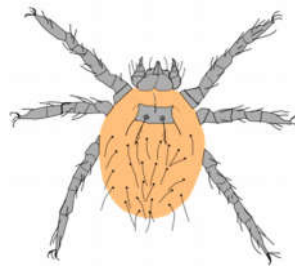


МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В. ЛОМОНОСОВА

На правах рукописи

Антоновская Анастасия Алексеевна

**КРАСНОТЕЛКОВЫЕ КЛЕЩИ (ACARIFORMES, TROMBICULIDAE) МЕЛКИХ
МЛЕКОПИТАЮЩИХ ВЬЕТНАМА: ФАУНА, ПАРАЗИТО-ХОЗЯИННЫЕ
ОТНОШЕНИЯ, МЕДИЦИНСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ**



Специальность 1.5.14 – энтомология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Москва – 2023

Работа выполнена на кафедре энтомологии биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова

Научный руководитель:

Лопатина Юлия Владимировна
кандидат биологических наук

Официальные оппоненты:

Медведев Сергей Глебович
доктор биологических наук, профессор
ФГБУН «Зоологический институт» РАН,
лаборатория по изучению паразитических
членистоногих,
заведующий лабораторией,
главный научный сотрудник

Никитин Алексей Яковлевич
доктор биологических наук, доцент
ФКУЗ «Иркутский научно-
исследовательский противочумный
институт» Роспотребнадзора,
ведущий научный сотрудник

Макарова Ольга Львовна
кандидат биологических наук,
старший научный сотрудник
ФГБУН «Институт проблем экологии и
эволюции им. А.Н. Северцова» РАН,
лаборатория синэкологии,
заведующая лабораторией

Защита диссертации состоится «27» февраля 2023 г. в 15.30 часов на заседании диссертационного совета МГУ.015.8 Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова по адресу: 119234, г. Москва, ул. Ленинские горы, д. 1, стр. 12, биологический факультет, ауд. 389.

E-mail: ksenperf@mail.ru

С диссертацией можно ознакомиться в отделе диссертаций научной библиотеки МГУ имени М.В. Ломоносова (Ломоносовский просп., д. 27) и на сайте ИАС «ИСТИНА»:
<https://istina.msu.ru/dissertations/520782151/>

Автореферат разослан « ____ » _____ 2023

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



К.С. Перфильева

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования и степень разработанности темы. Клещи семейства Trombiculidae (Acariformes: Trombidiformes: Prostigmata: Parasitengonina) составляют многочисленную и сложную в систематическом плане группу. В настоящее время в состав этого семейства входят более 3000 видов (Nielsen et al., 2021), подавляющее большинство которых описано только по личиночной стадии (Brennan, Goff, 1977; Кудряшова, 1998; Moniuszko et al., 2017).

Фауна тромбикулид Юго-Восточной Азии довольно обширна и включает около 450 видов (Stekolnikov, 2021), при этом видовое разнообразие тромбикулид Вьетнама остается недостаточно изученным. На основании обширного материала, собранного во Вьетнаме комплексными экспедициями под руководством И.М. Гроховской, было описано большое число новых видов тромбикулид (Гроховская, 1967; Шлугер и др., 1960а,б,в, 1961, 1963; Гроховская, Хоэ, 1979), однако описания этих видов часто неполные, и по ним сложно проводить видовую идентификацию клещей. Всего на территории страны обнаружено 105 видов Trombiculidae, их них на мелких млекопитающих – 82 вида (Chau, 2007; Stekolnikov, 2021). Более высокое видовое разнообразие тромбикулид в соседних регионах (Таиланд – 156, Индия – 204, Китай – 453 вида) свидетельствует о необходимости изучения фауны Вьетнама.

Сложный жизненный цикл и различная трофическая специализация активных стадий развития затрудняют изучение экологических особенностей краснотелковых клещей. Во Вьетнаме подобные исследования единичны. В частности, показано наибольшее разнообразие тромбикулид в горных ландшафтах, выявлена хозяйственная специфичность тромбикулид и высказано предположение, что она связана с местообитанием позвоночных хозяев (Гроховская и др., 1969). В последнее десятилетие стали появляться работы по изучению паразито-хозяйных отношений у тромбикулид с мелкими млекопитающими в других странах Азии и в Африке (Lin et al., 2014; Barnard et al. 2015; Matthee et al. 2020). Выявлена корреляция численности клещей на прокормителе с его поведением (Dietsch, 2005, 2008; Servat et al., 2018), полом (Zajkowska, Małol, 2022) и возрастом (Pollock, John-Alder, 2020), однако эти данные фрагментарны и получены для паразитарных систем, включающих в качестве прокормителей клещей птиц, рептилий и рукокрылых. При исследовании грызунов в Тайване выявлена более высокая зараженность клещами самцов *Bandicota indica* (Bechstein, 1800) по сравнению с самками (Kuo et al., 2011). Вместе с тем у других видов грызунов различий в численности клещей на хозяевах разного пола не обнаружено (Lin et al., 2014; Kuo et al., 2011). Подобных исследований явно недостаточно, чтобы ответить на вопрос, какие именно факторы определяют паразито-хозяйные связи у тромбикулид, в том числе их численность на разных видах прокормителей.

Исследование тромбикулид Вьетнама особенно важно в связи с их практическим значением: тромбикулиды – единственные специфические переносчики возбудителя лихорадки цуцугамуши, *Orientia tsutsugamushi* (Rickettsiales: Rickettsiaceae) (Tamura et al., 1995, Weitzel et al., 2016). Это заболевание является типичной облигатно-трансмиссивной инфекцией с природной очаговостью (Балашов, Дайтер, 1973), выражается в острой лихорадке с различными клиническими симптомами и может протекать как латентно или умеренно тяжело, так и со смертельным исходом (Chattopadhyay, Richards, 2007). Нозоареал лихорадки цуцугамуши занимает около 13 миллионов квадратных километров

(Silparojakul, 1997; Zhang, 2013) и включает обширные территории в Восточной и Юго-Восточной Азии на побережье Тихого Океана, Южной Азии и Австралии (Rosenberg, 1997; Demma et al., 2006; Mahajan et al., 2006; Kelly et al., 2009; Gurung et al., 2013). Лихорадка цуцугамуши является одним из тропических заболеваний, опасность которых недооценена, и из-за трудностей в диагностике её нередко относят к группе лихорадок с неясной этиологией (Duong et al., 2013; Paris et al., 2013). Лихорадку цуцугамуши можно отнести к возвращающимся инфекциям, поскольку на протяжении последних 10–15 лет в некоторых странах и регионах (Китай, Непал, северный Таиланд и др.) зарегистрированы участвовавшие локальные вспышки заболевания, в том числе с летальным исходом в 1–40% случаев (Rodkvamtook et al. 2013; Kim et al. 2017; Tshokey et al. 2017; Xu et al. 2017; Luce-Fedrow et al., 2018; Dhimal et al., 2021; Panda et al., 2022).

В последнем обзоре паразитарной системы лихорадки цуцугамуши практически нет сведений о ее переносчиках во Вьетнаме (Elliot et al., 2019), хотя эта болезнь там распространена. Исследования во Вьетнаме в первую очередь сосредоточены на мониторинге серопозитивности у людей, изучении генетического разнообразия штаммов *O. tsutsugamushi* в крови больных, клинической картины заболевания и методах диагностики (Kramme et al., 2009; Duong et al., 2013; Hamaguchi et al., 2015; Lan Anh et al., 2017; Le Viet et al., 2017; Minh et al., 2017; Le-Viet et al., 2019; Trung, Hoi, Cuong, et al., 2019; Trung, Hoi, Dien, et al., 2019). В единственной работе *O. tsutsugamushi* выделена из тромбикулид (*Ascoschoengastia indica*, *Leptotrombidium deliense*), паразитирующих на крысах (Binh et al., 2020). Практически не исследовано генетическое разнообразие *O. tsutsugamushi* в мелких млекопитающих и клещах-переносчиках. Имеется единственная работа по Вьетнаму, в которой охарактеризован генотип *O. tsutsugamushi*, выделенной из синантропных крыс (Hotta et al., 2016).

Недостаточная изученность фауны тромбикулид Вьетнама, их паразито-хозяйственных отношений с мелкими млекопитающими, а также наличие природных очагов лихорадки цуцугамуши и регулярные случаи заболевания людей на территории страны (Hamaguchi et al., 2015; Trung et al., 2019) определяют необходимость настоящего исследования. Изучение паразитов мелких млекопитающих, в особенности живущих вблизи человека, представляет особый интерес с эпидемиологической точки зрения, поскольку именно они представляют существенную опасность для человека в антропогенных биотопах.

Цели и задачи исследования. Цель работы – выявить паразитарные связи и экологические особенности краснотелковых клещей мелких млекопитающих Вьетнама и их зараженность патогенными для человека микроорганизмами.

Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

1. Изучить фауну краснотелковых клещей мелких млекопитающих Вьетнама.
2. Проанализировать паразитарные связи выявленных видов тромбикулид.
3. Оценить встречаемость, обилие и структуру комплексов тромбикулид на разных видах мелких млекопитающих.
4. Исследовать влияние хозяина и внешних факторов на численность и встречаемость тромбикулид.
5. Оценить зараженность личинок тромбикулид и мелких млекопитающих возбудителем лихорадки цуцугамуши – *O. tsutsugamushi*.

Объект и предмет исследования. Объект исследования – краснотелковые клещи семейства Trombiculidae. Предмет исследования – фауна, паразито-хозяйственные

взаимоотношения клещей и мелких млекопитающих во Вьетнаме, а также их зараженность *O. tsutsugamushi*.

Научная новизна исследования. Получены новые сведения о видовом составе тромбикулид Вьетнама, паразитирующих на мелких млекопитающих. Фаунистический список расширен на 44 вида, обнаруженных автором. Для 18 видов тромбикулид составлены переописания.

Впервые изучены сообщества тромбикулид, связанные с разными видами мелких млекопитающих распространенными во Вьетнаме, и проанализированы паразито-хозяйинные связи у разных видов тромбикулид. Для 48 видов тромбикулид получены новые данные по видовому составу прокормителей. Впервые во Вьетнаме исследована локализация тромбикулид на млекопитающих-прокормителях.

Впервые во Вьетнаме при помощи математических моделей изучено влияние различных факторов, в том числе, размеров и образа жизни хозяев на встречаемость и численность клещей на млекопитающих. Проведенные исследования могут послужить методическим образцом для изучения других групп эктопаразитов в сравнительном аспекте.

Впервые обследовано большое число млекопитающих из разных географических точек и биотопов для выявления очагов лихорадки цуцугамуши на территории Вьетнама. Показана мозаичность и редкая встречаемость очагов и их приуроченность к лесным биотопам. Впервые установлены виды тромбикулид – потенциальных переносчиков возбудителя лихорадки цуцугамуши, а также виды мелких млекопитающих – резервуаров инфекции во Вьетнаме.

Теоретическая и практическая значимость исследования. Выявленные в ходе работы виды краснотелковых клещей позволили расширить общий фаунистический список тромбикулид Юго-Восточной Азии. Вьетнам вытянут меридионально и разнороден климатически и географически, поэтому данные о тромбикулидах из разных его точек могут быть полезны в исследовании фаун соседних стран. Полученные данные вносят существенный вклад в понимание паразито-хозяйинных взаимоотношений тромбикулид и мелких млекопитающих. Алгоритмы статистического анализа, используемые в данной работе, могут быть применены к другим группам паразитических членистоногих – эктопаразитов мелких млекопитающих. Полученные оригинальные данные по зараженности мелких млекопитающих и тромбикулид имеют значение для лучшего понимания функционирования паразитарных систем лихорадки цуцугамуши во Вьетнаме. Сведения о видовом составе тромбикулид создают основу для дальнейших исследований этой группы членистоногих как переносчиков возбудителя лихорадки цуцугамуши. Показана возможность выделения ДНК *O. tsutsugamushi* из спиртового материала, хранящегося более 20 лет, в том числе из материалов музейных коллекций. Результаты исследования используются в лекционных курсах на биологическом факультете МГУ.

Методология и методы исследования. В основе методологии данного исследования лежат современные работы по паразитологии, имеющие фундаментальное и прикладное значение. При выполнении работы использованы современные морфометрические, молекулярно-генетические и статистические методы. Количественный анализ инвазированности животных личинками тромбикулид проводили

при помощи обобщенных линейных моделей (GLMM). В работе использованы современные программы для обработки молекулярно-генетических данных.

Положения, выносимые на защиту. 1. Новые данные о фауне тромбикулид позволяют существенно расширить список видов семейства Trombiculidae Вьетнама и Юго-восточной Азии в целом. Расширен список прокормителей для многих видов клещей.

2. Морфологические и поведенческие особенности мелких млекопитающих влияют на численность и встречаемость паразитирующих на них тромбикулид.

3. Природные очаги лихорадки цуцугамуши встречаются на территории Вьетнама мозаично. Новые сведения о потенциальных переносчиках и резервуарах инфекции расширяют представление о паразитарной системе лихорадки цуцугамуши во Вьетнаме.

Степень достоверности. Достоверность полученных результатов обеспечивается достаточным объемом выборок мелких млекопитающих и личинок тромбикулид, корректным применением статистических методов.

Личный вклад автора. План исследования разработан автором совместно с научным руководителем. Часть представленного в работе материала была собрана лично автором в экспедициях во Вьетнам (2017–2019 гг.). Автором самостоятельно проведены: изготовление постоянных препаратов личинок тромбикулид и их идентификация; статистическая обработка результатов; пробоподготовка, выделение ДНК и постановка ПЦР в режиме реального времени, анализ данных литературы и нуклеотидных последовательностей из баз данных. Подготовка ряда публикаций была выполнена совместно с соавторами. Переописание видов тромбикулид было выполнено совместно с А.А. Стекольниковым (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург).

Апробация работы. Основные положения работы представлены на международных и российских конференциях: XXI Международная научная конференция студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов-2014» (Москва, 2014); VI Съезд Паразитологического общества (Санкт-Петербург, 2018); 29th Annual Meeting of the German Society for Parasitology (Бонн, Германия, 2021); IX Symposium of the European Association of Acarologists (Бари, Италия, 2022); XVI съезд Русского энтомологического общества (Москва, 2022).

Публикации по теме диссертации. По теме работы автором опубликовано четыре статьи в рецензируемых журналах, индексируемых в базах данных Scopus, Web of Science, RSCI, а также шесть тезисов докладов на конференциях. Личный вклад автора в совместных статьях составляет от 1/2 (2021) до 2/3 (2017).

Структура и объем диссертации. Диссертационная работа изложена на 207 страницах, содержит 40 рисунков, 21 таблицу и включает разделы: введение, обзор литературы, физико-географическое описание района исследования, материалы и методы, четыре главы результатов исследования, заключение, выводы, список литературы, приложение. Список литературы содержит 274 источника (из них 30 – на русском, 244 – на иностранных языках). Приложение включает четыре таблицы и семь рисунков.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ВВЕДЕНИЕ

Во введении обоснована актуальность темы, степень ее разработанности, сформулированы цели и задачи исследования, научная новизна, теоретическая и практическая значимость работы, обозначены положения, выносимые на защиту.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В обзоре литературы приведены основные сведения о биологии и экологии краснотелковых клещей семейства Trombiculidae. Рассмотрен жизненный цикл тромбикулид, особенности их питания, а также паразито-хозяйинные взаимоотношения у тромбикулид и мелких млекопитающих (факторы, влияющие на численность клещей на прокормителях, влияние тромбикулид на хозяина). Обсуждается медицинское значение тромбикулид как переносчиков возбудителя лихорадки цуцугамуши.

ГЛАВА 2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

Приведено краткое описание географии, климата и растительности Вьетнама.

ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

3.1. Сбор материала. Материалом послужили мелкие млекопитающие и личинки тромбикулид (единственная паразитическая стадия развития краснотелковых клещей), собранные во время экспедиций во Вьетнам как лично автором, так и его коллегами. Животных отлавливали в антропогенных (на полях, рисовых чеках, вблизи построек, на приусадебных участках и в домах) и в природных биотопах (в тропическом лесу). Для сбора животных в природе использовали стандартные методы (ловушки-живоловки). Всех животных взвешивали и измеряли по стандартной методике, записывали пол и возраст. Личинок тромбикулид собирали со всех участков тела животных, отрезая фрагмент кожи с прикрепленными клещами или собирая неприкрепленных личинок кисточкой или тонкой иглой. Тромбикулид фиксировали в 80% растворе этилового спирта. Клещи были также собраны с мелких млекопитающих из спиртовых коллекций Зоологического музея МГУ имени М.В. Ломоносова (1978–2015 гг.) и А.Е. Балакирева, как депонированных в фондах музея, так и переданных лично (2011–2016 гг.) (рис. 1). Всего было осмотрено 1239 животных 59 видов (отряды Rodentia, Scandentia и Eulipotyphla), собрано более 20 000 клещей.

Для изучения зараженности животных *O. tsutsugamushi* их вскрывали стерильными инструментами. Материал (фрагменты органов – легкие, селезенка, печень, почки, иногда головной мозг) фиксировали в 70% этаноле. Фрагменты органов каждого животного (кроме головного мозга) помещали в одну пробирку (503 пробы).

3.2. Идентификация тромбикулид. Всего было определено 4703 личинок тромбикулид. Для определения вида изготавливали постоянные препараты клещей в жидкости Фора-Берлезе по стандартной методике. Материал изучали под микроскопом «Микромед-3 Professional» с фазово-контрастным устройством, а также при помощи подсоединенной к микроскопу камеры ToprCam TP705100A. Промеры личинок выполняли с помощью окуляр-микрометра или на снимках в откалиброванной программе ToprView или ImageJ (Schindelin et al., 2012). При определении видов применяли набор

стандартных промеров и признаков (Goff et al., 1982; Кудряшова, 1998; Stekolnikov, 2013). Для определения родов и видов в основном использовали данные из первоописаний видов и родовых ревизий (Шлугер и др., 1960а,б,в, 1961, 1963, Hadi, Carney, 1977 и др.), а также монографии (Кудряшова, 1998; Stekolnikov, 2013; Vercammen-Grandjean, 1965; Châu et al., 2007; Traub, Evans, 1957 и др.).

При подготовке переписаний 18 видов использовали материал из коллекции Зоологического музея МГУ. Для выполнения рисунков и фотографий использовали рисовальный аппарат и микроскоп Leica DM2500 и цифровую камеру Leica DMC 4500. Эту часть работы проводили в лаборатории паразитологии Зоологического института РАН совместно с А.А. Стекольниковым.

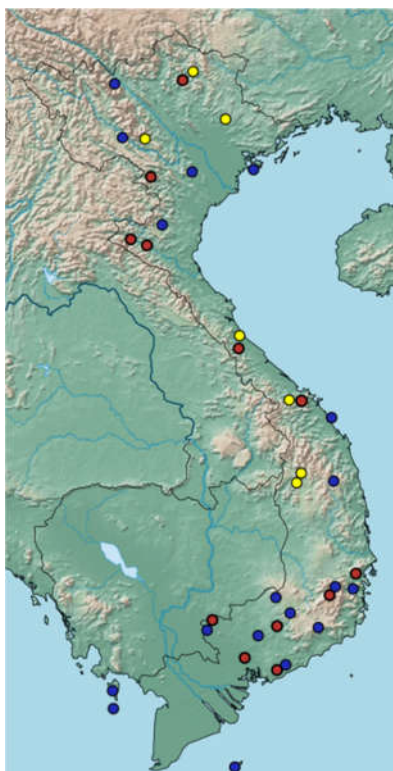


Рисунок 1. Места сбора мелких млекопитающих и тромбикулид во Вьетнаме:

- – экспедиции
- – коллекция Зоологического музея МГУ
- – экспедиции А.Е. Балакирева

3.3. Молекулярная диагностика тромбикулид: анализ опубликованных данных. В анализ было включено 143 последовательности гена COI, полученных из баз данных и принадлежащих представителям родов *Ascoschoengastia*, *Hirsutiella*, *Leptotrombidium*, *Miyatrombicula*, *Neoschoengastia*, *Neotrombicula* и *Walchia*. В качестве внешней группы были выбраны последовательности клещей *Cyta* sp. (Acariformes, Bdellidae). Последовательности были выравнены с помощью Macse (Ranwez et al., 2011) и Gblocks (Castresana, 2000). Расчет деревьев методом присоединения соседей (NJ, Neighbor-Joining) проводили в MEGA 7.0.25 (Kumar et al., 2016), максимального правдоподобия (ML, Maximum-Likelihood) – в PhyML (Guindon et al., 2010). Для построения ML дерева использовали модель GTR+I+G (General Time-Reversible, Gamma-distances with 4 rates, invariable sites) (Tavaré, 1986), выбранную при помощи SMS (Lefort et al., 2017). Дерево NJ было основано на матрице дистанций, построенной методом Кимуры (K2P) (Kimura, 1980) с одинаковой скоростью замен. Байесовское дерево строили в программе MrBayes 3.2.6 (Ronquist et al., 2012). Модели для построения байесовского дерева определяли в программе MrBayes с помощью параметров $nst=mixed$, $rates=gamma$. Чтобы оценить

разницу между внутривидовой и межвидовой изменчивостью, нуклеотидные последовательности видов рода *Leptotrombidium* были проанализированы с помощью метода ASAP (Puillandre et al., 2012) с предустановленными параметрами и методом подсчета дистанций K2P.

3.4. Анализ зараженности животных клещами. Анализ данных был проведен в среде программирования R (R Core Team, 2021) и в программе Quantitative Parasitology (QPweb) (Reiczigel et al., 2019). Оценивали встречаемость, индекс обилия, интенсивность инвазии и медиану числа клещей у мелких млекопитающих (Беклемишев, 1961; Bush et al., 1997; Rózsa et al., 2000). Доверительные интервалы для индекса обилия и встречаемости были рассчитаны по методу Блэкера (Blaker, 2000; Klaschka, 2019), для интенсивности инвазии – бутстрэп доверительные интервалы (Rózsa et al., 2000). Анализ фаунистического сходства оценивали при помощи коэффициента Брея-Кертиса (Oksanen et al., 2022).

Для анализа численности и встречаемости клещей на прокормителях использовали нелинейные регрессионные модели (frequentist/Bayesian generalized linear mixed-effect models, GLMM) зависимости численности и встречаемости клещей от разных факторов, в том числе параметры тела хозяина (вид, пол, возраст, длина или вес), образ жизни каждого из видов животных (наземный/древесный, синантропность, обитание на полях или в затененных биотопах). Для полученных нами данных (численность) оптимальным распределением оказалось негативное биномиальное. Анализ встречаемости клещей проводили при помощи логистической регрессии.

Оценивали, какую долю девианса (мера отклонения предсказанных данных от наблюдений) объясняет каждая из этих моделей по сравнению с «нулевой» моделью (включающей только случайные эффекты): тест хи-квадрат использовался для оценки вклада изучаемых факторов в снижение ошибки модели; АIC (информационный критерий Акаике) использовали для того, чтобы выбрать те модели, в которых за счет существенного усложнения достигается незначительный прирост в объясняющей способности. Далее проверяли статистическую значимость коэффициентов модели. Для непрерывных признаков использовали тест Вальда. Для дискретных признаков анализировали значимость различия между группами (уровнями признака, например, вид хозяина) при помощи сравнения предсказанных средних значений (estimated marginal means) численности/встречаемости (поправка Шидака). Сравнение возрастных групп для каждого из видов проводили при помощи теста Вилкоксона с поправкой Холма. Анализ фаунистического сходства оценивали при помощи коэффициента Брея–Кертиса (один из вариантов индекса Чекановского–Серенсена) (Oksanen et al., 2022). Анализ биотопической приуроченности проводили по формуле, предложенной Ю.Н. Песенко (1982).

3.5. Исследование позвоночных и клещей на наличие *O. tsutsugamushi* проводили на базе ЦНИИ Эпидемиологии Роспотребнадзора под руководством Л.С. Карань. На наличие ДНК риккетсии были проанализированы фрагменты тканей мелких млекопитающих, отловленных во время экспедиций 2011–2017 гг. (503 животных), а также, личинки тромбикулид, собранные с этих животных. В дополнение были изучены тромбикулиды, собранные с тушек из спиртовых коллекций Зоологического музея МГУ (137 проб). Пробоподготовку, выделение ДНК, ПЦР проводили согласно стандартным методикам. Исследовали фрагменты генов 16S rRNA (ПЦР в режиме реального времени) и *56kDa tsa* (нестед-ПЦР, секвенирование). Анализ

хроматограмм проводили с помощью программы SeqMan 6.0. Выравнивание нуклеотидных последовательностей *O. tsutsugamushi* проводили в Mafft-online, затем после удаления слишком коротких последовательностей – в MACSE. После этого готовое выравнивание анализировали при помощи алгоритма Maximum-Likelihood в PhyML 3.0.

ГЛАВА 4. ФАУНА И ДИАГНОСТИКА ТРОМБИКУЛИД ВЬЕТНАМА

4.1. Таксономический состав фауны тромбикулид, паразитирующих на мелких млекопитающих (Rodentia, Scandentia, Eulipotyphla) во Вьетнаме. Во Вьетнаме обитает 106–112 видов мелких млекопитающих (Кузнецов, 2006; Abramov et al., 2013; Upham, 2021), из них 59 видов были обследованы на наличие тромбикулид. Обнаружено 83 вида тромбикулид из 16 родов трех подсемейств, паразитирующих на мелких млекопитающих из отрядов Scandentia, Rodentia и Eulipotyphla.

Дополненный нами список видов тромбикулид, паразитирующих на позвоночных животных во Вьетнаме, насчитывает 148 видов, из них на мелких млекопитающих – 132 вида (Шлугер и др., 1960а,б,в, 1961, 1963; Hadi, Carney, 1977; Chau, 2005; Châu et al., 2007; Stekolnikov, 2013, 2021; Kaluz et al., 2016). Список видов тромбикулид дополнен 44 новыми для Вьетнама видами, что составляет 33% от общего списка. Фаунистический список тромбикулид Юго-Восточной Азии увеличен на 23 вида. Предположительно, среди идентифицированных нами тромбикулид (в родах *Leptotrombidium*, *Trombiculindus* и *Gahrliepia*) есть четыре вида, новых для науки. Полученные нами данные позволяют расширить представления об ареалах отдельных видов тромбикулид и круге хозяев, на которых они паразитируют. Для 48 видов тромбикулид расширен список прокормителей.

4.2. Видовое разнообразие тромбикулид Вьетнама. Наиболее богато видами подсемейство Trombiculinae (100 видов), в котором больше всего видов относится к роду *Leptotrombidium* (31 вид). В подсемействе Gahrliepiinae (32 вида) выделяется род *Walchia* (14 видов). Подсемейство Leeuwenhoekiiinae представлено одним видом. Роды *Leptotrombidium* и *Walchia* наиболее разнообразны именно в ориентальной области (Stekolnikov, 2021).

Сравнительный анализ распределения видов тромбикулид по территории Вьетнама показывает, что четкого выделения северного и южного фаунистических комплексов не наблюдается, что может быть частично связано с неоднородностью выборок животных-прокормителей.

4.3. Видовая идентификация тромбикулид. В процессе работы над материалом, было обнаружено, что виды, описанные Е.Г. Шлугер в 1960-х годах (из материалов, собранных И.М. Гроховской в Северном Вьетнаме), сложно идентифицировать из-за неполноты описаний (Шлугер и др., 1960а,б,в, 1961, 1963). Мы изучили сборы И.М. Гроховской, хранящиеся в коллекции Зоологического музея МГУ, в том числе выделенные Н.И. Кудряшовой лектотипы (Кудряшова, 2004), а также свой экспедиционный материал. В результате были составлены переописания 18 видов тромбикулид из родов *Cheladonta*, *Doloisia*, *Gahrliepia*, *Leptotrombidium*, *Lorillatum*, *Microtrombicula*, *Schoutedenichia*, *Traubacarus* и *Trombiculindus* (Antonovskaia, Stekolnikov, 2021; Stekolnikov, Antonovskaia, 2021).

Определение тромбикулид основано на большом числе используемых признаков, многие из которых – морфометрические. Зачастую полный набор морфологических признаков не позволяет однозначно определить вид личинок (Zajkowska, Małkol, 2022). В

связи с этим нами проанализированы нуклеотидные последовательности тромбикулид в базе данных Nucleotide (NCBI, <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucscore>), чтобы оценить возможность использования молекулярных признаков для определения клещей. Интерес исследователей к тромбикулидам увеличивается, о чем свидетельствует резкий рост объема базы данных нуклеотидных последовательностей (октябрь 2017 г. – 118 последовательностей, январь 2022 г. – 10 221). Основная масса последовательностей принадлежит виду *Leptotrombidium deliense* (9918 записей), и среди них более 97% – это фрагменты полного генома (scaffolds). На все остальные виды тромбикулид приходится 275 записей (январь 2022 г.). Число таксонов тромбикулид в базе данных NCBI составляет порядка 50 видов, из них в ориентальной области и на территории Юго-Восточной Азии встречается 19 видов. Объем накопленных данных очевидно недостаточен.

Большинство представленных нуклеотидных последовательностей тромбикулид – фрагменты гена *COI*. Сравнение этих последовательностей показало наличие делеции размером в две аминокислоты у видов рода *Leptotrombidium* и вариабельного участка у других видов (ClustalW, Macse и Gblocks). Анализ всех последовательностей тромбикулид байесовским методом показал, что они разделяются на две группы: с делецией и без.

Вставки и делеции в разных сайтах баркодингового участка *COI* нечасто встречаются у животных, но известны у тромбидиформных клещей (Acariiformes, Trombidiformes), что связывают с разнообразием их жизненных стратегий и морфологии (Young, Hebert, 2015).

На дендрограммах, построенных на основании участка *COI*, поддержки коротких ветвей (последовательностей одного вида), полученные при построении ML и байесовского дерева, не всегда высокие (Антоновская, 2018), что может объясняться разными причинами, например, недостатком данных, различиями в темпах эволюции данного участка генома у разных родов тромбикулид и т.д. Ни один метод (Neighbour-joining (NJ), Maximum Likelihood (ML), байесовские деревья (JK, GTR, mixed)) не дает адекватной поддержки глубоких ветвей. Однозначно можно судить только о разделении всех известных последовательностей тромбикулид на две группы: виды рода *Leptotrombidium* и все остальные. При этом роды из разных подсемейств попадают в одну кладу (например, *Neotrombicula* и *Ascoschoengastia*).

Анализ последовательностей гена *COI* видов рода *Leptotrombidium* методом ASAP показывает, что дистанции не перекрываются (наблюдается «barcoding gap») (рис. 2). Рассчитанный при помощи алгоритма ASAP пороговый уровень различий (threshold) составляет для *Leptotrombidium* – 7,8% (asap score = 1,5; P = 0,0002; W = 0,002), для *Walchia* – 2,5% (asap score = 2,5; P = 0,0609; W = 0,01), и наибольший – для *Neotrombicula* – 13% (asap score = 3; P = 0,0022; W = 0,01). Рассчитанный уровень различий между внутривидовой и межвидовой изменчивостью для *Leptotrombidium* составляет 5–12%, для *Walchia* – 4–9%, для *Neotrombicula* – 3–23%, что сопоставимо с другими представителями Parasitengonina, в частности с клещами фаланги Hydrachnidia (4–16%) (Pešić et al., 2017). Участок *COI* может быть использован в качестве молекулярного признака при определении видов тромбикулид, однако точность этого инструмента пока не определена.

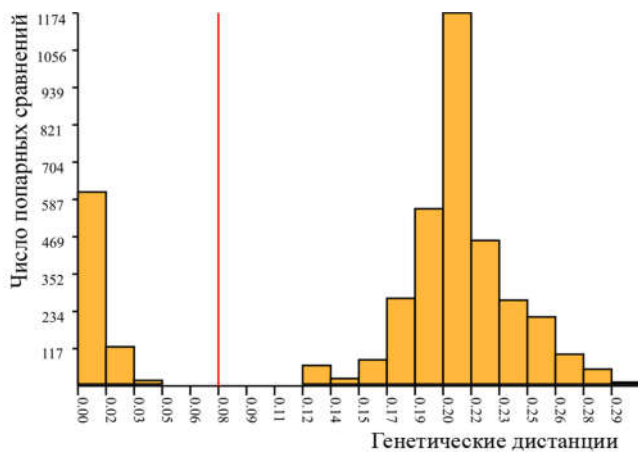


Рисунок 2. Распределение попарных генетических дистанций (K2P) для последовательностей COI тромбикулид рода *Leptotrombidium*. Виден «barcoding gap» – разрыв между внутривидовыми и межвидовыми генетическими расстояниями. Красной линией отмечен пороговый уровень различий (threshold). По оси X отложены генетические дистанции между последовательностями. По оси Y – число пар образцов (нуклеотидных последовательностей тромбикулид).

ГЛАВА 5. ПАРАЗИТО-ХОЗЯИНСКИЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ТРОМБИКУЛИД И МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

5.1. Зараженность тромбикулидами мелких млекопитающих. В сборах преобладали лесные виды грызунов *Rattus andamanensis* (14%), *Maxomys surifer* (9%), *Niviventer huang* (6%), а также синантропные виды *Rattus exulans* (9%) и *Rattus tanezumi* (6%). При этом видовой состав и разнообразие отловленных мелких млекопитающих различались в разных местах сбора.

Всего доля мелких млекопитающих, зараженных тромбикулидами, составила 68% (824/1219 особей). Общая численность клещей на животных, собранных в экспедициях, была относительно высокой: индекс обилия (ИО) – 38,8; интенсивность инвазии (ИИ) – 53,9, встречаемость – 72% (621/863). В целом встречаемость тромбикулид сопоставима с таковой в Таиланде (77%) (Wulandhari et al., 2021). Встречаемость и численность клещей на животных из коллекций Зоологического музея МГУ и А.Е. Балакирева была несколько ниже (56–58%, ИИ – 34–47). Тромбикулиды были обнаружены на большинстве видов мелких млекопитающих (48/59). Исключение составили 11 видов, представленные в сборах в основном единичными особями. Можно предположить, что во Вьетнаме тромбикулиды способны паразитировать практически на всех видах мелких млекопитающих.

Встречаемость клещей на разных видах хозяев была в целом высокой, 69–98%. Чаще всего личинками краснотелок были заражены: *Bandicota savilei*, *Leopoldamys revertens*, *Maxomys surifer*, *Rattus andamanensis* и *Rattus tanezumi* для которых встречаемость тромбикулид составила более 90% (табл. 1). Низкую встречаемость личинок наблюдали у *Rattus exulans* (8%) и у *Rattus norvegicus* (36%). Оба этих вида – синантропные и обитают преимущественно вблизи жилых построек и внутри них.

Число личинок тромбикулид на животных варьировало в широких пределах – от единичных до нескольких сотен особей. Наиболее высокая заражённость личинками тромбикулид наблюдалась у *Tonkinomys daovantieni* (ИО 192,5, ИИ 256,7), но число животных в выборке было невелико. Из наиболее часто встречающихся в сборах мелких млекопитающих максимальное обилие клещей было отмечено на *L. revertens* (ИО 108,0, ИИ 108,3). Низкое обилие клещей было отмечено на видах рода *Niviventer* – небольших крысах, в основном ведущих полудревесный образ жизни.

Таблица 1. Встречаемость тромбикюлид и интенсивность инвазии (ИИ) преобладающих в сборах мелких млекопитающих (n > 20)

Вид хозяина	Встречаемость, %	95% CI	ИИ, Среднее	95% CI	ИИ, Медиана	95% CI
<i>Bandicota indica</i>	74 (17/23)	[52;88]	85,4	[51,9;126,1]	48	[8;127]
<i>Bandicota savilei</i>	90 (28/31)	[75;97]	56,1	[39,0;77,4]	33	[19;80]
<i>Leopoldamys revertens</i>	97 (37/38)	[86;100]	108,3	[73,8;162,2]	50	[22;66]
<i>Maxomys surifer</i>	98 (78/80)	[92;100]	17,1	[13,8;21,7]	12,5	[7,5;18]
<i>Niviventer fulvescens</i>	80 (16/20)	[58;93]	21,8	[12,1;40,0]	10	[3;23]
<i>Niviventer huang</i>	69 (38/55)	[56;80]	12,1	[8,1;18,3]	4	[2;8,5]
<i>Rattus andamanensis</i>	96 (142/148)	[91;98]	73,1	[59,7;90,6]	38,5	[25,5;50,5]
<i>Rattus exulans</i>	8 (7/92)	[3;15]	38,4	[10,0;82,3]	15	[2;92]
<i>Rattus norvegicus</i>	36 (12/33)	[21;55]	28,3	[16,3;49,8]	23	[5;30]
<i>Rattus tanezumi</i>	92 (47/51)	[82;97]	67,7	[48,2;98,1]	37	[11;51]
<i>Rattus type IV</i>	83 (44/53)	[71;91]	26,4	[20,2;34,4]	22,5	[12,5;29,5]
<i>Suncus murinus</i>	0 (0/21)	–	0	–	0	–
<i>Tupaia belangeri</i>	83 (19/23)	[61;94]	44	[20,2;111,5]	10	[4;30]

Примечание. Доверительные интервалы для встречаемости рассчитаны методом Блекера (Blaker's 95% CI), для интенсивности инвазии – методом бутстрэп (bootstrap 95% CI).

5.2. Локализация тромбикюлид на хозяине. У большинства видов мелких млекопитающих клещи локализуются на ушных раковинах. При этом отдельные особи могут встречаться на носу или в анально-генитальной области. Исключение составляют гигантские древесные крысы из рода *Leopoldamys*, у которых клещи приблизительно поровну распределяются между ушной и анально-генитальной областью животного. Кроме того, у белок *Callosciurus inornatus* и тупай *Tupaia belangeri* более половины клещей сосредоточены в анально-генитальной области. Связана ли такая локализация клещей у древесных видов мелких млекопитающих с их образом жизни – вопрос, требующий отдельного внимания. Вид *Doliosia brachypus* встречается только у носовых проходов, что позволяет предположить возможность питания этого вида клещей в носовых полостях животных, что характерно для большинства представителей этого рода (Domrow, Nadchatram, 1962). Некоторые виды (*A. indica*, *W. kritochaeta*, *W. micropelta*) питаются в подавляющем большинстве случаев на ушах, крайне редко встречаясь в передней части морды зверьков. Такие виды как *G. mirabilis*, *L. alopeciatum* могут присасываться на животном на различных участках тела (ушные раковины, генитальная область, живот, хвост). В генитальной области, а также на хвосте животных, чаще встречаются виды рода *Trombiculindus*, *G. mirabilis*, *L. alopeciatum*.

Анализ локализации тромбикюлид на разных видах прокормителей позволил нам выделить 9 видов клещей, которые встречаются на различных участках тела мелких млекопитающих. Можно предположить, что у них формируются стилостомы интраэпидермального или смешанного типа (Hase et al., 1978; Шатров, 2000), которые проникают в дерму хозяина. Однако эта гипотеза нуждается в дальнейших исследованиях.

5.3. Паразито-хозяинные связи тромбикюлид и мелких млекопитающих. Больше всего видов клещей (23) обнаружено на *Rattus type IV*, синантропном виде, входящем в так называемую группу *Rattus rattus*, объединяющую трудно различимые виды (*R. rattus*, *tanezumi*, *losea*, *osgoodi*, *type IV*), которые способны гибридизоваться между собой (Pagès et al., 2013). Возможно, с этим связано разнообразие мест обитания

Rattus type IV и, соответственно, большое число видов паразитирующих клещей. Меньшее число видов тромбикулид, порядка 10–15, обнаружено на мелких млекопитающих из различных родов и с различной экологией: на лесных видах (*Niviventer huang*, *Maxomys surifer*), обитающих на полях (*Berylmys berdmorei*, *Bandicota indica*) и вблизи жилых построек (*Rattus norvegicus*). Число обнаруженных видов клещей напрямую не зависело от размера выборки животных. С наибольшим числом видов животных (более 15 видов) были связаны виды *Leptotrombidium deliense*, *Gahrlipeia mirabilis*, *Walchia lupella*.

В пределах рода *Leptotrombidium* наиболее широкими паразитарными связями обладает вид *L. deliense* – основной переносчик возбудителя лихорадки цуцугамуши. Он паразитирует на широком круге хозяев в разнообразных биотопах, но наиболее высокой численности достигает на крысах рода *Rattus*. Среди тромбикулид, встречающихся на нескольких видах животных, можно выделить виды, связанные преимущественно с лесными мелкими млекопитающими: *Leptotrombidium alopeciatum*, специфичный для крыс из рода *Niviventer*, *L. arvinum*, встречавшийся преимущественно на белках *Callosciurus*, а также полигостальный вид *L. imphalum*, встречающийся на животных из различных экологических групп. В целом для этого рода характерны более широкие связи с разными видами хозяев, чем для представителей других родов.

В отличие от рода *Leptotrombidium*, представители которого часто встречались на синантропных крысах рода *Rattus*, можно предполагать, что виды из рода *Walchia* – преимущественно лесные, за исключением полигостальных видов *W. lupella* и *W. isonychia*, встречавшихся также на бандикотах (*Bandicota indica*, *B. savilei*) и белозубых крысах (*Berylmys berdmorei*, *B. bowersi*), которые нередко обитают в открытых биотопах. Вид *W. kritochaeta* встречается в основном на рыжей колючей крысе (*Maxomys surifer*), но также способен паразитировать на других лесных видах мелких млекопитающих, и реже – на синантропных крысах рода *Rattus*.

Среди представителей рода *Gahrlipeia* выделялся один полигостальный вид *G. mirabilis*. Остальные виды рода были достаточно редкими в сборах и встречались только на лесных животных. Интересно, что виды этого рода часто были найдены на бамбуковых крысах (*Rhizomys*), ведущих преимущественно подземный образ жизни.

Среди других тромбикулид можно выделить полигостальные виды из рода *Ascoschoengastia*, а также комплекс видов из родов *Doloisia*, *Eutrombicula*, *Cheladonta*, *Walchiella*, связанных преимущественно с *Maxomys surifer*.

На одном животном одновременно могут паразитировать от одного до восьми видов тромбикулид, в среднем два вида. Наиболее разнообразные сообщества связаны с *Leopoldamys herberti* (8 видов) и *Berylmys berdmorei* (7 видов).

5.4. Структура комплексов тромбикулид мелких млекопитающих. В сборах преобладали *Leptotrombidium deliense*, *Walchia lupella*, *Walchia kritochaeta*, *Walchia micropelta*, *Gahrlipeia mirabilis*, *Ascoschoengastia indica*, *Leptotrombidium* cf. *alopeciatum*.

Комплексы тромбикулид связанных с одним видом хозяина, были полидоминантными. В большинстве мест сбора на мелких млекопитающих преобладали виды рода *Walchia*. В разных точках сбора структура комплексов тромбикулид, связанных с одним видом хозяина, различалась. Например, на индийской бандикоте (*B. indica*) в южной части Вьетнама (Tay Ninh, Ba Ria-Vung Tau) преимущественно паразитировали представители двух видов *L. deliense* и *W. lupella*. В центральном Вьетнаме (Quang Binh)

таксоценоз дополнился другими видами рода *Walchia*, при этом на лесных не синантропных крысах *R. andamanensis* были отмечены совсем другие доминанты.

ГЛАВА 6. БИОТОПИЧЕСКАЯ ПРИУРОЧЕННОСТЬ, ЧИСЛЕННОСТЬ И ВСТРЕЧАЕМОСТЬ ТРОМБИКУЛИД

6.1. Биотопическая приуроченность тромбикулид. Наибольшие показатели встречаемости клещей на грызунах были выявлены в агроценозах (82,9%) и лесных биотопах (88,9%). Статистических различий между этими показателями не выявлено ($\chi^2 = 0,7$, $p = 0,05$). Встречаемость тромбикулид в этих биотопах превосходила таковую в жилых постройках и на приусадебных участках ($\chi^2 = 47,1$ и $\chi^2 = 68,0$, $p = 0,05$).

В агроценозах удельное обилие видов *L. deliense* и *W. lupella* на животных составляло более 35%. В меньшем количестве были представлены *A. indica* (12%) и *W. micropelta* (8%). На приусадебных участках и в жилых постройках эудоминантом была *W. lupella* (30–33%), *A. indica*, *A. audyi*, *L. deliense* составляли более 10%, *A. rolius* и *A. lorius* – от 5 до 10%. В лесных биотопах ядро комплекса тромбикулид составляли *W. lupella* (35%), *W. kritochaeta* (20%), *W. micropelta* (23%). В целом по видовому составу наиболее близки комплексы тромбикулид грызунов, отловленных в агроценозах и в жилых постройках с прилегающей территорией.

Индекс приуроченности к биотопу для *L. deliense* достигал максимального значения в агроценозах. Возможно, именно такие условия для этого вида тромбикулид являются оптимальными. С другой стороны, бандикота *B. savilei* являлась наиболее часто встречающимся на полях видом мелких млекопитающих на юге и в центральном Вьетнаме, поэтому довольно сложно в данном случае сказать, что является определяющим фактором: высокая встречаемость оптимального хозяина или микроклиматические условия сельскохозяйственных угодий.

W. kritochaeta и *W. disparunguis* встречаются только в лесных биотопах. Для *W. kritochaeta* сложно провести грань между биотопической и хозяйинной приуроченностью. Рыжая колючая крыса *M. surifer* – фоновый вид наземных обитателей равнинных лесов южного и центрального Вьетнама. В связи с этим *M. surifer* можно выделить в качестве предпочитаемого хозяина, в силу того что он достигает максимальной численности и плотности популяции именно в лесах. Вероятная биотопическая приуроченность *W. kritochaeta* может быть обусловлена микроклиматическими условиями равнинных лесов, которые благоприятны для непаразитических стадий этого вида. К лесным участкам тяготеет также *W. micropelta*. Однако последний вид обнаруживали в других биотопах: встречаемость *W. micropelta* на бирманской бандикоте (поля) и рыжей колючей крысе (лес) были сопоставимы. Исходя из этих данных, можно предположить, что *W. micropelta* обладает экологической пластичностью, успешно заселяя и открытые агроценозы, и лесные биотопы, но для подтверждения этой гипотезы нужны дополнительные данные. *A. indica* встречалась в основном на полях и вблизи домов, где достигала сравнительно высокой численности. *A. audyi* и *A. rolius* были приурочены к придомовым территориям.

Таким образом, среди обнаруженных нами видов краснотелок можно выделить как виды с широкой экологической пластичностью, способные успешно заселять различные биотопы (*A. indica*, *W. micropelta*, *W. lupella*, *L. deliense*), так и виды, приуроченные к

определёнными местообитаниям (например, *W. disparunguis*, *W. kritochaeta* – к лесным). Биотопическая приуроченность редких видов требует дальнейших исследований.

6.2. Влияние различных факторов на численность и встречаемость тромбикулид. Мы не обнаружили различий во встречаемости тромбикулид на мелких млекопитающих, за исключением провинции Khanh Hoa (рис. 3). Низкая встречаемость клещей на млекопитающих в этой точке сбора может быть связана с преобладанием в сборах синантропных млекопитающих из антропогенных биотопов (приусадебных участков). Численность клещей на животных (интенсивность инвазии) была неодинаковой в разных точках сбора. Можно выделить группы точек с наиболее высокой (север страны: Thanh Hoa, Tuyen Quang, Nghe An) и низкой интенсивностью инвазии (юг страны: Lam Dong, Dong Nai, Khanh Hoa) (рис. 3). Эти различия могут быть обусловлены видовым разнообразием хозяев (12–18 видов на севере страны, 3–5 на юге). Например, для провинций, в которых у животных наблюдали высокую интенсивность инвазии, характерно высокое видовое богатство сообществ хозяев и одновременно высокая встречаемость крыс *R. andamanensis* – вида с широкой экологической пластичностью. Известно, что численность этих крыс повышается с ростом неоднородности среды обитания (Wilson et al., 2017).



Рисунок 3. Зараженность животных тромбикулидами: а – доля животных, зараженных личинками тромбикулид, б – обилие клещей, собранных на хозяевах в разных провинциях Вьетнама: предсказанные значения обобщенной линейной модели (emmean: GLM). По оси x – логарифм числа клещей; стрелки – визуализация попарных сравнений значений. Прямоугольники обозначают байесовские доверительные интервалы.

Какими факторами могут быть обусловлены наблюдаемые различия в интенсивности инвазии и встречаемости тромбикулид на хозяевах? Мы использовали весь набор данных (собственные сборы, экспедиции А.Е. Балакирева, коллекция ЗМ МГУ) чтобы изучить влияние некоторых факторов среды на численность и встречаемость клещей. Для анализа использовали обобщенные линейные модели (GLMM). В эти модели мы включили вид хозяина как случайный эффект, чтобы отделить его влияние на наши данные от других параметров.

Включение сезона сбора, точки сбора и года в модель повышало ее объяснительную способность (табл. 2). Наиболее сильное влияние на обилие тромбикулид

оказывала точка сбора, на встречаемость – сезон сбора. Встречаемость была выше в сухой сезон. При совместной проверке факторов включение сезона сбора, месяца сбора в модель повышало ее объяснительную способность по сравнению с другими факторами (табл. 3).

Таблица 2. Обобщенные линейные модели зависимости встречаемости и обилия клещей на мелких млекопитающих от разных факторов

Параметр	ΔAIC	p_{χ^2}	ΔAIC	p_{χ^2}
Сезон	24,21	<0,001	17,8	<0,001
Точка сбора	10,45	<0,001	84	<0,001
Провинция	12,11	<0,001	81,3	<0,001
Год сбора	14,95	<0,001	36,3	<0,001
Зависимая переменная:	Встречаемость		Обилие	

Примечание. ΔAIC – информационный критерий Акаике, p_{χ^2} – р уровень значимости для теста χ^2 для оценки, отлична ли от нуля доля девианса, связанного с параметром.

Таблица 3. Обобщенные линейные модели зависимости встречаемости и обилия клещей на мелких млекопитающих от совместного влияния факторов

Переменные	Встречаемость		Обилие	
	AIC	p_{χ^2}	AIC	p_{χ^2}
вид хозяина	466,99	–	4952,2	–
+ (1 год)	451,52	<0,001	4915,9	<0,001
+ (1 провинция)	454,88	<0,001	4870,9	<0,001
+ (1 год) + (1 провинция)	456,88	1	4870,2	0,103
+ (1 год) + (1 провинция) + (1 локалитет)	458,88	1	4871,8	0,501
+ (1 год) + (1 провинция) + (1 локалитет) + (1 сезон)	447,15	<0,001	4868,4	0,020
+ (1 год) + (1 провинция) + (1 локалитет) + (1 месяц)	456,12	0,029	4873,5	0,636

Примечание. ΔAIC – информационный критерий Акаике, p_{χ^2} – р уровень значимости для теста χ^2 для оценки, отлична ли от нуля доля девианса, связанного с параметром. В скобках указаны случайные эффекты (например, «(1 | год)»).

Мы проверили, может ли влиять разное происхождение данных (собственные сборы, экспедиции А.Е. Балакирева, сборы ЗМ МГУ) на результаты анализа (переменная «сборщик»). Добавление переменной «сборщик» в модель, предсказывающую обилие не повышало объяснительную способность модели ($p_{\chi^2} = 0,1924$, $\Delta AIC = -0,3$). В модели, предсказывающей встречаемость, при добавлении переменной «сборщик» предсказательная способность модели повышалась ($p_{\chi^2} = 0,0003$, $\Delta AIC = 11,3$), так как встречаемость клещей на животных в экспедиционных сборах была немного выше по сравнению с музейными сборами. Но добавление этой переменной в модель с несколькими предикторами не уменьшало ошибки модели. Из этого следует, что при фиксации животных в спирте на длительное время не происходит существенной потери клещей, остающихся прикрепленными к прокормителю, поэтому их можно использовать при количественном анализе.

6.3. Влияние хозяина на численность и встречаемость тромбикулид. Вид хозяина вносит существенный вклад в уменьшении ошибок предсказания модели

(объяснение девианса) как с численностью ($p_{\chi^2} = 2,2 \cdot 10^{-16}$, $\Delta AIC = 143,9$), так и со встречаемостью тромбикулид ($p_{\chi^2} = 3,958 \cdot 10^{-15}$, $\Delta AIC = 62,2$).

Анализ различий во встречаемости и обилии клещей был проведен на примере наиболее часто встречающихся в сборах видах хозяев (рис. 4). В целом встречаемость клещей на разных видах мелких млекопитающих была сопоставима. Исключение составили крысы *R. norvegicus* и *R. exulans*. По-видимому, низкая зараженность этих видов грызунов связана с их синантропностью, поскольку они обитают в основном в жилых помещениях и на прилегающей территории. Анализ численности клещей на животных дает более сложную картину. Однозначно можно говорить об отличии численности тромбикулид у видов из родов *Niviventer*, *Maxomys* от *Leopoldamys revertens*, *R. andamanensis*, *R. tanezumi*. Это может быть связано со сложным комплексом факторов таких как размер, образ жизни, биотопическая приуроченность животных.

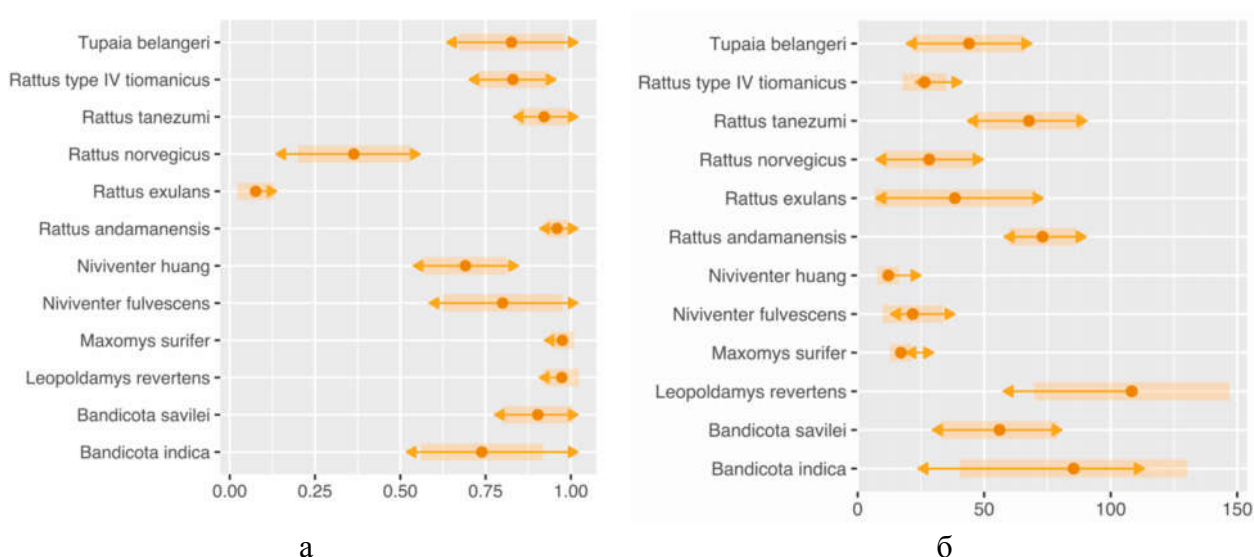


Рисунок 4. Встречаемость (а) и численность (б) тромбикулид на мелких млекопитающих Вьетнама: стрелки – визуализация попарных сравнений значений; прямоугольники – байесовские доверительные интервалы.

Между популяциями хозяев есть различия в численности клещей, но нет различий в их встречаемости. Например, интенсивность инвазии и обилие клещей на *R. andamanensis* отличались в провинции Lam Dong по сравнению с провинциями Nghe An, Thanh Hoa, Tuyen Quang ($p = 0,012$). В провинциях Nghe An и Thua Thien-Hue интенсивность инвазии *Tupaia belangeri* различалась ($p = 0,038$). По индексам обилия выявлены различия между популяциями *R. exulans* в соседних провинциях Khan Hoa и Tay Ninh, Ba Ria-Vung Tau ($p = 0,001$). Также по интенсивности инвазии клещами рыжей колючей крысы *M. surifer* обнаружены различия для зверьков, собранных в разные годы в одной точке (Ba Ria-Vung Tau, 2011 и 2014, $p = 0,012$).

Для оценки влияния параметров тела хозяина и его поведения на численность и встречаемость клещей были построены простые модели. В каждой из моделей в качестве зависимой переменной была численность (или встречаемость) клещей, независимыми переменными были факторы, влияние которых мы хотели исследовать (пол, возраст, вес, длина тела животного и др.). В эти модели мы включили также случайные факторы (год,

место сбора), чтобы учесть их влияние. Каждую из простых моделей мы сравнивали с нулевой моделью, которая включала только случайные факторы.

Возраст и пол хозяина. Сравнение зараженности клещами животных из разных возрастных групп проводили при помощи обобщенных линейных моделей. Значимых различий между предсказанными значениями для каждой возрастной группы животных не выявлено. Добавление такого параметра как возраст хозяина не позволяет статистически значимо уменьшить ошибки предсказания модели (анализ девианса, $p_{\chi^2} = 0,066$). Однако есть незначимая тенденция к увеличению числа клещей с возрастом животного. Сравнение возрастных групп для каждого из видов хозяев при помощи теста Вилкоксона с поправкой Холма также не показало статистически значимых различий.

Влияние пола животного-прокормителя на численность тромбикулид также не было статистически значимым ($p_{\chi^2} = 0,179$) (рис. 5а). Нам также не удалось обнаружить статистически значимые различия в численности клещей у самцов и самок в возрастных группах животных ($p_{\chi^2} = 0,136$) (рис. 5б), а также для каждого вида хозяина (взаимодействие факторов и множественное сравнение предсказаний). Добавление в модель дополнительных факторов (возраст и вид хозяина) не увеличивало объясняющую способность модели. Сравнение самцов и самок для каждого из видов хозяев при помощи теста Вилкоксона с поправкой Холма также не показало статистически значимых различий.

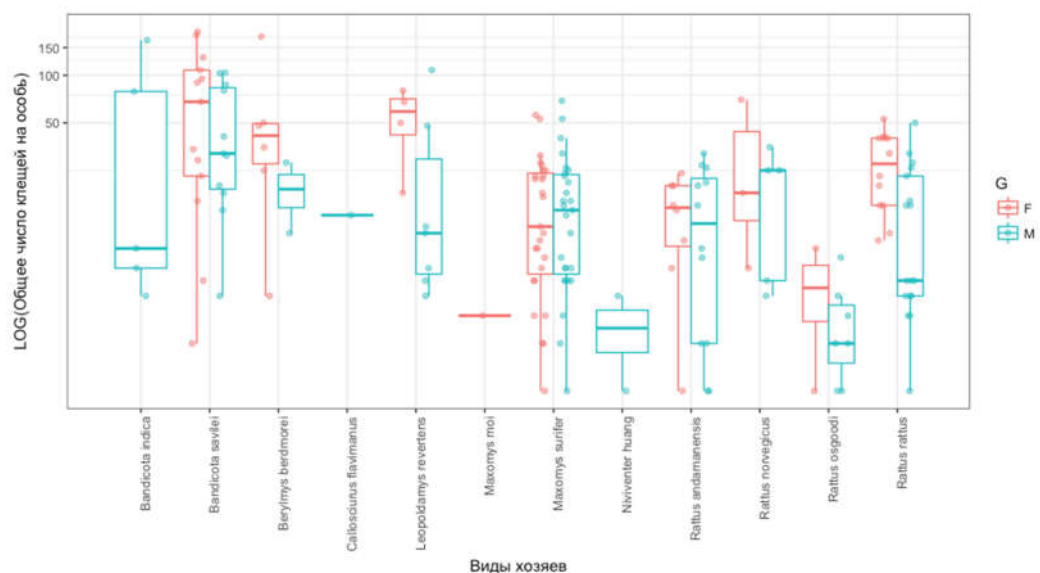
Мы проанализировали влияние разных факторов, связанных с хозяином, на зараженность мелких млекопитающих личинками тромбикулид, используя данные по массовым видам клещей (*Leptotrombidium deliense*, *Walchia lupella*, *Walchia kritochaeta*, *Walchia micropelta*, *Gahrliepia mirabilis*, *Ascoschoengastia indica*, *Leptotrombidium* cf. *alopecciatum*). В целом пол и возраст хозяина не влияют на численность и встречаемость тромбикулид. Исключение составляют единичные виды (табл. 4). Влияние образа жизни показано для всех исследованных видов, вида хозяина – для большинства видов.

Вес и длина тела хозяина. Среди всех параметров, которые статистически значимо уменьшали ошибку модели зависимости обилия тромбикулид от разных факторов, мы выявили только вес ($p_{\chi^2} = 0,007$, $\Delta AIC = 5,3$) и длину тела хозяина ($p_{\chi^2} = 0,003$, $\Delta AIC = 6,8$). При этом модель с независимой переменной (фактором) «длина тела» лучше описывает наши данные, чем модель с фактором «вес» (ошибка, остаточный девианс, первой модели меньше, $p_{\chi^2} < 0,001$). Добавление фактора веса в модель с длиной тела не приводит к уменьшению ошибок модели ($p_{\chi^2} = 0,107$).

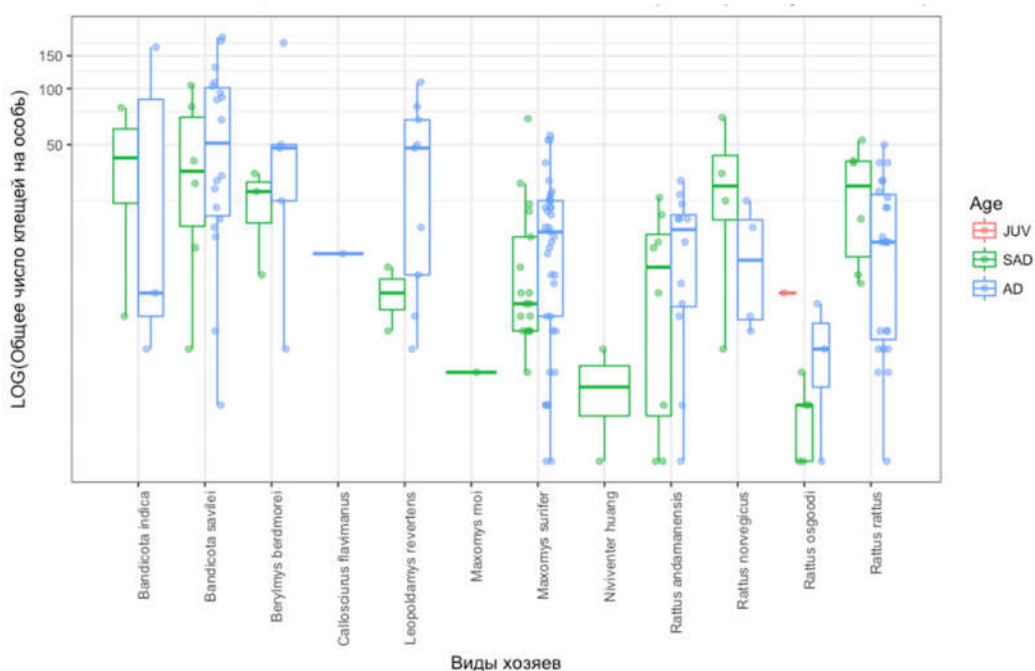
Образ жизни хозяина. Поведение хозяина может влиять на численность и встречаемость тромбикулид. Проверка факторов, связанных с образом жизни хозяина, показала, что после учета всех случайных эффектов (вид хозяина, точка сбора, год сбора), они могут уменьшать ошибки модели. В частности, выявлено влияние факторов древесного или наземного образа жизни ($p_{\chi^2} = 0,0001$, $\Delta AIC = 15,5$) на численность клещей. У животных, ведущих наземный образ жизни, численность клещей была выше, чем у ведущих древесный образ жизни. Добавление параметра синантропности вида в модель с фактором образа жизни не уменьшает ошибки модели ($p_{\chi^2} = 0,262$).

Таблица 4. Обобщенные линейные модели зависимости встречаемости и численности некоторых видов тромбикулид от факторов, связанных с хозяином.

Параметры	ΔAIC	p_{χ²}	ΔAIC	p_{χ²}
Вид хозяина				
<i>Leptotrombidium deliense</i>	37,8	<0,001	–	–
<i>Walchia lupella</i>	94,8	<0,001	92,9	<0,001
<i>Walchia kritochaeta</i>	112,4	<0,001	81,0	<0,001
<i>Walchia micropelta</i>	21,1	<0,001	24,6	<0,001
<i>Gahrliopia mirabilis</i>	-26,2	0,071	-32,1	0,183
<i>Ascoschoengastia indica</i>	-20,4	0,024	-26,1	0,070
<i>Leptotrombidium cf. alopeciatum</i>	23,0	<0,001	2,0	<0,001
Пол хозяина				
<i>Leptotrombidium deliense</i>	-1,7	0,554	-1,9	0,763
<i>Walchia lupella</i>	-2,0	0,903	-1,9	0,744
<i>Walchia kritochaeta</i>	0,6	0,151	-1,0	0,322
<i>Walchia micropelta</i>	-1,2	0,359	4,2	0,012
<i>Gahrliopia mirabilis</i>	0,5	0,111	6,2	0,004
<i>Ascoschoengastia indica</i>	-0,6	0,238	-1,8	0,632
<i>Leptotrombidium cf. alopeciatum</i>	9,1	<0,001	1,5	0,060
Возраст хозяина				
<i>Leptotrombidium deliense</i>	-0,2	0,150	-3,8	0,919
<i>Walchia lupella</i>	-1,6	0,298	-3,4	0,736
<i>Walchia kritochaeta</i>	-1,3	0,253	-3,5	0,770
<i>Walchia micropelta</i>	-2,8	0,552	-3,4	0,741
<i>Gahrliopia mirabilis</i>	5,1	0,011	-2,7	0,507
<i>Ascoschoengastia indica</i>	-2,4	0,450	-3,4	0,755
<i>Leptotrombidium cf. alopeciatum</i>	2,0	0,049	-1,9	0,352
Образ жизни хозяина (древесный или наземный)				
<i>Leptotrombidium deliense</i>	3,9	0,020	3,7	0,022
<i>Walchia lupella</i>	21,3	<0,001	18,3	<0,001
<i>Walchia kritochaeta</i>	108,3	<0,001	54,0	<0,001
<i>Walchia micropelta</i>	20,7	<0,001	17,2	<0,001
<i>Gahrliopia mirabilis</i>	4,8	0,013	-1,0	0,175
<i>Ascoschoengastia indica</i>	-0,8	0,159	10,6	0,001
<i>Leptotrombidium cf. alopeciatum</i>	26,9	<0,001	6,3	0,006
Зависимые переменные:	Встречаемость		Обилие	



а



б

Рисунок 5. Численность клещей на видах мелких млекопитающих, массовых в сборах; **а** – самки (F) и самцы (M), **б** – животные разного возраста (juv – ювенильные особи, sad – полувзрослые, ad – взрослые особи).

Биотопические предпочтения хозяев вносят вклад в описательную способность модели только при отсутствии в модели случайных эффектов (вид хозяина, точка сбора, год сбора). Вклад в объяснение девианса модели зависимости численности клещей от разных факторов вносит местообитание в лесу ($p_{\chi^2} = 0,008$), но не на полях ($p_{\chi^2} = 0,172$). Добавление обоих факторов в модель улучшает ее предиктивную способность по сравнению с моделями с каждым из факторов, также как и добавление синантропности. В модели с встречаемостью в качестве зависимой переменной за счет добавления факторов происходило усложнение модели.

Несмотря на значительный объем проведенных нами исследований и выявленные факторы, влияющие на зараженность животных тромбикулидами, дать однозначный ответ на вопрос, что определяет выбор прокормителя, биотопическая приуроченность или

физические параметры хозяина, в настоящее время не представляется возможным. По-видимому, необходимы дальнейшие исследования, которые позволят накопить большее количество данных и ответить на этот вопрос.

ГЛАВА 7. ТРОМБИКУЛИДЫ КАК ПЕРЕНОСЧИКИ ЛИХОРАДКИ ЦУЦУГАМУШИ ВО ВЬЕТНАМЕ

Для выявления природных очагов лихорадки цуцугамуши на наличие *O. tsutsugamushi* были исследованы клещи и мелкие млекопитающие, собранные нами во время работы в экспедициях, сборы А.Е. Балакирева из Вьетнама и спиртовой материал (личинки тромбикулид с тушек мелких млекопитающих) из коллекций Зоологического музея МГУ.

На основании полученных результатов, а также по литературным данным, нами была составлена карта с указанием всех точек находок *O. tsutsugamushi* во Вьетнаме (исследования различных видов биологического материала: внутренние органы животных, личинки тромбикулид и образцы крови людей) (рис. 6).

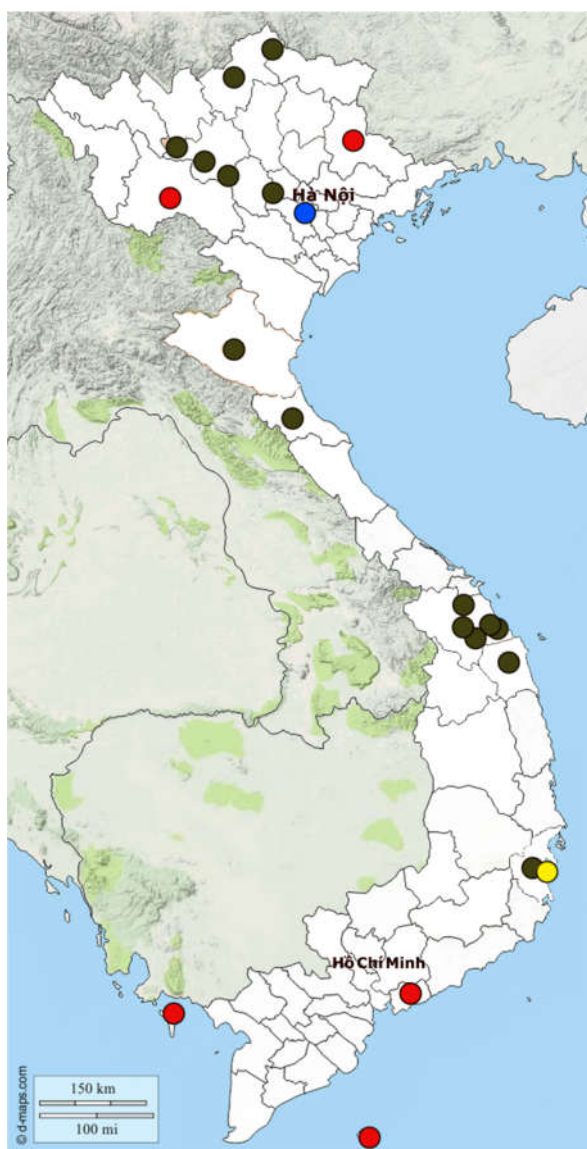


Рисунок 6. Места находок *Orientia tsutsugamushi* во Вьетнаме.

- – собственные исследования (органы мелких млекопитающих, пулы личинок тромбикулид)
- – исследования крови людей (ЦНИИЭ Роспотребнадзора)
- – данные литературы: исследование крови лихорадящих больных (Duong et al., 2013, Le Viet et al., 2017, Nguyễn et al. 2017); серологические исследования людей (Hamaguchi et al., 2015; Trung et al., 2017);
- – исследования животных (Hotta et al., 2016).

Материал, собранный в экспедициях. ДНК *O. tsutsugamushi* была обнаружена только в одной точке в 2014 году – в заповеднике Bình Châu – Phước Bửu (провинция Bà Rịa-Vũng Tàu, район Huyện Mỏc), в 4 животных из 503 (0,8%). Положительными на наличие ДНК *O. tsutsugamushi* были два вида грызунов – *Berylmys berdmorei* (2/5) и *Leopoldamys revertens* (2/9) (рис. 6). Также ДНК *O. tsutsugamushi* была обнаружена в 2 пулах краснотелковых клещей из 350 (0,5%), собранных с двух положительных на *O. tsutsugamushi* особей *B. berdmorei*. Видовой состав тромбикулид, вошедших в пулы, был представлен видами *Leptotrombidium imphalum* и *Gahrlipeia elbeli*, *Walchia lupella*, *Walchia kritochaeta* и *Leptotrombidium* sp. Ни один из этих видов не является доказанным переносчиком *O. tsutsugamushi*. Для тромбикулид, паразитирующих на крысах во Вьетнаме, характерно совместное питание нескольких видов на одном животном, поэтому большое значение приобретает наличие механизма трансмитальной передачи *O. tsutsugamushi*. Этот механизм может объяснить зараженность видов тромбикулид, не принадлежащих к роду *Leptotrombidium* (Frances et al., 2000), однако эффективность передачи ими *O. tsutsugamushi* не известна.

Анализ нуклеотидных последовательностей участка гена *56-kDa tsa O. tsutsugamushi*, полученных из образцов животных и людей (данные ЦНИИ эпидемиологии: образцы крови от пациентов с подозрением на лихорадку цуцугамуши, 2010, 2012–2013 гг.), показал, что на юге Вьетнама циркулируют генотипы Karp, TA763, Gilliam-related и геновариант, близкий к группе Kato.

Материал из коллекций Зоологического музея. ДНК *O. tsutsugamushi* была обнаружена в 8 из 137 пулов клещей (5,8%), собранных с *Rattus tanezumi* (2003), *Bandicota savilei* (2008), *Tupaja belangeri* (2010), *Leopoldamys herberti* (2011) и *Tonkinomys daovantieni* (2012) (рис. 6). Среди них синантропными являются два вида грызунов. Синантропная крыса *R. tanezumi* часто живет в домах людей, однако встречается и на полях, и во вторичных лесах вблизи поселков. Роящий вид *B. savilei* не является синантропом, но встречается на сельскохозяйственных полях, в том числе на рисовых чеках (Сунцов и др., 2003). Остальные виды животных являются компонентами лесной фауны. В пулы клещей, где была обнаружена ДНК *O. tsutsugamushi*, входили 14 видов тромбикулид, среди них доказанные переносчики из рода *Leptotrombidium*, а также *A. indica*.

Все выявленные нами положительные образцы (мелкие млекопитающие и клещи) были найдены в лесных биотопах. Этот результат согласуется с закономерностями, обнаруженными в Таиланде (Chaisiri et al., 2017). В среднем, зараженность клещей *O. tsutsugamushi* составила 2%. Это сопоставимо с данными полученными в Таиланде (3,5%) (Takhamrunya et al., 2018) и на юге Вьетнама (1,4%) (Binh et al., 2020). Различия в средней зараженности клещей *O. tsutsugamushi* в экспедиционных сборах и в коллекциях Зоологического музея (0,5% и 5,8%) может быть связано с тем, что животные, хранящиеся в музее, были собраны преимущественно в природных лесных биотопах. Во время экспедиций материал собирали также вблизи населенных пунктов, на приусадебных участках.

Нами отмечены новые виды мелких млекопитающих, которые могут служить резервуарами *O. tsutsugamushi* на территории Вьетнама (*R. tanezumi*, *B. savilei*, *L. herberti*, *L. revertens*, *B. berdmorei*, *T. daovantieni*). Среди них можно выделить виды, для которых по литературным данным не была известна зараженность *O. tsutsugamushi*: *L. herberti*, *T. daovantieni*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование вносит значительный вклад в познание краснотелковых клещей семейства Trombiculidae Вьетнама. Определен их фаунистический состав, изучена локализация на хозяевах, оценена структура комплексов тромбикулид на разных видах животных, исследовано влияние разных факторов на численность клещей на хозяевах, внесен определенный вклад в изучение паразитарной системы лихорадки цуцугамуши. Помимо решения поставленных задач, результаты работы позволяют очертить широкий круг проблем, которые должны быть решены в ходе дальнейших исследований.

ВЫВОДЫ

1. Фауна тромбикулид мелких млекопитающих Вьетнама с учетом данных литературы включает не менее 132 видов из 19 родов, из которых нами обнаружено 83 вида из 16 родов трех подсемейств; 44 вида тромбикулид обнаружены на территории Вьетнама впервые, для 18 видов составлены переописания. Доминируют виды из рода *Leptotrombidium* (31) и *Walchia* (14). Для 48 видов тромбикулид расширен список видов прокормителей.

2. Тромбикулидами были заражены 48 из 59 обследованных видов мелких млекопитающих из семи семейств четырех отрядов; встречаемость клещей составляла в среднем 72%; индекс обилия – 39, интенсивность инвазии – 54. Чаще всего личинками краснотелок были заражены: *Bandicota savilei*, *Leopoldamys revertens*, *Maxomys surifer*, *Rattus andamanensis* и *Rattus tanezumi*, для которых встречаемость тромбикулид составила более 90%. Наиболее высокую численность клещей наблюдали у *Tonkinomys daovantieni* и *L. revertens*, наименьшую – у видов рода *Niviventer*. Наибольшее число видов тромбикулид связано с *Rattus* type IV, *M. surifer*, *Niviventer huang*.

3. С наиболее широким кругом прокормителей связаны тромбикулиды *Leptotrombidium deliense*, *Gahrlepiea mirabilis* и *Walchia lupella*. *L. deliense* преобладал на синантропных грызунах. Среди краснотелковых клещей были выявлены как виды, способные успешно заселять различные биотопы (*A. indica*, *W. micropelta*, *W. lupella*, *L. deliense*), так и виды, строго приуроченные к определенным местообитаниям (*W. disparunguis*, *W. kritochaeta*).

4. Сообщества клещей, связанных с различными видами мелких млекопитающих, полидоминантны, в число доминантов входят *L. deliense* и виды рода *Walchia*. Одновременно на одном хозяине паразитировало от 1 до 8 видов тромбикулид, в среднем 2 вида. Наиболее разнообразные сообщества связаны с *Leopoldamys herberti* и *Berylmys berdmorei*.

5. При помощи обобщенных линейных моделей доказана связь вида хозяина с численностью и встречаемостью на нем тромбикулид, пол и возраст хозяина не влияют на его зараженность клещами в целом. Установлена связь размеров тела животного с численностью на нем клещей. Численность клещей зависела от образа жизни животного, достигая максимальных значений у мелких млекопитающих, ведущих наземный образ жизни.

6. Распределение природных очагов лихорадки цуцугамуши во Вьетнаме мозаично. *O. tsutsugamushi* была выявлена у мелких млекопитающих и личинок тромбикулид, собранных исключительно в лесных биотопах, их зараженность составила в среднем 0,8% и 2,1%, соответственно. Обнаружены 6 новых видов мелких млекопитающих – резервуаров инфекции во Вьетнаме, из них в двух видах возбудитель обнаружен впервые.

Благодарности. Я глубоко признательна своему научному руководителю Ю.В. Лопатиной. Я также благодарна руководителю лаборатории разработки тест-систем природно-очаговых инфекций ЦНИИ Эпидемиологии Роспотребнадзора Л.С. Карань за предоставленную возможность работы в лаборатории и консультации, М.В. Федоровой, Я.Е. Григорьевой за ценные советы и обучение методам молекулярной диагностики; Е.А. Балакиреву и В.В. Сунцову за помощь в определении и отлове мелких млекопитающих во время экспедиций; А.А. Стекольникову за помощь в освоении такой сложной группы клещей как тромбикулиды; О.В. Волцит за предоставленную возможность работы с коллекциями клещей в Зоологическом музее МГУ; С.В. Крускопу за предоставленную возможность работать с коллекциями мелких млекопитающих Зоологического музея МГУ; Т.В. Галинской за помощь в интерпретации результатов молекулярных исследований; российским и вьетнамским коллегам из Совместного Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского и технологического центра за организацию работы в экспедициях. Я благодарна Е.П. Альтшулеру и О.И. Смышляевой за помощь и ценные советы, а также всем моим друзьям и близким за моральную поддержку и понимание.

Работа выполнена при поддержке гранта Российского фонда фундаментальных исследований (проект №19-04-00532а), Российского научного фонда (проект №14-50-00029), а также Совместного Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского и технологического центра (экспедиции в рамках тем Эколан М 1.1 и Э 1.2).

ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в рецензируемых научных журналах, индексируемых в международных базах данных Scopus, Web of Science, RSCI

1. **Антоновская А.А.**, Лопатина Ю.В., Нгуен В.Х. Краснотелковые клещи (Acari: Trombiculidae) мелких млекопитающих юго-восточного Вьетнама // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. 2017. № 1. С. 36–43. РИНЦ: 0,609

2. **Антоновская А.А.** Использование генетических маркеров для изучения краснотелковых клещей (Acariformes, Trombiculidae) // Зоологический журнал. Т. 97. № 12. С. 1461–1477. [Английский перевод: **Antonovskaia A.A.** Using DNA markers in studies of chigger mites (Acariformes, Trombiculidae) // Entomological Review. 2018. V. 98. № 9. P. 1351–1368.] CiteScore 2021: 0,8

3. **Antonovskaia A.A.**, Stekolnikov A.A. Redescriptions of ten chigger mite species (Acariformes: Trombiculidae) from Vietnam // Zootaxa. 2021. V. 4969. № 1. P. 1–53. CiteScore 2021: 2,0, JCR IF: 1,026

4. Stekolnikov A.A., **Antonovskaia A.A.** Re-descriptions of eight chigger mite species (Acariformes: Trombiculidae) of the *Leptotrombidium* generic complex from Vietnam // Zootaxa. 2021. V. 5057. № 3. P. 329–363. CiteScore 2021: 2,0, JCR IF: 1,026

Статьи в сборниках и тезисы международных и всероссийских конференций

1. **Антоновская А.А.** Краснотелковые клещи (Acari: Trombiculidae) синантропных мелких млекопитающих Центрального и Южного Вьетнама // XXI Международная

конференция студентов, аспирантов и молодых ученых; секция «Биология»; 7–11 апреля 2014 г. Тезисы докладов. М., 2014. С. 124.

2. **Антоновская А.А.** Применение ДНК-маркеров для диагностики видов краснотелковых клещей (Acariformes, Trombiculidae) // Теория и практика борьбы с паразитарными болезнями: Материалы докладов международной научной конференции, посвящённой 140-летию со дня рождения К.И. Скрабина (г. Москва, 15–16 мая 2018 г.). М., 2018. Выпуск 19. С. 23–25.

3. **Антоновская А.А.**, Фёдорова М.В., Карань Л.С., Балакирев А.Е., Сунцов В.В., Лопатина Ю.В. Компоненты паразитарной системы лихорадки цуцугамуши в центральном и южном Вьетнаме // Современная паразитология — основные тренды и вызовы. Материалы VI Съезда Паразитологического общества: Международная конференция: г. Санкт-Петербург, 15–19 октября 2018 г. СПб.: 2018. С. 18.

4. **Antonovskaia A.**, Lopatina Y., Fedorova M., Karan L., Balakirev A. Potential reservoirs and vectors of *Orientia tsutsugamushi* in Vietnam // 29th Annual Meeting of the German Society for Parasitology, 15–17 March 2021. Abstracts. 2021. P. 271.

5. **Antonovskaia A.**, Altshuler E., Balakirev A., Lopatina Y. Does host affect chigger mites abundance? A case study in Vietnam // 9th Symposium of the EURAAC, July 12-15 2022, Bari, Italy: Acarology 1.0 to 2.0: Progress in changing times. Program and book of abstracts. 2022. P. 49.

6. **Антоновская А.А.**, Альтшулер Е.П., Лопатина Ю.В. Специфичность краснотелковых клещей (Acariformes: Trombiculidae), паразитирующих на мелких млекопитающих во Вьетнаме // XVI съезд Русского энтомологического общества Москва, 22–26 августа 2022 г. Тезисы докладов. М., 2022. С. 94.