановой (ЗИН), которой автор также выражает искреннюю признательность.

Исследование поддержано Российским фондом фундаментальных исследований (гранты 00-04-48881, 03-04-49664 и 00-15-97742). Сбор материала в 2002 г. производился в рамках договора о научно-техническом сотрудничестве между Зоологическим институтом РАН и Кавказским государственным биосферным заповедником.

Список литературы

- Кавказ. Ред. И. П. Герасимов. М.: Наука, 1966. 482 с.
- Кудряшова Н. И. Клещи-краснотелки (Acariformes, Trombiculidae) Восточной Палеарктики // Сб. тр. Зоол. музея МГУ. 1998. Т. 39. М.: КМК Scientific Press. 342 с.
- Стекольников А. А. Экогеографическая изменчивость клеща-краснотелки *Neotrombicula delijani* Kudryashova, 1977 (Acari, Trombiculidae) // Энтомол. обзор. 1998. Т. 77, вып. 1. С. 229–238.
- Стекольников А. А. Внутривидовая изменчивость хетотаксии клещей-краснотелок рода *Hirsutiella* (Acari: Trombiculidae) // Паразитология. 2001a. Т. 35, вып. 1. С. 19–26.
- Стекольников А. А. Новые виды и симпатрические отношения клещей-краснотелок группы *talmiensis* (Trombiculidae, Neotrombicula) // Паразитология. 2001b. Т. 35, вып. 6. С. 496–518.
- Стекольников А. А. Систематика клещей-краснотелок рода *Hirsutiella* Schluger et Vysotzkaya, 1970 (Acari, Trombiculidae) // Энтомол. обзор. 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 // Энтомол. обзор. 2002. Т. 81, вып. 3. С. 761–777.
- Davis R. M., Loomis R. B. The intranasal chigger *Microtrombicula merrihewi* (Acarina: Trombiculidae) in the north american free-tailed bat, *Tadarida brasiliensis* // The Southwestern Naturalist. 1971. Vol. 15, N 4. P. 437–458.
- Goff M. L., Loomis R. B., Welbourn W. C., Wrenn W. J. A glossary of chigger terminology (Acari: Trombiculidae) // J. Med. Ent., 1982. Vol. 19, N 3. P. 221–238.
- StatSoft, Inc. Электронный учебник по статистике. М.: StatSoft, 1999. WEB: <http://www.statsoft.ru/home/textbook/default.htm>.

INTRASPECIFIC VARIABILITY AND SYMPATRIA IN CLOSELY RELATED CHIGGER MITE SPECIES OF THE GENUS *HIRSUTIELLA* (ACARI, TROMBICULIDAE)

A. A. Stekolnikov

Key words: chigger mites, Trombiculidae, *Hirsutiella steineri*, *H. llogorensis*, *H. alpina*, geographical variability, ecological forms, host preference, eco-geographical rules, diagnostics, sympatria, speciation.

SUMMARY

Intraspecific variability in three closely related chigger mite species of the genus *Hirsutiella* Schluger et Vysotzkaya, 1970, *H. steineri* (Kepka, 1966), *H. llogorensis* (Daniel, 1960), and *H. alpina* Stekolnikov, 2001 has been studied based on materials collected in Caucasus and Turkey. It is established that both *H. steineri* and *H. llogorensis* include Western Caucasian and Asian forms, the first one being larger than the second one. Western Caucasian samples of *H. steineri* are also split into large and small forms. The large form inhabits screes with larvae occurring mainly on snow voles, and the small form inhabits meadows and forests with larvae parasitizing snow voles as well as mice of the genus *Apodemus* and pine voles. Asian population of *H. steineri* include small low-mountain form which is hard to distinguish from *H. llogorensis*. In the light of the new data on variability, morphological border between these two species are specified. Correlations between some characters and altitude above sea level are shown within the Western Caucasian and Asian forms of both species, and also in *H. alpina*. All the three species can occur together on the same individual hosts, but they have different sets of main hosts and different distribution among biotopes in the area of sympatria. The border between *H. steineri* and *H. llogorensis* in the places of sympatria can be indistinct owing to the presence of small ecological forms of *H. steineri*. Our results give a basis for the construction of alternative hypotheses concerning the processes of speciation in trombiculids. Chiggers species could be formed in allopatric way, on the base of such geographical forms, as Western and Asian forms of the Caucasian *Hirsutiella* species, but they could also be formed in sympatric way, distributing among neighbouring biotopes (e.g., screes and meadows, or screes and forests), as large and small forms of Western Caucasian *H. steineri* do.
