

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

имени М.В. ЛОМОНОСОВА

БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

На правах рукописи

Антоновская Анастасия Алексеевна

**Красотелковые клещи (Acariformes, Trombiculidae) мелких млекопитающих
Вьетнама: фауна, паразито-хозяйинные отношения, медицинское значение**

Специальность 1.5.14. – энтомология

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Научный руководитель:

к. б. н. Лопатина Юлия Владимировна

Москва – 2022

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	4
Глава 1. Обзор литературы	11
1.1. Биология тромбиккулид.....	11
1.1.1. Жизненный цикл тромбиккулид	11
1.1.2. Особенности питания тромбиккулид.....	13
1.2. Паразито-хозяйинные взаимоотношения тромбиккулид и мелких млекопитающих	16
1.2.1. Факторы, влияющие на численность тромбиккулид на прокормителях	17
1.2.2. Влияние тромбиккулид на хозяина	20
1.3. Экология тромбиккулид	20
1.3.1. Биотопическая приуроченность тромбиккулид.....	21
1.4. Фауна и систематика тромбиккулид Юго-Восточной Азии.....	24
1.5. Тромбиккулиды как переносчики лихорадки цуцугамуши	26
Глава 2. Физико-географическое описание района исследования	34
Глава 3. Материалы и методы	37
3.1. Сбор материала	37
3.2. Идентификация тромбиккулид	42
3.3. Молекулярная диагностика тромбиккулид: анализ опубликованных данных	46
3.4. Анализ зараженности животных клещами	46
3.5. Исследование позвоночных и клещей на наличие <i>O. tsutsugamushi</i>	48
Глава 4. Фауна и диагностика тромбиккулид Вьетнама	53
4.1. Таксономический состав фауны тромбиккулид, паразитирующих на мелких млекопитающих (Rodentia, Scandentia, Eulipotyphla) во Вьетнаме	53
4.2. Видовое разнообразие тромбиккулид Вьетнама	97
4.3. Видовая идентификация тромбиккулид	99
Глава 5. Паразито-хозяйинные взаимоотношения тромбиккулид и мелких млекопитающих	104
5.1. Зараженность тромбиккулидами мелких млекопитающих	104
5.2. Локализация тромбиккулид на хозяине	111

5.3. Паразито-хозяйинные связи тромбикулид и мелких млекопитающих.....	117
5.4. Структура комплексов тромбикулид мелких млекопитающих	124
Глава 6. Биотопическая приуроченность, численность и встречаемость тромбикулид	128
6.1. Биотопическая приуроченность тромбикулид	128
6.2. Влияние различных факторов на численность и встречаемость тромбикулид	134
6.3. Влияние хозяина на численность и встречаемость тромбикулид	139
Глава 7. Тромбикулиды как переносчики лихорадки цуцугамуши во Вьетнаме	150
Заключение	163
Выводы	166
Благодарности	168
Список литературы.....	169
Приложение.....	193

ВВЕДЕНИЕ

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, Хоз, 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). Видовое разнообразие тромбикулид в соседних регионах (Таиланд – 156, Индия – 204, Китай – 453 вида) свидетельствует о недостаточной изученности 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 хозяйная 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 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-хозяйинные связи 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 бессимптомно 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, прилежащие к западному побережью 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 (Южная Корея, Китай, северная Индия, Непал, Бутан, северный Таиланд, Шри-Ланка, Мальдивы, северная Австралия 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 практически нет сведений о ее переносчиках во Вьетнаме (Elliot et al., 2019), хотя эта болезнь там распространена. Исследования лихорадки цуцугамуши во Вьетнаме в первую очередь сосредоточены на изучении серопозитивности людей к возбудителю, генетического разнообразия *O. tsutsugamushi* в крови больных, клинической картины заболевания и методов 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-хозяйинных отношений с мелкими млекопитающими, а также наличие природных очагов лихорадки цуцугамуши и регулярные случаи заболевания людей на территории страны (Nanaguchi 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-хозяйинные 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 связи паразит-хозяин 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 паразитарной системы лихорадки цуцугамуши во Вьетнаме. Сведения о видовом составе тромбикулид создают основу для дальнейших исследований тромбикулид как переносчиков возбудителя лихорадки цуцугамуши. Показана возможность выделения ДНК *O. tsutsugamushi* из спиртового материала, хранящегося более 20 лет. 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 в среде программирования R с построением обобщенных линейных моделей. 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 полностью 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).

Статьи в рецензируемых журналах, рекомендованных для защиты в диссертационном совете МГУ имени М.В. Ломоносова:

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

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.

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.

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.

Статьи в сборниках и тезисы международных и всероссийских конференций.

1. **Антоновская А.А.** Краснотелковые клещи (Acariformes: 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. Скрябина (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. **А.А. Антоновская**, Е.П. Альтшулер, Ю.В. Лопатина. 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.

Глава 1. Обзор литературы

1.1. Биология тромбикулид

Клещи семейства Trombiculidae относятся к когорте Parasitengonina (Acariformes: Trombidiformes: Prostigmata), в которую входят также водяные клещи (Hydruphantoidea, Eylaoidea, Hydrovolzioidea, Hydrachnoidea, Lebertioidea, Hygrobatoidae, Arrenuroidea; Stygothrombidioidea; Calyptostomatoidea, Erythraeoidea) и другие семейства краснотелковых клещей из надсемейств Tanaupodoidea, Chyzerioidea, Trombiculoidea, Trombidioidea. Представители Parasitengonina характеризуются сложным жизненным циклом с чередованием активных и покоящихся стадий, при этом гетероморфные личинки – в основном паразиты беспозвоночных, нимфы и взрослые особи – хищники (Walter et al., 2009). Паразитами позвоночных являются только краснотелковые клещи сем. Trombiculidae – одного из самых крупных семейств когорты, которое включает около 3000 видов (Nielsen et al., 2021). Некоторые авторы выделяют как самостоятельные семейства Leeuwenhoekiiidae и Walchiidae надсемейства Trombiculoidea (Wen, 2004; Nielsen et al., 2021). Мы придерживаемся системы семейства предложенной А.А. Стекольниковым, согласно которой в семейство Trombiculidae входят подсемейства Leeuwenhoekiiinae, Gahrlepiinae и Trombiculinae (Stekolnikov, 2021). По числу видов тромбикулиды превосходят такие крупные семейства как Tetranychidae (паутинные клещи) и Halacaridae (морские клещи) и сравнимы только с галловыми клещами семейства Eriophyidae (Zhang et al., 2011).

Тромбикулиды распространены всемирно (кроме Антарктиды), в том числе найдены за полярным кругом и в высокогорьях (4700 м) (Кудряшова, 1998; Daniel, Stekolnikov, 2009). Больше всего видов известно в Палеарктической области (1020), вдвое меньше описано в Ориентальной (545), сопоставимое число известно в Неотропической (461) и Африканской областях (437). При этом наибольшим разнообразием родов характеризуются Палеарктическая и Неотропическая область (Nielsen et al., 2021), что однако может быть связано с их лучшей изученностью в этих областях.

1.1.1. Жизненный цикл тромбикулид включает яйцо (эмбрион), редуцированную покоящуюся предличинку, активную паразитическую личинку, покоящуюся неподвижную протонимфу, активную почвообитающую хищную дейтонимфу, покоящуюся тритонимфу и активную взрослую особь (рис. 1). Гетероморфизм личинки определяется измельчанием богатых желтком яиц и не связан с паразитизмом (Шатров, 2000а, 2010).

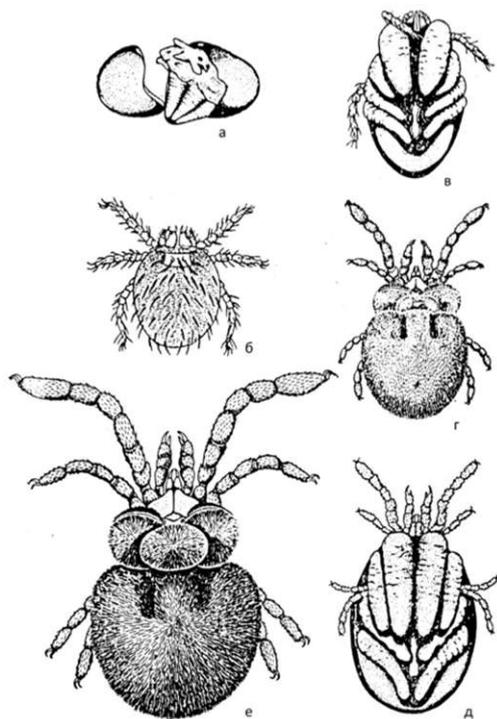


Рисунок 1. Стадии развития клеща *Leptotrombidium akamushi* (Brumpt, 1910) (Neal, Barnett, 1961): а – предличинка, частично освободившаяся от яичевой оболочки; б – голодная личинка; в – протонимфа с остатками конечностей личинки; г – дейтонимфа; д – тритонимфа с остатками конечностей дейтонимфы; е – взрослая особь.

Длительность неактивных стадий развития остаётся постоянной вне зависимости от внешних условий, тогда как продолжительность активных стадий сильно варьирует. У видов, обитающих в жарком и влажном климате, например у *Leptotrombidium deliense* (Walch, 1922) и *L. akamushi* (Brumpt, 1910), жизненный цикл может занимать от 2 до 10 месяцев (Traub, Wisseman, 1968). Даже у одного вида продолжительность жизненного цикла, длительность отдельных стадий и режима откладки яиц могут варьировать в широких пределах при сходных условиях. Так весь жизненный цикл *Leptotrombidium deliense* (Walch 1922) в лабораторных условиях может занимать от 36 до 300 дней (в зависимости от незначительной вариации температуры). При сильном понижении температуры (ниже 10 °С) клещи способны прекращать развитие на любой стадии (факультативная диапауза). Активные личинки некоторых видов могут голодать от 20 до 160 суток, иногда 239 дней, после чего могут успешно питаться и завершать развитие (Шатров, 2000а). Максимальная продолжительность жизни тромбикулид и длительность каждой стадии в отдельности видоспецифичны. В лабораторных условиях срок жизни тромбикулид составляет 1,5–2 года, при благоприятных условиях достигает 3 лет (Шатров, 2000а; Shatrov, Kudryashova, 2006).

1.1.2. Особенности питания тромбикулид

Личинки тромбикулид – временные паразиты позвоночных животных (млекопитающих, птиц, рептилий, амфибий) (Lakshana, 1966; Shatrov, Kudryashova, 2006; Балашов, 2009; Stekolnikov, 2021). Они используют своих хозяев в качестве объектов питания и для расселения (Кудряшова, 1998). Считается, что становление паразитизма тромбикулид происходило постепенно: личинки изначально были свободноживущими хищниками, переход к паразитизму происходил через факультативное питание на млекопитающих (Shatrov, Kudryashova, 2008).

У большинства видов тромбикулид личинки – эктопаразиты и питаются на поверхности кожи. Личинки некоторых видов способны погружаться под кожу хозяина (амфибий и мелких млекопитающих), образуя капсулы (Brennan, Yunker, 1966; Wohltmann et al., 2006; Wohltmann et al., 2007; Espino Del Castillo et al., 2011). Ряд видов паразитируют в дыхательных путях грызунов и рукокрылых, птиц и рептилий (Brennan, 1971; Nadchatram, 2006).

Для личинок тромбикулид не свойственно активное поисковое поведение – это подстерегающие паразиты (Беклемишев, 1954; Шатров, 2000а; Балашов, 2009). Личинки становятся активными сразу после выхода из яиц. В основном они собираются в группы на почве и лесной подстилке, камнях, ветках, стеблях и листьях и других субстратах (Gentry et al., 1963; Santibáñez-Sáenz, 2015; Tsunoda, Takahashi, 2015). Так, *L. deliense* и *L. akamushi* имеют агрегированное распределение с образованием небольших очагов на поверхности субстрата. На таких участках наблюдается очень высокая численность личинок (Балашов и Дайтер, 1973). Они могут находиться на одном месте на протяжении недели (*L. akamushi*) (Gentry et al., 1963), в лабораторных опытах – несколько месяцев (Sasa, 1961). Для личинок характерны вертикальные суточные миграции и суточные колебания активности, которые зависят от температуры и влажности (Gentry et al., 1963; Clopton, Gold, 1993). Пик активности личинок *L. akamushi* приходится на утренние прохладные часы, когда лесная подстилка наиболее влажная (Sasa, 1961). Реакция на свет может различаться у видов, живущих в разных биотопах (лес или открытые участки) (Gentry et al., 1963). Движение в сторону хозяина, вероятно, стимулирует выделение ими углекислого газа (Sasa, 1961), что характерно и для других эктопаразитов, например, иксодовых клещей (Балашов, 2009).

Попадая на хозяина, личинки могут несколько часов свободно перемещаться по телу (Traub, Wisseman, 1968). Клещи локализуются у млекопитающих на голове (на ушах, по краю глаза, около носа, в носовых и ушных проходах), а также в области хвоста, генитальной и анальной области, живота, подмышек, у рептилий – в так называемых

«клещевых карманах» (mite pockets) (Sasa, 1961; Shatrov, Kudryashova, 2008; Barnard et al., 2015). У мелких млекопитающих личинки прикрепляются чаще всего на ушах, что может быть связано с различным иммунным ответом (плотностью клеток Лангерганса) на разных участках кожи (Barnard et al., 2015). При питании на животном личинки обычно собираются в группы, но могут питаться и одиночно. Высокая численность личинок на прокормителе может отрицательно влиять на степень их насыщения (Kuo et al., 2011). Часто тромбикулиды прикрепляются в тех местах, где до них уже питались другие личинки (на струпьях) (Shatrov et al., 2014).

Представители большинства родов семейства Trombiculidae питаются на поверхности кожи хозяев. Пищей для личинок тромбикулид служат тканевая жидкость и лимфа, питание кровью не типично (Shatrov, 2009). Во время питания тромбикулиды погружают в эпидермис только подвижные режущие пальцы хелицер. Они довольно короткие (< 20 мкм), поэтому эффективное питание тромбикулид обеспечивает характерная пищевая трубка – стилостом (Шатров, 2000а). Образование стилостома известно также и для других групп Parasitengonina, которые паразитируют на насекомых (Hydrachnidia, Trombidioidea) (Shatrov, 2009; Felska et al., 2020). Стилостом личинок тромбикулид формируется из секрета слюнных желёз и проходит сквозь эпидермис хозяина, иногда проникая в дерму (Shatrov, 2009). Под воздействием литических компонентов слюны происходит механическое повреждение клеток и их растворение, образуется внутритканевая пищевая полость (Shatrov et al., 2014). Функцией стилостома служит закрепление паразита на теле хозяина, а также получение им жидкой пищи из богатого питательными веществами слоя дермы. В лабораторных условиях на культурах *Leptotrombidium fletcheri* (Womersley, Heaslip 1943) и *L. scutellare* (Nagayo et al., 1921) показано, что стилостом проникает по всей толщине эпидермиса и достигает дермы спустя 24 часа после прикрепления к хозяину, однако к активному питанию личинки приступают спустя 36 часов после прикрепления к хозяину (Shatrov et al., 2014). Длина и ширина стилостома у тромбикулид варьирует в пределах 100–200 мкм и 30–70 мкм соответственно, диаметр канала составляет примерно 5 мкм (Шатров, 2000а). Морфология стилостома, вероятно, видоспецифична и не зависит от вида хозяина, на котором питается личинка (Shatrov, Antonovskaia, 2021).

Согласно классификации Ю.С. Балашова (1982), личинки тромбикулид являются временными эктопаразитами с длительным питанием. Время питания личинок из лабораторных культур может колебаться в зависимости от вида клеща, а также от вида хозяина от нескольких часов до 10–32 дней, в среднем 3–5 дней (Sasa, 1961; Shatrov, Kudryashova, 2006). Иногда наблюдается повторное прикрепление и питание личинок,

например, в случае смерти хозяина (Traub et al., 1975). У представителей рода *Leptotrombidium* питание личинок длится в среднем 3–5 дней (максимально до 9 дней), что составляет менее 1% от общей средней (400–600 суток) и, тем более, максимальной (1000 суток) продолжительности их жизни. Тем не менее, в лабораторных экспериментах суммарное время, затрачиваемое дейтонимфой и взрослой особью на питание, соизмеримо со сроками питания личинок (Шатров, 2000а). Личинки некоторых видов способны к длительному голоданию (20–160 дней) (Шатров, 2000а), а также к зимовке на хозяине в умеренном климате (Moniuszko, Małkol, 2016).

Большую часть жизни тромбикулиды проводят на стадии дейтонимфы и взрослой особи. На этих стадиях развития тромбикулиды питаются мелкими членистоногими и их яйцами (Traub, Wisseman, 1968; Шатров, 2000б). В основном они обитают в почве и подстилке на глубине 10–40 см и не появляются на её поверхности (Daniel, 1961; Schöler, Maier, Kampen, 2006), иногда встречаются в гнездах в дуплах деревьев (*Ascoschoengastia*) (Shaw, 2010), в розетках эпифитных папоротников, на водных растениях (*Blankaartia*), на побережье (Sasa, 1961; Gentry, Yueh, Wah, 1963). В умеренных широтах дейтонимфы тромбикулид способны к диапаузе (Daniel, 1961). Взрослые клещи неравномерно распределены в почве и, вероятно, приурочены к микропорам. Для видов *Neotrombicula autumnalis* (Shaw, 1790), *N. talmiensis* Schluger, 1955, *Hirsutiella zachvatkini* (Schluger, 1948) были показаны сезонные и видоспецифичные различия в вертикальном распределении (например, приуроченность к верхнему плодородному слою почвы или, наоборот, к минеральному горизонту), чувствительность к влажности и типу растительности (Daniel, 1965).

Свободноживущие стадии занимают важное место в жизненном цикле тромбикулид, однако об их экологии, в частности местообитаниях, известно сравнительно немного. Число опубликованных в последние годы работ по этой теме также невелико (Шатров, 2000б; Schöler et al., 2006; Małkol et al., 2010; Shaw, 2010; Moniuszko et al., 2017; Shatrov, 2018). Это обусловлено рядом причин. Во-первых, недостаток изученности постларвальных стадий связан с тем, что основной интерес исследователей сосредоточен на паразитических личинках и их медицинском значении. Во многом знания об экологии и образе жизни тромбикулид основываются на данных, полученных при изучении личинок. Во-вторых, при изучении тромбикулид возникают методические сложности. Дейтонимфы и взрослые особи живут скрытно в почве, и даже при известных точках находок их бывает сложно собрать в достаточном количестве (Schöler et al., 2006; Małkol et al., 2010). Культивирование тромбикулид позволяет изучить особенности морфологии и биологии постларвальных стадий (Moniuszko et al., 2017), однако проблему составляет

высокая смертность клещей при линьке (до 60% у *L. akamushi*) (Neal, Barnett, 1961; Шатров, 2000а).

Данные о сезонной динамике численности тромбикулид противоречивы. В умеренной зоне определяющим фактором служит температура, в тропических областях и областях с муссонным климатом – динамика осадков (Sasa, 1961). В Индии и Бирме численность клещей повышается во время влажного сезона (Fernandes, Kulkarni, 2003), в Малайзии и на Суматре, напротив, их численность флуктуирует незначительно на протяжении всего года (Sasa, 1961).

1.2. Паразито-хозяйинные взаимоотношения тромбикулид и мелких млекопитающих

Личинки тромбикулид способны паразитировать на разных группах позвоночных животных. Основная часть видов связана с млекопитающими, среди них большинство – с грызунами (69% для Юго-Восточной Азии), что, по-видимому, отражает реальную картину, хотя частично объясняется большей изученностью эктопаразитов грызунов (Stekolnikov, 2021). В крупнейшем в семействе роде *Leptotrombidium* более половины видов (77%, 140 из 178 исследованных) паразитируют на грызунах (Shatrov, Kudryashova, 2008). Грызуны чаще всего становятся хозяевами тромбикулид, поскольку живут в самых разнообразных природных зонах и биотопах (Кудряшова, 1998).

Как правило, четкая хозяйинная специфичность у личинок тромбикулид отсутствует. Однако встречаются специализированные рода, среди которых наиболее обособлены паразиты рукокрылых. Например, по данным Кудряшовой (1998) из 16 видов *Leptotrombidium* 11 обнаружены только на рукокрылых, 5 найдены и на других хозяевах. По данным Зайковска с соавторами (Zajkowska et al., 2018) из 59 родов тромбикулид, отмеченных на рукокрылых, 18 встречаются исключительно на них (например, *Chiroptella*, *Myotrombicula*, *Whartonia*). Однако даже в этих родах есть виды, отмеченные также на грызунах: крысах, белках-летягах и других животных (Stekolnikov, 2021). Для паразитофауны птиц, рептилий и амфибий характерны свои рода тромбикулид, хотя менее специфичные, чем для рукокрылых (Stekolnikov, 2018). В основном на птицах паразитируют представители *Toritrombicula* и *Blankaartia*, на рептилиях – *Iguanacarus* (морские игуаны, морские змеи), *Herpetacarus*, на амфибиях – *Hannemania* (также встречается и на рептилиях), *Vercammenia*, *Endotrombicula* (Кудряшова, 1998; Shatrov, Kudryashova, 2008; Stekolnikov, 2018). Выявлены виды тромбикулид, приуроченные к одному-двум видам хозяев (Sasa, 1961; Traub, Wisseman, 1968). Например, вид *Neotrombicula nogamii* Takahashi et al., 2008 паразитирует только на пятнистом олене,

поджидая прокормителя на высоте 40–50 см (Tsunoda, Takahashi, 2015). Однако в некоторых случаях ошибочное мнение о специфичности – следствие недостаточности данных (Кудряшова, 1998). Большинство тромбикулид, способны паразитировать на разных классах и отрядах позвоночных. Так среди тромбикулид из рода *Leptotrombidium*, более половины видов, паразитирующих на грызунах, встречается также и на других животных: насекомоядных (42%), реже на других млекопитающих (20%), птицах (12%), рукокрылых (3%) и рептилиях (2%) (Shatrov, Kudryashova, 2008). Некоторые виды паразитируют на десятках видов хозяев. Например, *L. scutellare* был обнаружен на 30 видах мелких млекопитающих в провинции Юннань (Zhan et al., 2013). В пределах одного рода встречаются виды с разной шириной паразитарных связей. Некоторые виды рода *Toritrombicula* способны паразитировать на 1–2 видах, другие на 58 видах птиц (Takahashi et al., 2012).

По мнению многих исследователей, таксономическое разнообразие хозяев тромбикулид свидетельствует об отсутствии физиологической специфичности к хозяину.

1.2.1. Факторы, влияющие на численность тромбикулид на прокормителях

Особенности образа жизни и физические параметры хозяина могут оказывать влияние на пространственное распределение эктопаразитов (Krasnov et al., 2012). Исследования факторов, влияющих на выбор тромбикулидами прокормителей, фрагментарны (Zajkowska, Małol, 2022). Прямых лабораторных экспериментов по выбору хозяина личинками тромбикулид крайне мало, и их результаты неоднозначны (Sasa, 1961). В основном влияние хозяина проявляется в наблюдаемых различиях в распределении эктопаразитов на хозяевах (обилие и встречаемость, разный видовой состав, локализация). Вид хозяина, видимо, может влиять на степень насыщения личинок тромбикулид (Kuo et al., 2011). Есть предположения о том, что размер тела хозяина коррелирует с зараженностью клещами (Mohr, 1961). Однако четких доказательств этому нет, напротив, известны случаи высокого обилия тромбикулид на очень мелких животных, например, гимнурах (Traub, Wisseman, 1968).

Поведение и образ жизни хозяина. Неравномерное распределение тромбикулид между особями хозяина может быть обусловлено особенностями поведения хозяина, что было продемонстрировано на примере птиц в Южной Америке (Dietsch, 2005, 2008; Servat et al., 2018). У одних видов мигрирующих птиц практически вся популяция заражена тромбикулидами (100%), например, дрозд Свенсона (*Catharus ustulatus* Nuttall, 1840), у других – в значительно меньшей степени (<3%). Авторы объясняют это различиями в поведении хозяев. Дрозд Свенсона кормится в подстилке или низкой траве, передвигаясь

прыжками, что может влиять на продолжительность контакта с голодными личинками, которые ожидают хозяина в траве (Servat et al., 2018). Показано, что встречаемость тромбикулид в целом выше на птицах, кормящихся в низкой растительности, однако среди этой экологической группы есть исключения, которые определяются неизвестными факторами (Dietsch, 2008). Сезонные различия в поведении хозяев также могут влиять на колебания обилия тромбикулид. Например, во время сухого сезона в Мексике птицы спускаются ниже, и на них чаще нападают клещи (Dietsch, 2005). Различия в обилии тромбикулид на двух видах песчаных игуан *Uma exsul* Schmidt et Bogert, 1947 и *Uta steynegeri* Baird & Girard, 1852 обусловлено особенностями их территориального поведения, а также предпочтениями к микроклимату местообитаний (Peña, Castañeda, 2007).

Пол и возраст хозяина. Влияние особенностей, связанных с полом и возрастом хозяина, было в основном изучено на примере разных видов ящериц, обитающих в Америке. На численность клещей влияло не только физиологическое состояние животного (уровень тестостерона), но и различия в поведении самок и самцов, в частности их двигательная активность. Игуаны *Sceloporus undulatus hyacinthinus* (Green 1818), которым вводили тестостерон, были в большей степени заражены клещами, при этом у них наблюдали снижение массы тела. В течение сезона их зараженность тромбикулидами оставалась постоянной (Klukowski, Nelson, 2001). Авторы другого исследования не нашли четкой связи уровня тестостерона с зараженностью клещами. Число клещей на взрослых самцах *S. undulates* никогда не превышало таковое у других полов и возрастов, и часто оказывалось наиболее низким (Pollock, John-Alder, 2020). У игуан *Crotaphytus collaris* (Say, 1823) самцы и самки были заражены тромбикулидами в равной степени, хотя по двигательной активности особи разного пола сильно различаются (Curtis, Baird, 2008). Для рукокрылых и грызунов, обитающих в умеренной зоне Восточного полушария, есть данные в пользу большей зараженности самцов (male-biased parasitism) (Kuo et al., 2011; Zajkowska, Małol, 2022). При этом у грызунов, исследованных в Юго-Восточной Азии, не было обнаружено различий в численности клещей на хозяевах разного пола ни в сезон размножения последних, ни вне его (Lin et al., 2014).

Комплексное исследование влияния пола и возраста *S. undulatus* на численность личинок показало, что различия в зараженности самцов и самок связаны с их возрастом и временем года (Pollock, John-Alder, 2020). Так в середине года среди самцов больше заражены молодые, среди самок – взрослые особи. Авторы объясняют полученные результаты наложением двух групп факторов: во-первых, сезонной динамикой

численности тромбикулид, во-вторых, физиологическими и поведенческими особенностями самцов и самок разных возрастов.

Помимо пола и возраста хозяина на его зараженность клещами может влиять уровень стресса. Возможно, это связано с кортикостероном, который выделяется у некоторых ящериц в ответ на стресс, что приводит к подавлению иммунной системы (Argaez et al., 2018). Повышенная зараженность клещами молодых самцов ящериц частично может быть связана с высоким уровнем тестостерона, который также способствует подавлению иммунитета (Pollock, John-Alder, 2020).

Итак, несмотря на наличие свидетельств о влиянии пола и возраста хозяев на зараженность личинками тромбикулид, полученные результаты фрагментарны, часто противоречивы и не позволяют выявить какие-либо общие закономерности.

Влияние хозяина на локализацию личинок. После попадания на тело хозяина личинки тромбикулид какое-то время ползают по нему в поисках места прикрепления (Traub, Wisseman, 1968). Тромбикулиды могут прикрепляться для питания на разных частях тела хозяина, причем их распределение не случайно (Barnard et al., 2015; Stekolnikov et al., 2022).

У пяти семейств ящериц есть специальные «клещевые карманы» (mite pockets) – специальные складки кожи, где концентрируются клещи. Считается, что они позволяют уменьшить вред, наносимый паразитом хозяину (Arnold, 1986). Предположительно, различия в зараженности тромбикулидами разных видов игуан обусловлены величиной «клещевых карманов» (Peña, Castañeda, 2007). На мелких млекопитающих личинки в основном локализуются на ушах, но также и в районе глаз и подбородка, иногда внутри носового прохода, на брюшной стороне тела, на внутренней поверхности бедер и в районе гениталий и хвоста. Как и в вопросе выбора хозяина, можно предположить наличие предпочитаемых мест прикрепления, причем у разных видов тромбикулид может быть разная степень избирательности. Кроме того, один и тот же вид может прикрепляться в разных местах на разных хозяевах (Traub, Wisseman, 1968). На локализацию личинок могут влиять морфологические особенности животного: толщина кожи, микроклиматические условия шерсти (влажность и температура), длина и плотность волос, наличие мягкого подшерстка. По-видимому, важную роль играет способность животного к грумингу, поскольку тромбикулиды закрепляются на коже хозяина, и в отличие от блох не перемещаются активно по телу хозяина. (Barnard et al., 2015). На локализацию тромбикулид могут также влиять другие эктопаразиты, в частности иксодовые клещи, за счет конкуренции в местах прикрепления (Hoffmann et al., 2016).

1.2.2. Влияние тромбикулид на хозяина

Питание личинок тромбикулид вызывает иммунный ответ прокормителя, который выражается в гиперемии поверхностных капилляров и инфильтрации в них клеток окружающих тканей в зоне укуса (Shatrov, 2009). Может происходить полное растворение эпидермиса в месте питания. При питании двух видов рядом (*Leptotrombidium* sp. и *Euschoengastia rotundata* (Schluger, 1955)), воспаление может усиливаться (Shatrov, 2009). На местах, где питались клещи, могут оставаться раны и струпья, что создает благоприятные условия для развития вторичной инфекции.

Результаты исследований влияния эктопаразитов на жизнеспособность хозяев часто противоречивы (Garrido et al., 2016; Warburton et al., 2017). У мелких млекопитающих (грызуны) паразитизм личинок тромбикулид может негативно влиять на размножение и выживаемость (Lin et al., 2014). У рептилий (игуаны рода *Sceloporus*) паразитирование тромбикулид не влияло на выживаемость двух видов игуан, для третьего была выявлена положительная взаимосвязь выживаемости животных и зараженности клещами (Argaez et al., 2020). Авторы предполагают, что этот необычный результат может быть связан со способностью клещей выбирать наиболее здоровых или активных хозяев. Высокая зараженность клещами может иногда коррелировать с замедленными темпами роста у молодых самцов игуан *Crotaphytus collaris* (Curtis, Baird, 2008).

1.3. Экология тромбикулид

В научном сообществе сложилось мнение, что биотоп оказывает определяющее влияние на закономерности распространения тромбикулид в пространстве, поскольку большую часть жизни они проводят в почве (Sasa, 1961; Shatrov, Kudryashova, 2008). Большинство данных об определяющем влиянии биотопа на экологию тромбикулид получены на основе анализа их паразитарных связей, иными словами, при помощи изучения инфрапопуляций (микропопуляций) личинок тромбикулид на разных хозяевах (видовой состав, локализация личинок), а также данных об обилии и встречаемости клещей на прокормителях. Характер местообитания влияет на видовое богатство, разнообразие и выровненность (evenness, т. е. равномерную представленность всех видов) сообществ тромбикулид (Matthee et al., 2020).

Тем не менее, у личинок могут существовать предпочтения в выборе хозяина, которые определяются экологическими особенностями и тромбикулид, и хозяев: совпадение между местами обитания паразита и хозяина, образом жизни хозяина и особенностями биологии клещей (не только на стадии личинки, но и на стадиях нимфы и

имаго) (Shatrov, Kudryashova, 2008). Иными словами, у тромбикулид мы наблюдаем экологическую, а не физиологическую специфичность (Кудряшова, 1998).

Большинство современных публикаций по экологии тромбикулид посвящено их паразитированию на рептилиях (Klukowski, Nelson, 2001; Peña, Castañeda, 2007; Curtis, Baird, 2008; Argaez et al., 2018, 2020; Pollock, John-Alder, 2020). Комплекс факторов, влияющих на распределение тромбикулид на мелких млекопитающих, остается практически не изученным (Elliott et al., 2019), что обусловлено недостаточным количеством данных о местообитаниях и поведении активных непаразитических стадий разных видов тромбикулид. Современных работ по изучению влияния биотопа и хозяина (мелких млекопитающих) на пространственное распределение тромбикулид не так много (Schöler et al., 2006; Matthee et al., 2020; Wulandhari et al., 2021; Stekolnikov et al., 2022). Данные, полученные при изучении паразито-хозяйинных связей тромбикулид рептилий и млекопитающих сложно сравнивать как из-за различий в биологии этих позвоночных, так и в связи с фрагментарностью исследований в этой области.

Необходимо еще раз отметить ограничение в исследованиях экологии тромбикулид. Основная часть работ посвящена исследованиям личинок, данные о других свободноживущих стадиях фрагментарны, а значит, мы получаем только косвенные свидетельства влияния факторов на экологию тромбикулид.

1.3.1. Биотопическая приуроченность тромбикулид

Считается, что личинки тромбикулид могут нападать почти на любое позвоночное животное в пределах его местообитания, то есть закономерности распределения тромбикулид в пространстве определяются влиянием биотопа. Приведем несколько примеров биотопической специфичности тромбикулид. Так, личинки *L. akamushi* и *L. deliense* способны заселять широкий круг теплокровных хозяев, в том числе синантропных мелких млекопитающих, но встречаются в разных биотопах: *L. akamushi* – на затопляемых берегах рек (в Японии), на травянистых участках (в Малайзии), *L. deliense* – на пальмовых плантациях (в Малайзии) (Sasa, 1961). *Leptotrombidium arenicola* (Traub, 1960) способен, по-видимому, паразитировать на всех хозяевах, обитающих в кустарниковых зарослях на границе песчаных пляжей в Малайзии (Traub, Wisseman, 1974). Вид-космополит *Blankaartia acuscutellaris* (Walch, 1922) способен паразитировать, как минимум, на 40 видах позвоночных (грызунах, птицах, рептилиях и др.), но встречается в основном в околородных биотопах (болота, берега рек, оросительные каналы) (Gentry et al., 1963; Кудряшова, 1998; Stekolnikov, 2021). Для некоторых видов отмечена нидиколия (обитание в гнездах животных): голодные личинки и взрослые

стадии *Ascoschoengastia lorius* (Gunther, 1938) обитают в гнездах попугаев в дуплах деревьев, *Ascoschoengastia indica* (Hirst, 1915) – в гнездах древесных крыс (Shaw, 2010).

Микроклиматические условия почвы могут быть причиной приуроченности к биотопу. Так *H. zachvatkini* встречается под пологом леса, т.е. обитает во влажных местах с толстым слоем гумуса (Daniel, 1961). *N. autumnalis* считается видом с широкой экологической пластичностью, который встречается как в затененных биотопах, так и на открытых травянистых участках, хотя и в меньшем количестве (Daniel, 1965). При этом статистический анализ факторов, связанных с почвой, не позволил объяснить неравномерность распределения личинок *N. autumnalis* (Schöler et al., 2006). Однако этот результат может быть связан с неверной идентификацией вида, в результате чего был исследован не один вид тромбикулид, а несколько (Stekolnikov et al., 2014).

Приуроченность к местообитаниям может быть причиной видимой специфичности тромбикулид к какой-либо группе хозяев. При обитании в местах с резко обособленным микроклиматом, тромбикулиды паразитируют на определённых видах хозяев, чей образ жизни связан именно с такими стациями (Кудряшова, 1998). Например, клещи, которые, как правило, паразитируют на рукокрылых, могут быть приурочены не к хозяину, а к их специфическим местообитаниям – местам дневок рукокрылых: дуплам деревьев, пещерам, гниющей древесине, досковидным корням в тропиках и т.п. Биотопическая приуроченность тромбикулид, паразитирующих на рукокрылых, косвенно, подтверждается низкой зараженностью хозяев, дневки которых находятся в антропогенных биотопах или в кронах деревьев (Zajkowska et al., 2018). Также известно, что тромбикулиды, приуроченные к рукокрылым, иногда питаются на грызунах, обитающих в биотопах, прилежащих к местам дневок (наблюдения в Молдавии, Киргизии). Однако гораздо чаще тромбикулид, связанных с грызунами, находят на рукокрылых (Кудряшова, 1998), что может говорить о том, что степень взаимосвязи разных видов тромбикулид и хозяев может варьировать.

Большинство видов тромбикулид распределяется внутри ареала основного хозяина достаточно мозаично, что соответствует определённым микроклиматическим условиям почвы, влажности, температуре (Sasa, 1961). Один из примеров – наблюдения за двумя видами рода *Helenicula*. *H. lanius* (Radford, 1946) и *H. kohlsi* (Philip & Woodward, 1946) встречались на крысах в пределах одного биотопа, но на разных участках, которые располагались на расстоянии 200 м друг от друга, причем в промежуточной зоне на крысах находили оба вида (Traub, Wisseman, 1974). Предпочтения тромбикулид в выборе особых условий почвы, по-видимому, могут объяснить формирование так называемых

клевещевых островов (mite islands) – агрегированного распределения голодных личинок на поверхности почвы.

Гипотеза об определяющем влиянии местообитания не всегда объясняет различия в численности тромбикулид на разных хозяевах. Например, у рептилий различия в зараженности могут быть объяснены как влиянием биотопа (влажность, затенённость), так и хозяина (разные стратегии размножения или двигательная активность при поиске добычи) (Curtis, Baird, 2008; Jackson, Bateman, 2018). Кроме того, подобные различия связывают с сезонными флуктуациями влажности и температуры воздуха, динамикой численности хозяев или с особенностями выборки (Jackson, Bateman, 2018).

Итак, в пользу определяющего влияния биотопа на распределение тромбикулид в пространстве в основном свидетельствует две группы фактов: способность личинок тромбикулид паразитировать на нескольких хозяевах, заселяющих определенный биотоп, и находки некоторых видов тромбикулид только в специфических местообитаниях.

Суммируя вышесказанное, нужно подчеркнуть, что данные о факторах, влияющих на экологию тромбикулид довольно разрозненные. С одной стороны, широта паразитарных связей, случаи биотопической приуроченности, наличие сезонных колебаний численности говорят о влиянии абиотических факторов на тромбикулид. С другой стороны, физиологическое состояние хозяина и его поведение также оказывают влияние на численность. Во многих случаях интерпретировать наблюдаемые различия и оценить влияние каждого из факторов сложно. В большинстве исследований видовая идентификация тромбикулид отсутствует, что может приводить к неоднозначности результатов и запутывает влияние факторов, которые могут действовать на разные виды по-разному.

Комплексность взаимодействия тромбикулид с внешней средой и с хозяином описал Надчатрам. Он классифицировал тромбикулид, обитающих на территории Малайзии, в семь экологических групп в зависимости от степени связи с хозяином, предпочитаемым биотопом и окраской тела тромбикулид (Nadchatram, 1970). Надчатрам предполагает, что полигостальные (связанные с широким кругом хозяев) личинки тромбикулид более адаптированы к колебанию внешних условий, и, паразитируя на наземных позвоночных, могут перемещаться на значительные расстояния от мест выплода. Тромбикулиды, обитающие в гнездах более четко приурочены к хозяину, т.е. личинки и взрослые практически не разделены в пространстве (Nadchatram, 1970; Shaw, 2010).

Предпочтения тромбикулид по отношению к местообитанию или к хозяину влияют на морфологические и молекулярно-генетические признаки тромбикулид. Так, были выявлены различия в длине ног у клещей *H. zachvatkini*, паразитирующих на разных видах хозяев, что может свидетельствовать о непосредственном влиянии хозяина (Moniuszko et al., 2015). Однако у других видов рода *Hirsutiella* полиморфизм личинок, собранных с разных видов хозяев, обусловлен различиями в условиях среды: мелкие формы приурочены к лугам, крупные – к осыпям (Стекольников, 2003). Молекулярно-генетические данные показывают наличие внутривидового полиморфизма у клещей собранных с одного хозяина, что может быть связано с происхождением этих клещей из разных популяций (Kumlert et al., 2018). Аспекты биологии хозяина могут влиять на распределение тромбикулид на животных, и, видимо, это влияние неодинаковое для разных видов клещей.

1.4. Фауна и систематика тромбикулид Юго-Восточной Азии

Изучение тромбикулид Юго-Восточной Азии было простимулировано открытием их роли переносчика возбудителя в паразитарной системе лихорадки цуцугамуши, которой в середине прошлого века массово болели солдаты английских и американских войск, в частности во Вьетнаме (Audy, 1947). В результате, за короткий промежуток времени было описано множество видов и родов тромбикулид. Однако обобщающих работ по систематике этой группы клещей недостаточно, что определяет проблемы диагностики видов, а также практически полное отсутствие работ по их экологии. Актуальные списки видов для разных территорий до не давнего времени практически полностью отсутствовали.

По новейшим данным в Ориентальной области известно 545 видов тромбикулид (Nielsen et al., 2021). В Юго-Восточной Азии отмечено 450 видов из 49 родов, часть из которых общие с другими регионами Азии (Китай, Япония и др.) и Австралии (Stekolnikov, 2021). Различие в числе известных видов в разных регионах Юго-Восточной Азии, скорее, говорит о степени изученности региона, чем о реальных различиях в богатстве фауны. Так фауна Таиланда насчитывает 156 видов тромбикулид, Вьетнама – 105, Лаоса – 28, для Камбоджи указан только один вид. При этом, по мнению А.А. Стекольниковой, в Лаосе реальное число видов несомненно больше, поскольку там находится центр видообразования тромбикулид (Stekolnikov, 2014). Для сравнения фауна тромбикулид в соседних странах представлена 204 видами в Индии, 150 – в Малайзии, 149 – в Папуа – Новой Гвинее, 57 – в Непале (Fernandes, Kulkarni, 2003). Наиболее подробно изучена в регионе фауна Китая (48 родов, 453 видов) (Stekolnikov, 2021).

С учетом данных из монографий и частных таксономических статей фауна тромбикулид Вьетнама насчитывает 103–105 видов, паразитирующих на позвоночных (млекопитающих, рептилиях и птицах), среди них на мелких млекопитающих (грызунах, насекомоядных, тупаях) – 82 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). Новых сведений о тромбикулидах Вьетнама опубликовано немного (Châu et al., 2007; Kaluz et al., 2016). В основном исследования были выполнены в 1960-х – 1970-х гг. (Domrow, 1962; Nadchatram, Traub, 1964; Traub, Nadchatram, 1967; Vercammen-Grandjean, Langston, 1976; Hadi, Carney, 1977). Среди них большая часть сведений о тромбикулидах Вьетнама была получена на основании обширного материала по эктопаразитам, собранного И.М. Гроховской во время советско-вьетнамских экспедиций (Гроховская, 1967). В результате был опубликован ряд работ по систематике, фауне и экологии тромбикулид Северного Вьетнама, в том числе описаны новые виды (Шлугер и др., 1960а,б,в, 1961, 1963; Гроховская, Хоэ, 1979). Однако эти работы не лишены недостатков: описания страдают неполнотой (отсутствуют многие диагностические промеры), не выделены типовые экземпляры (Кудряшова, 2004). Отсутствие доступных работ по фауне Вьетнама лишает нас данных о распространении видов на его территории и степени сходства фауны с соседними регионами, лишает исследователей основы для изучения паразито-хозяйинных отношений тромбикулид.

Систематика тромбикулид неоднозначна и запутана. Она строится почти исключительно на морфологических признаках личинок, преимущественно, морфометрических (длина щетинок, щита, ног и т. д.). Несмотря на огромное число известных науке видов тромбикулид, лишь для 3–10% описаны все активные стадии развития (Brennan, Goff, 1977; Кудряшова, 1998). Для некоторых видов, описанных по нимфальной или взрослой стадии, личинки неизвестны (Daniel, Stekolnikov, 2002). Значительное число видов описано по одному экземпляру, что не позволяет оценить границы внутривидовой изменчивости из-за отсутствия данных о разбросе признаков. Работу с тромбикулидами также осложняет малое число определительных таблиц. Как правило для определения видов необходимо пользоваться первоописаниями. В некоторых случаях только статистические методы позволяют решить таксономические проблемы. В частности они применялись при исследовании границ внутривидовой и межвидовой морфологической изменчивости группы видов *Neotrombicula minuta* Schluger, 1966 (Stekolnikov, Klimov, 2010). Также для видовой диагностики был успешно применен метод геометрической морфометрии (метод лэндмарков), хотя он был применен к роду, где виды и так хорошо различаются (Sungvornyothin et al., 2019).

В связи с вышесказанным, поиск молекулярных признаков – одна из необходимых задач в исследовании тромбикулид, в частности, для изучения границ внутривидовой и межвидовой изменчивости. Однако в этой области опубликовано немного работ (Moniuszko, Zaleśny, Małol, 2015; Kumlert et al., 2018).

В основном, в качестве ДНК-маркеров для идентификации видов тромбикулид использовали фрагменты гена 18S рРНК (Foley et al., 2013; Park et al., 2015), а также COI (Korkusol et al. 2010; Stekolnikov et al., 2014; Kumlert et al., 2018; Sungvornyothin et al., 2019; Zajkowska, Małol, 2022).

Молекулярная видовая диагностика личинок тромбикулид (Zajkowska, Małol, 2022) и других активных стадий (Shaw, 2010; Moniuszko, Shatrov, Małol, 2017) используется, однако не всегда успешна из-за недостаточного числа нуклеотидных последовательностей и ошибок в базах данных (Antonovskaia, 2018). При сборе личинок или нимф в природе часть особей из популяции идентифицируют молекулярными методами, а остальных – изготовив постоянные микропрепараты (Söller et al., 2001; Perato et al., 2010; Stekolnikov et al., 2014). Однако при наличии смеси видов в пробе, увеличивается вероятность получения ошибочных результатов при секвенировании. В связи с этим, наиболее подходящий способ – выделение ДНК из каждой особи в отдельности (Moniuszko et al., 2015; Park et al., 2015; Zajkowska et al., 2018; Zajkowska, Małol, 2022). При работе с культурами известных видов тромбикулид проблема видовой идентификации не возникает, поскольку есть достаточный материал для морфологической, и молекулярной идентификации (Shao et al., 2005, 2006).

Несмотря на некоторый прогресс в изучении молекулярных признаков тромбикулид, морфологические работы (качественные переописания видов, ревизии и фаунистические исследования) по-прежнему необходимы как первый этап, предвещающий молекулярно-генетические исследования.

1.5. Тромбикулиды как переносчики лихорадки цуцугамуши

Клещи семейства Trombiculidae – единственные специфические переносчики возбудителя лихорадки цуцугамуши, *Orientia tsutsugamushi*. Заболевание в основном протекает в мягкой или умеренно тяжелой форме (Taylor et al., 2015). Лихорадочный синдром обычно сопровождается головная боль, боли в мышцах, конъюнктивит, макулопапулезная сыпь, а также кашель, желудочно-кишечные проявления и увеличение лимфатических узлов, временная потеря слуха (Parola, Raoult, 2006; Jeong et al., 2007; Paris et al., 2013). Первичный аффект может проявляться в виде струпа (7–97% случаев) в месте укусов клещей, которые обычно безболезненны (Watt, Parola, 2003; Paris et al., 2013).

Возбудитель вызывает воспалительные реакции в кровеносных сосудах и внутренних органах, особенно в почках, легких и ЦНС. При серьезных случаях течения заболевания могут возникать менингиты, кровотечения в пищеварительном тракте, острая почечная недостаточность, респираторная недостаточность и пневмония, гипотензивный шок, нарушения свертываемости крови (Parola, Raoult, 2006; Paris et al., 2013; Jamil et al., 2015). Предполагается, что повторное заражение другим штаммом *O. tsutsugamushi* приводит к более тяжёлому течению болезни (Kramme et al., 2009). Смертность от лихорадки цуцугамуши без лечения колеблется в широких пределах: от <1% до 50% заболевших (Chattopadhyay, Richards, 2007), медиана – около 6% (Taylor et al., 2015).

Особое внимание лихорадка цуцугамуши привлекла в середине прошлого века во время вооруженных конфликтов в Японии и Индокитае. Это заболевание было вторым по значимости после малярии для иностранных военных, присутствовавших в регионе в то время (Hendershot, Sexton, 2009; Luce-Fedrow et al., 2018). Во Вьетнаме не менее 10% лихорадящих американских солдат были инфицированы *O. tsutsugamushi* (Deller, Russel, 1967; Low et al., 2020). В настоящее время современные методы лечения позволяют сильно снизить летальность инфекции. Тем не менее значение лихорадки цуцугамуши для человека сохраняется, поскольку в мире регулярно регистрируют случаи этого заболевания (Bonell et al., 2017), а также новые природные очаги (Yao et al., 2019). Лихорадку цуцугамуши относят к недооцененным риккетсиозам и возвращающимся инфекциям. Помимо природных очагов, отмечены заболевания на урбанизированных территориях (Park et al., 2015).

Лихорадка цуцугамуши долгое время считалась эндемичной для обширного региона, прилегающего к западному побережью Тихого океана, Южной Азии и Австралии (Kelly et al., 2009) (рис. 2). Однако в последние годы появились данные о существовании очагов на других континентах – в Южной Америке и, вероятно, в Африке (Horton et al., 2016; Maina et al., 2016; Weitzel et al., 2016; Ehounoud et al., 2017; Kocher et al., 2017). Для очагов лихорадки цуцугамуши характерно мозаичное распространение (Cosson et al., 2015; Weitzel et al., 2016; Ehounoud et al., 2017). На распределение очагов влияют климатические факторы (влажность и температура), а также тип растительности (Wu et al., 2016; Bhopdhornangkul et al., 2021).

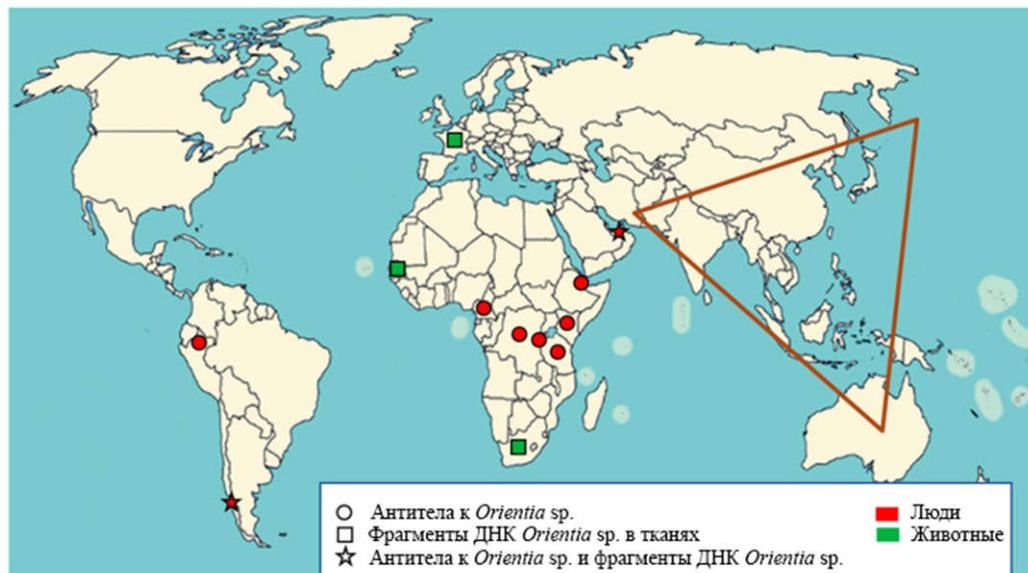


Рисунок 2. Карта распространения видов рода *Orientia*. Показаны новейшие точки находок, а также основная эндемичная территория, «треугольник цуцугамуши» (Jiang, Richards, 2018).

Лихорадка цуцугамуши впервые официально зарегистрирована во Вьетнаме в 1915 году (Richards, Jiang, 2020), однако основные исследования начались в начале XXI века. Большинство работ сосредоточены на изучении серопозитивности людей к возбудителю, генетического разнообразия *O. tsutsugamushi* в крови больных, клинической картины заболевания и методов диагностики (Kramme et al., 2009; Duong et al., 2013; Luong, 2014; 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 Северном Вьетнаме доля серопозитивных людей среди пациентов с лихорадочным синдромом составляет 29–41% (Nadjm et al., 2014; Hamaguchi et al., 2015; Trung, Hoi, Cuong, et al., 2019; Trung, Hoi, Dien, et al., 2019). У 40% (237/549) пациентов госпиталя в Ханое с острым лихорадочным синдромом (исключая больных малярией и лихорадкой денге) диагностирована лихорадка цуцугамуши, что позволяет предположить, что лихорадка здесь обычное заболевание (Hamaguchi et al., 2015; Trung, Hoi, Dien, et al., 2019). Доля серопозитивных людей среди городских (Ханой) и сельских жителей (пригород Ханоя, район Бави) значительно не различается (порядка 1,1%) (Trung et al., 2017; Xu et al., 2017). Уровень серопозитивности людей в Центральном и Южном Вьетнаме не изучен, однако болезнь в этих регионах присутствует. Данные по общей заболеваемости во Вьетнаме фрагментарны и не отражают реальную эпидемиологическую картину (Nguyen et al., 2017; Xu et al., 2017; Trung et al., 2019).

Возбудитель лихорадки цуцугамуши *Orientia tsutsugamushi* – облигатная внутриклеточная грамм-отрицательная бактерия, обычно поражает клетки эндотелия, макрофаги и гранулоциты (Tamura et al., 1995; Luce-Fedrow et al., 2018). *O. tsutsugamushi* характеризуется высоким генетическим разнообразием, пластичностью и широким спектром антигенных свойств, что проявляется в различной клинической картине заболевания и трудностях диагностики (Parola, Raoult, 2006; Duong et al., 2013; Wongprompitak et al., 2015; Kim et al., 2017; Kala et al., 2020). Изначально были известны три серотипа *O. tsutsugamushi*: Карп, Gilliam, Kato. В настоящее время выделяют несколько групп генотипов: Карп, Saitama, Kuroki, TA753 (Tai), Gilliam, Kato, Kawasaki, Japan Gilliam, Shimokoshi, Boryong (Kelly et al., 2009; Duong et al., 2013), однако многие штаммы *O. tsutsugamushi* не могут быть отнесены ни к одной из этих групп (Luce-Fedrow et al., 2018).

Исследования паразитарной системы лихорадки цуцугамуши во Вьетнаме были сосредоточены в основном на возбудителе, *O. tsutsugamushi*. Изучение разнообразия генотипов *O. tsutsugamushi* проведено на клиническом материале – крови больных людей. Во Вьетнаме преобладает генотип Карп, который является обычным в Японии, Корее, Китае и Юго-Восточной Азии (Le Viet et al., 2017). На севере страны, помимо Карп, часто встречаются геногруппы Kato и Gilliam, реже другие генотипы (например, TA763) (Nguyen et al., 2017; Trung, Hoi, Cuong, et al., 2019). В центральной части Вьетнама (провинция Quang Nam) показана совместная циркуляция 5 генотипов (Карп, Kawasaki, Gilliam (JG-v и TG-v), TA716, TA763) (Duong et al., 2013; Le Viet et al., 2017). В центральных провинциях отмечено высокое разнообразие циркулирующих генотипов *O. tsutsugamushi* (Duong et al., 2013; Le Viet et al., 2017).

Тромбикулиды играют главную роль в поддержании очага лихорадки цуцугамуши. Предполагают, что циркуляция *O. tsutsugamushi* возможна при высокой численности личинок (Traub, Wisseman, 1968). Доказанными переносчиками *O. tsutsugamushi* в Юго-Восточной Азии служат виды рода *Leptotrombidium* (Lerdthusnee et al., 2002) – наиболее крупного в семействе Trombiculidae (Stekolnikov, 2013). Зараженность тромбикулид *O. tsutsugamushi* отмечена для не менее 50 видов преимущественно из рода *Leptotrombidium* (Elliott et al., 2019, 2021), при этом в клещах могут находиться два штамма одновременно (Takhampanya et al., 2018). На человека в лабораторных условиях нападают лишь некоторые виды этого рода (Shirai et al., 1982). Естественная зараженность тромбикулид *O. tsutsugamushi*, собранных с животных, колеблется в значительных пределах у разных видов и в разных популяциях (0,8%–10%) (Ree et al., 1992; Tanskul et al., 1994; Frances et al., 1999; Lee et al., 2012; Zhang et al., 2013).

В Северном Вьетнаме зараженность *L. deliense* составляла 10% (Lan Anh et al., 2020), в Южном – 1,7% (Binh et al., 2020). В Японии зараженность *L. pallidum* составляла 50% в очагах лихорадки (в местах высокой заболеваемости людей), вне очагов – 3,8%. У голодных личинок, собранных в природе с растительности, уровень зараженности составлял 5,7% (Таиланд) (Elliott et al., 2021). Концентрация возбудителя максимальная в слюнных железах личинки, причем бактерии присутствуют во всех тканях, кроме мышц (Roberts et al., 1975; Wright et al., 1984; Kadosaka, Kimura, 2003; Takhampunya et al., 2016).

Тромбикулиды служат также резервуарами инфекции в природных очагах заболевания, поскольку способны длительное время сохранять возбудителя заболевания с помощью механизмов трансфазовой и трансвариальной передачи (Frances et al., 2001; Lerdthusnee et al., 2002; Phasomkusolsil et al., 2009; Takhampunya et al., 2016). У взрослых особей риккетсии находятся в овариолах и выростах кишечника (Wright et al., 1984). Трансфазовая и трансвариальная передача, а также наличие возбудителя у голодных личинок доказаны в основном для видов из рода *Leptotrombidium*, которые способны длительно сохранять *O. tsutsugamushi*, в течение как минимум 45 лабораторных поколений (Hastriter et al., 1987). Уровень успешной трансвариальной передачи как правило высокий, 62–100% в лабораторных условиях, но может снижаться в последующих поколениях (Frances et al., 2001; Lerdthusnee et al., 2003; Phasomkusolsil et al., 2009).

O. tsutsugamushi может влиять на жизнедеятельность видов рода *Leptotrombidium*: изменение сроков развития и питания личинок, а также вызывать уменьшение количества яиц (Frances et al., 2001; Phasomkusolsil et al., 2012). В инфицированных линиях соотношение полов в потомстве сдвинуто в сторону самок, или состоит только из самок (Rarpmund et al., 1969; Roberts et al., 1977). При обработке клещей антибиотиками или в линиях, где отсутствовала трансвариальная передача, в потомстве появляются самцы (Takahashi et al., 1994; Phasomkusolsil et al., 2009) Наличие инфицированных самцов в зараженных линиях – редкое явление, которое отмечено только у *L. imphalum* и *L. pallidum* (Phasomkusolsil et al., 2012).

Участие **мелких млекопитающих** в поддержании очага лихорадки цуцугамуши выражается в том, что они служат прокормителями личинок тромбикулид и резервуарами инфекции, хотя механизм поддержания циркуляции возбудителя остается до конца не выясненным. *O. tsutsugamushi* была выделена из многих видов грызунов (Elliott et al., 2019), в том числе синантропных (Zhang et al. 2013). Во Вьетнаме *O. tsutsugamushi* была обнаружена в крысах *Rattus* в Ханое (Hotta et al., 2016), а также в мелких млекопитающих из родов *Mus*, *Rattus* и *Leopoldamys* в Северном Вьетнаме (Lan Anh et al., 2020). В среднем

около 12–14% исследованных мелких млекопитающих были носителями *O. tsutsugamushi* (Lerdthusnee et al., 2003). Уровень зараженности отдельных популяций мелких млекопитающих может варьировать, например, 1,5–10,6% в Таиланде (Lerdthusnee et al., 2003). При этом роль птиц как резервуаров возбудителя в очагах практически неизвестна, хотя они также служат прокормителями личинок тромбикулид (Châu et al., 2007; Kaluz et al., 2016; Elliott et al., 2019).

При попадании *O. tsutsugamushi* в организм грызунов у разных видов наблюдается различный иммунный ответ, и симптомы заболевания могут отсутствовать даже при высоком титре антител (Frances et al., 2000; Coleman et al., 2003). Некоторые виды рода *Rattus* способны сохранять живые риккетсии в течении нескольких месяцев, в отличие от бандикот (*Bandicota savilei*), сильный иммунный ответ которых элиминирует инфекцию в течение 2–3 недель (Tanskul et al., 1994; Frances et al., 2000).

Для заражения животного может быть достаточно питания единственной личинки краснотелкового клеща (Frances et al., 2000). Процент передачи *O. tsutsugamushi* хозяину в лабораторных культурах видов рода *Leptotrombidium* составляет 7–88% (до 100%) и зависит от численности клещей на хозяине (Traub et al., 1975; Lerdthusnee et al., 2002, 2003). Для *Apodemus agrarius* была показана корреляция сезонной динамики серопозитивности и численности личинок *L. pallidum* на животных (Ree et al., 1991). Вероятность передачи возбудителя может также зависеть от толщины кожного покрова хозяев (Shatrov, Kudryashova, 2006).

Успешность передачи возбудителя от зараженного животного личинкам *Leptotrombidium* в одних лабораторных экспериментах может достигать 60–100% (Traub et al., 1975; Dohany et al., 1978), в других составлять 1,2%–33,3% случаев (Walker et al., 1975; Takahashi et al., 1994). Личинки питаются однократно, не меняя прокормителя, поэтому большое значение приобретает наличие механизма транспиальной передачи (co-feeding) *O. tsutsugamushi* при одновременном питании личинок тромбикулид (Frances et al., 2000). Длина стилостома личинок тромбикулид также может служить одним из факторов, определяющих эффективность переносчика (Takahashi et al., 1994; Shatrov et al., 2014). Виды *Leptotrombidium fletcheri*, *L. arenicola*, *L. deliense* образуют длинные стилостомы мезенхимного типа, которые погружаются в дерму и вызывают сильное воспаление (Shatrov, 2009; Shatrov et al., 2014).

Структура и расположение очагов лихорадки цуцугамуши могут меняться в течение времени. В Японии на примере нескольких очагов была показана динамика мозаичности: участки с инфицированными личинками *L. pallidum* перемещались и уменьшались (Misumi et al., 2002). В Приморье в течение сорока лет произошло

сокращение уровня зараженности переносчиков в очаге (Кулагин, Тарасевич, 1972; Urakami et al., 1999), хотя новейших опубликованных данных о его состоянии нет. Временная динамика может быть связана с изменениями видового состава тромбикулид вследствие антропогенных изменений природных ландшафтов (Traub, Wisseman, 1974).

Наличие очагов может быть связано с биотопической приуроченностью видов-переносчиков, а также с агрегированным распределением личинок на территории. В зависимости от биотопов или ландшафтов, в которых существует очаг, может меняться спектр переносчиков *O. tsutsugamushi*: например, в Китае вид *L. deliense* найден в основном на равнинах, *L. scutellare* – в гористой местности (Peng et al., 2015). Наиболее изучен основной переносчик, *L. deliense*. Известно, что этот вид часто достигает высокой численности на травянистых и кустарниковых участках, образовавшихся после вырубки первичных лесов (Traub, Wisseman, 1974). Возможно на высокую численность *L. deliense* влияет также широта паразитарных связей этого вида (Traub, Wisseman, 1968).

Сезонная динамика заболеваемости лихорадкой цуцугамуши (Япония, Южная Корея, Китай, Тайвань, Таиланд, Бирма, Индия) может быть связана как с поведением людей (сезонные сельскохозяйственные работы, экотуризм среди городских жителей, невнимательность к защитным мерам против клещей), так и с колебаниями численности тромбикулид рода *Leptotrombidium*. Пики заболеваемости в тропическом климате могут коррелировать с сезоном дождей (например, Вьетнам) или с окончанием дождливого сезона и началом зимы (например, Таиланд) (Frances et al., 1999; Suputtamongkol et al., 2009; Namaguchi et al., 2015).

Климатические условия и особенности экологии видов-переносчиков формируют сложную картину как мозаичности очагов, так и вспышек заболеваемости в течение года.

Завершая обзор литературы, можно сделать следующее заключение. Юго-Восточная Азия характеризуется высоким видовым разнообразием тромбикулид и их основных хозяев, мелких млекопитающих. В XX веке, в связи с высокой значимостью лихорадки цуцугамуши в период военных действий, тромбикулиды этого региона активно изучались. Тем не менее, существует недостаток обобщающих таксономических работ, определительных ключей, нередко в первоописаниях видов не хватает важных диагностических признаков, что создает сложности для видовой идентификации тромбикулид.

Локальные фауны Юго-Восточной Азии изучены в разной степени. Вьетнам, который характеризуется высоким разнообразием природных условий, изучен фрагментарно. По сравнению с фаунами Таиланда и Китая на территории Вьетнама

известно гораздо меньше видов, но есть основания предполагать, что реальное видовое богатство страны намного выше. Изучение фауны Вьетнама позволит сделать выводы о фауне Лаоса и Камбоджи, а также расширить ареалы видов, известных только с территории Китая.

Знания о биологии и экологии тромбикулид в настоящее время фрагментарны, и во многом основаны на работах середины XX века. Различия в численности и встречаемости личинок тромбикулид на хозяевах определяются сложным взаимодействием факторов: внешней средой (сезонные колебания численности тромбикулид), биотопической приуроченностью тромбикулид и особенностями биологии хозяина (поведение, физиологическое состояние). Иными словами, неясно, что определяет наблюдаемые закономерности в распределении клещей – биотоп, хозяин или ряд случайностей. Имеющиеся в литературе данные фрагментарны и частично противоречивы. Во многом, особенности распределения тромбикулид были изучены на примере видов, имеющих медицинское значение. Только в последние десятилетия появились новые работы, посвященные экологии разных видов, которые паразитируют на рептилиях, птицах и рукокрылых. Экология тромбикулид, паразитирующих на млекопитающих, исследована в меньшей степени.

Во Вьетнаме основные исследования паразитарной системы лихорадки цуцугамуши сосредоточены на исследовании возбудителя, *O. tsutsugamushi* (диагностика, генетическое разнообразие, серопозитивность), в то время как переносчики и резервуары инфекции практически не изучены.

Все вышесказанное определило цель настоящего исследования – провести комплексное исследование тромбикулид, паразитирующих на мелких млекопитающих во Вьетнаме: изучить их видовой состав, особенности паразито-хозяинных отношений, а также участие в паразитарной системе лихорадки цуцугамуши.

Глава 2. Физико-географическое описание района исследования

Вьетнам располагается в восточной части Индокитайского полуострова вдоль Южно-Китайского моря и занимает сравнительно небольшую и узкую территорию, сравнимую по площади с Норвегией. Протяженность территории Вьетнама с севера на юг составляет 1650 км, с запада на восток – от 50 (в центральной части) до 600 км (Dukier et al., 2021). С севера Вьетнам граничит с Китаем, с запада – с Лаосом и Камбоджой. Территория Вьетнама также включает небольшие острова в Южно-Китайском море и Сиамском заливе. Район нашего исследования (происхождения материала) включал провинции в Северном, Центральном и Южном Вьетнаме (за исключением региона дельты Меконга), а также прилегающие острова, Фукуок и Коншон (рис. 3).

Основной элемент рельефа во Вьетнаме – это горные и холмистые ландшафты (рис. 3). Горы, плато и плоскогорья занимают более 75% территории (Кузнецов, Свитич, 2015). Долины рек и равнины занимают сравнительно небольшую территорию. На севере Вьетнама располагаются горные системы с известняковыми плато, которые являются продолжением Юньнана, в центральной части – карстовые массивы. Горный рельеф в основном пролегает с северо-запада на юго-восток. От северной границы на юго-восток пролегает хребет Хоангльеншон, который образует водораздел между реками Красной (Хонгкха) и Черной (Да). Здесь находятся несколько пиков высотой более 2500 м. Далее к западу располагается серия более низких параллельных хребтов. Вдоль западной границы Вьетнама (граница с Лаосом и Камбоджей) находятся протяженные Аннамские горы (Чыонгшон), которые постепенно понижаются к долине реки Меконг. Северная их часть представляет собой серию гряд, протянувшихся к побережью, реки стекают оттуда в юго-восточном и восточном направлении. Южная часть представлена обширными плато высотой 500–1000 м (Тайнгуен), а также хребтами, нагорьями и долинами (Кузнецов, Свитич, 2015). С этих плато стекают многочисленные реки бассейна Меконга. Холмистые ландшафты ниже 500 м составляют около 45% площади Вьетнама, а выше – порядка 30% (Кузнецов, 2006). Среди крупных элементов рельефа на территории Вьетнама можно выделить две обширные равнины, сформированные дельтами рек Меконг на юге и Красной реки на севере, а также узкую прибрежную равнину с дельтами относительно небольших рек, разделенную отрогами горных хребтов (Кузнецов, Свитич, 2015; Абрамов, 2017). Почти все границы провинций проходят по речным руслу.

Наиболее распространенные почвы во Вьетнаме – ферралитные, что характерно для влажных тропических лесов. Среди других типов почв выделяют аллювиальные, заболоченные, мангровые, засоленные и другие. Для равнинных ландшафтов характерны аллювиальные или болотно-аллювиальные почвы, для горных – преобладание

ферраллитных красноземов и желтоземов разной мощности и каменистости. Из-за активных процессов почвообразования складываются мощные почвенные профили (Кузнецов, 2006; Кузнецов, Свитич, 2015).

Вьетнам располагается в тропическом поясе Северного полушария. Южные и центральные области характеризуются тропическим климатом с ярко выраженным сухим сезоном (тропический климат саванн и муссонный климат), северные – субтропическим океаническим климатом (Asia Köppen Climate Classification Map). В целом для Вьетнама характерны высокие температуры (среднегодовая температура воздуха от +23 до +27 °С в зависимости от региона) и относительная влажность воздуха (среднегодовая влажность воздуха 82–88%) (Кузнецов, Свитич, 2015). Наибольшее количество осадков наблюдается в теплое время года. Южные области (к югу от 13° ю.ш.) характеризуются отчетливой сменой влажного (апрель-май-октябрь), когда выпадает до 90% годовой нормы осадков, и сухого сезонов (ноябрь-март). В центральных областях зимой в основной влажно и тепло, господствует северо-восточный пассат с обильными осадками. Лето жаркое и сухое, длится с июня по ноябрь, принося с собой юго-западные муссоны («лаосский ветер»). На севере (к северу от 18° с.ш.) сменяется четыре сезона: сухой и прохладный (ноябрь-январь), влажный и прохладный (январь-апрель), сухой и жаркий (апрель-июнь), влажный и жаркий (июнь-октябрь) (Кузнецов, 2006). С февраля по март часты морозящие дожди, когда относительная влажность повышается до 95%. Температура в январе на севере в среднем от +17 до +20 °С. Во Вьетнаме циклы зачастую не годовые, т. е. составляют не 12 месяцев, в связи с чем в один и тот же сезон в разные годы фенология может существенно различаться.

Значительная часть территории покрыта влажными тропическими лесами (в основном в горах), на юге, где осадков гораздо меньше, встречаются редкостойные тропические леса. До сих пор сохранились участки первичных тропических влажных лесов (Кузнецов, Свитич, 2015). Различия в климатических условиях в разных частях страны определяют основные типы лесов (вечнозеленые дождевые тропические леса Северного Вьетнама, полулистопадные, вечнозеленые тропические леса Центрального Вьетнама, листопадные, полулистопадные и вечнозеленые тропические леса Северного Вьетнама). Леса зачастую имеют сложное строение с 4–5 ярусами и большим разнообразием деревьев, лиан, папоротников и кустарников. В приморской зоне произрастают мангровые леса, в низменностях – рощи кокосовых пальм, на плато на юго-западе – редкостойные диптерокарповые леса с ярусом жестких трав и бамбука. На севере и юге большие площади занимают бамбуковые леса. На месте вырубок лесов распространены антропогенные трансформированные ландшафты с кустарниковыми и

саванноподобными формациями (рисовые поля, травянистые пустоши, рощи из бамбуков, бананов, плантации древесных плодовых культур и кустарников и т. д.) (Кузнецов, 2006).

Во Вьетнаме также выражена высотная поясность. Нижние пояса гор (до высот 600–1000 м) покрыты муссонными тропическими лесами, выше (1000–1400 м) располагаются широколиственные и смешанные горные леса с преобладанием магнолиевых, букоцветных, чайных, кипарисовых, сосновых, подокарповых, березовых, кленовых, лавровых и рододендровых (Кузнецов, Свитич, 2015).

Флору Вьетнама можно рассматривать как переходную между субтропической флорой Южного Китая и тропической флорой Индии и Малайзии (Лавров, 1965). Тропические виды произрастают в основном на равнинах, холмогорьях, реже в низкогорьях. Субтропические виды встречаются на высотах более 700 м н. у. м. и на севере Вьетнама (Кузнецов, 2006).

Таким образом, Вьетнам характеризуется высокой неоднородностью рельефа, климата, гидрологии, почв, что выражается в мозаичном распределении растительности. Мозаичность растительности зачастую еще более усугубляется вмешательством хозяйственной деятельности человека (Кузнецов, 2006).

Глава 3. Материалы и методы

3.1 Сбор материала

Материал (личинки тромбикулид) был собран во время экспедиций во Вьетнам. Также были собраны клещи с мелких млекопитающих из спиртовых коллекций Зоологического музея МГУ имени М.В. Ломоносова (1978–2015 гг.), в частности, материалы А.Е. Балакирева (2011-2016 г), как депонированные в фондах музея, так и переданных лично (табл.1, 2, рис. 3, Приложение: табл. П1.). Экспедиции проходили на базе Совместного Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского и технологического центра (Тропический центр) (темы Эколан М 1.1. «Эпизоотология и эпидемиология новых и возвращающихся актуальных антропозоонозных инфекций» и Эколан Э 1.2. «Сохранение, восстановление и устойчивое использование тропических лесных экосистем на основе изучения их структурно-функциональной организации»). Сбор материала проводили сотрудники ЦНИИ эпидемиологии Роспотребнадзора (М.В. Федорова, Л.С. Карань), МГУ имени М.В. Ломоносова (Ю.В. Лопатина) и Тропического центра (В.В. Сунцов, А.Е. Балакирев) (2011, 2014, 2015, 2017, 2019 гг.). Непосредственно автором материал был собран во время совместных экспедиций с Ю.В. Лопатиной и А.Е. Балакиревым в 2017 г. (провинция Quảng Bình), 2018 г. (провинции Nghệ An и Tuyên Quang), 2019 г. (Thanh Hoa).

Для построения карт использовали Google Earth PRO, а также онлайн ресурс SimpleMappr (www.simplemappr.net).

Таблица 1. Объем материала

Происхождение	Число осмотренных животных	Видовое разнообразие мелких млекопитающих	Число собранных тромбикулид
Материалы экспедиций	882	48 видов (Rodentia, Scandentia, Soricomorpha)	> 15 000
Сборы А.Е. Балакирева	175	27 видов (отряды Rodentia, Scandentia, Soricomorpha, Erinaceomorpha)	1300
Спиртовая коллекция Зоологического музея МГУ	182	33 вида (отряды Rodentia, Scandentia, Soricomorpha, Erinaceomorpha)	4 000

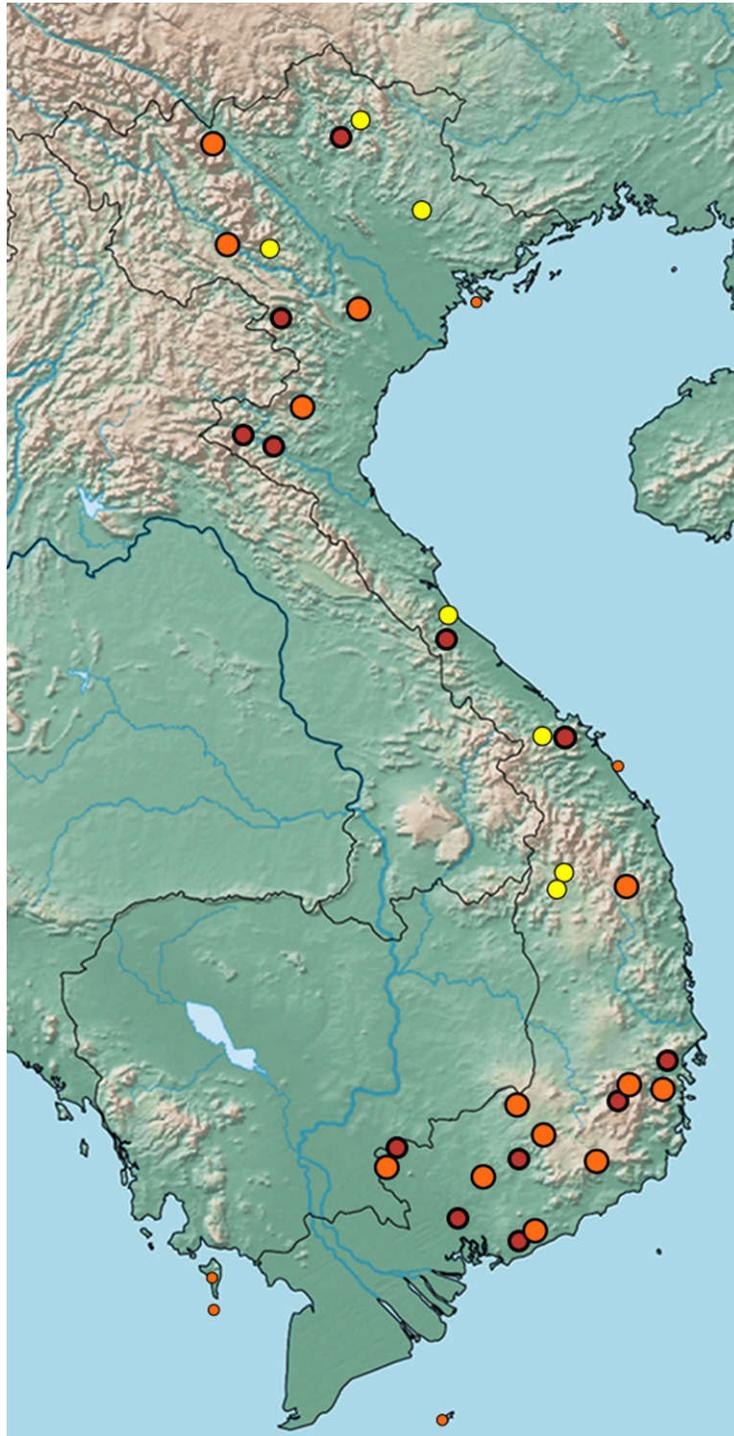


Рисунок 3. Места сбора мелких млекопитающих и тромбикулид во Вьетнаме:

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

Таблица 2. Точки сбора мелких млекопитающих во Вьетнаме

Провинция, район	Локалитет	Координаты, высота над уровнем моря	Год, месяц сбора
Tây Ninh, Tân Biên	Tân Lập Tân Bình нац. парк Lò Gò-Xa Mát	11°41.345'N 106°1.567'E 11°35.476'N 105°54.943'E 11°36.045'N 105°53.971'E	2011, октябрь
Bà Rịa-Vũng Tàu, Xuyên Mộc	Bình Châu Hòa Tân	10°32.150'N 107°12.733'E 10°33.667'N 107°22.583'E?	2011, октябрь
Khánh Hòa, Ninh Hòa	Ninh Sim	12°31.700'N 109 0.350'E	2011, октябрь
Bà Rịa-Vũng Tàu, Xuyên Mộc	зап-к Bình Châu – Phước Bửu	10°32.867'N 107°29.049'E, 68 м	2014, ноябрь
Đồng Nai	нац. парк Đồng Nai (нац. парк Cát Tiên)	11°25.291'N 107°25.532'E	2014, ноябрь
Lâm Đồng	нац. парк Bidoup Núi Bà	12°10.733'N 108°40.733'E, ок. 1400 м	2015, ноябрь
Quảng Bình, Lệ Thủy	окр. Tân Lý окр. Sà Khía Bach Đan	17°5.140'N 106°33.414'E, 145 м 17°4.362'N 106°37.126'E, 150–190 м 17°3.267'N 106°34.750'E, 150 м	2017, март
Nghệ An, Tương Dương, Hòa Bình, окр. заповедника Pù Mát	Tam Hợp (Tam Đình) Хоóng Con Lưu Phong	19°10.819'N 104°35.954'E, 129 м 19°15.129'N 104°19.025'E, 141 м 19°14.124'N 104°17.655'E, 186 м	2018, апрель
Tuyên Quang, Na Hang	Sơn Phú (Na Con) Khong May	22°24.299'N 105°30.127'E, 295 м 22°23.001'N 105°20.294'E, 102 м	2018, апрель
Thanh Hoa, Muong Lat	Suoi Phai Phu Nhi	20°34.053'N 104° 36.054 E, 315 м 20°33.915'N 104° 37.721 E, 196 м	2019, апрель
Thừa Thiên-Huế, Nam Đông	Khe Tre Thuong Long	16° 9'52.82"N 107°43'14.72"E 16° 4'9.12"N 107°37'33.12"E	2019, декабрь
Сборы из коллекции А.Е. Балакирева			
Son La Province, Phú Yên	Mường Thái Yen Bai перевал Lung Lo Muong Coi	21°21'24.18"N 104°41'37.79"E 21°20'56.69"N 104°45'40.00"E, ок. 569 м 21°18'15.42"N 104°44'25.54"E	2011, декабрь
Lạng Sơn	Hữu Liên Lam Dat	21°37'7.73"N 106°22'33.05"E, ок. 200 м	2012, июнь
Kon Tum	нац. парк Chư Mom Ray	14°28'00"N 107°38'00"E	2014, ноябрь
Kon Tum	Đắk Tô	14°39'6.35"N 107°48'39.98"E	2015, апрель
Quảng Bình	Lệ Thủy	17°14'51.85"N 106°35'48.59"E	2016, февраль-март
Bắc Kạn	нац. парк Ba Bể	22°26'29.46"N 105°36'0.22"E	2016, июнь

Животных отлавливали как в антропогенных (на полях, рисовых чеках, вблизи построек, на придомовых территориях и в домах), так и в природных биотопах (в тропическом лесу) (рис. 4). Для сбора животных в природе использовали стандартные методы (ловушки-живоловки) (рис. 5). Все работы с дикими животными в природе (отлов, очёс, забор крови) проводились в соответствии с требованиями МУ 3.1.1029-01 «Отлов, учет и прогноз численности мелких млекопитающих и птиц в природных очагах инфекций» и СП 1.3.3118-13 «Безопасность работы с микроорганизмами I–II групп патогенности (опасности)». После эвтаназии зверьков помещали в отдельные мешочки и крепко завязывали. Всех животных взвешивали и измеряли по стандартной методике (длина тела, хвоста, ушей), записывали пол и возраст. Видовую идентификацию мелких млекопитающих проводили специалисты-териологи: д. б. н. В.В. Сунцов, к. б. н. А.Е. Балакирев (ИПЭЭ РАН).

Каждый зверек был осмотрен под бинокулярным микроскопом. Личинок тромбикулид собирали со всех участков тела животных (рис. 6). Для сбора тромбикулид отрезали фрагмент кожи животных с прикрепленными клещами или собирали кисточкой ползающих личинок. Собранных тромбикулид фиксировали в 80% растворе этилового спирта. В случае работы со спиртовыми сборами мелких млекопитающих в Зоологическом музее МГУ и в коллекции А.Е. Балакирева, животных доставали из спирта и осматривали под бинокулярным микроскопом. Клещей снимали с помощью тонкой иглы и помещали в пробирки с 80% раствором спирта.

Для изучения зараженности животных *O. tsutsugamushi* их вскрывали стерильными инструментами (скальпель, ножницы, пинцет). Материал для молекулярных исследований (фрагменты органов – легкие, селезенка, печень, почки, иногда головной мозг) фиксировали в 70% этаноле в пластиковых пробирках, за исключением 2011 года, когда часть материала замораживали. Фрагменты органов каждого животного (кроме головного мозга) помещали в одну пробирку.



1.



2.



3.



4.



5.



6.



7.



8.

Рисунок 4. Природные (1–5) и антропогенные (6–8) биотопы, в которых происходил отлов мелких млекопитающих.



Рисунок 5. Живоловки, использованные для отлова животных.



Рисунок 6. Локализация личинок тромбикулид в ушах мелких млекопитающих.

3.2. Идентификация тромбикулид

Всего было определено 4703 личинок тромбикулид. Для определения вида изготавливали постоянные препараты клещей в жидкости Фора-Берлезе по стандартной методике (Брегетова, 1956). Материал изучали под микроскопом «Микромед-3 Professional» с фазово-контрастным устройством (ФКУ-3), а также при помощи подсоединенной к микроскопу камеры ToupCam TP705100A (ToupTek Photonics Co., China). Промеры личинок выполняли с помощью окуляр-микрометра или на снимках в откалиброванной программе ToupView (<http://www.touptek.com/>) или ImageJ (Fiji) (Schindelin et al., 2012). Для части объектов была проведена послойная съемка важных для видовой диагностики частей идиосомы.

Систематика тромбикулид строится почти исключительно на морфологических признаках личинок (рис. 7–9, табл. 3). При определении видов применяли набор стандартных промеров скутума, ног, щетинок идиосомы (плечевых, дорсальных, вентральных) (Кудряшова, 1998), а также другие признаки: форма скутума, хетотаксия

ног, пальп и идиосомы и т. д. (Goff et al., 1982; Кудряшова, 1998; Stekolnikov, 2013). Для определения родов и видов в основном использовали данные из первоописаний видов и родовых ревизий (например, 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.).

Таблица 3. Некоторые признаки, используемые для идентификации видов тромбикюлид
(по: Кудряшова, 1998; Stekolnikov, 2013)

Признак	Значение
fPp	формула опушенности пальп. Характер опушения щетинки на бедре, колене и трех щетинок на голени (дорсальная, латеральная, вентральная): N – гладкая, B – опушенная, b – с одной ветвью/волоском
Pc	число зубцов когтя пальп
Ga	опушенная или гладкая галеальная щетинка
fГ	число опушенных щетинок (B) на лапке пальп, наличие гладкой субтерминальной щетинки (S)
pa	длина передней пары ног
pm	длина средней пары ног
pp	длина задней пары ног
Ip=pa+pm+pp	индекс ног (условный относительный размер личинки)
S	длина соленидия на лапке передней пары ног
ga (Gn)	число genualae на колене I
gm	число genualae на колене II
gp	число genualae на колене III
tp	число tibialae на голени III
MT	число mastitarsalae на лапке III
Mt	число mastitibiale на голени III
MG	число mastigenualae на колене III
MF	число mastifemoralae на telofemur III
fCx	формула коксальных щетинок, указывает их число на коксах I, II, III
fDS	формула спинных щетинок идиосомы по рядам, начиная с плечевых
VS	число вентральных щетинок

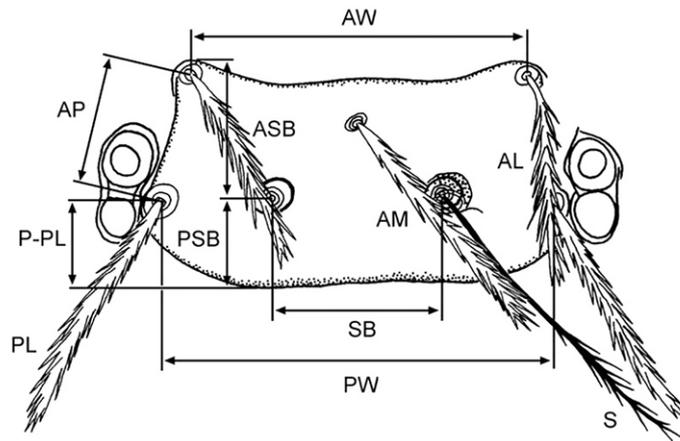


Рисунок 7. Стандартные промеры щитка тромбикулид (по: Stekolnikov, 2013):

- AW расстояние между основаниями переднебоковых щетинок (AL)
- PW расстояние между основаниями заднебоковых щетинок (PL)
- SB линия, соединяющая основания сенсилл, и ее длина
- ASB расстояние от самой выступающей части переднего края щита до SB
- PSB расстояние от SB до самой выступающей части заднего края щита
- SD длина щита (ASB+PSB)
- P-PL расстояние от уровня основания PL до выступающей части заднего края щита
- AP расстояние между основаниями AL и PL
- AM срединная щетинка и ее длина
- AL переднебоковая щетинка и её длина
- PL заднебоковая щетинка и её длина

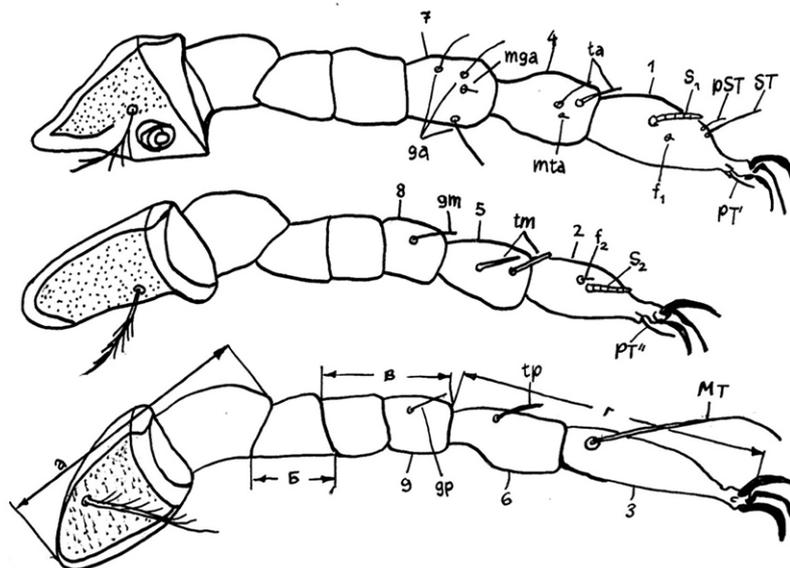
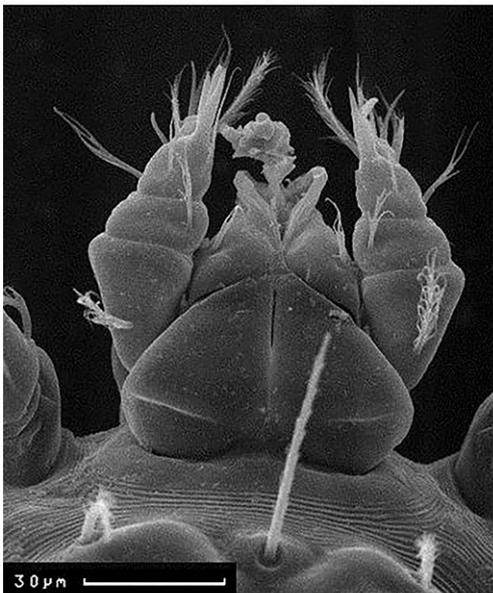
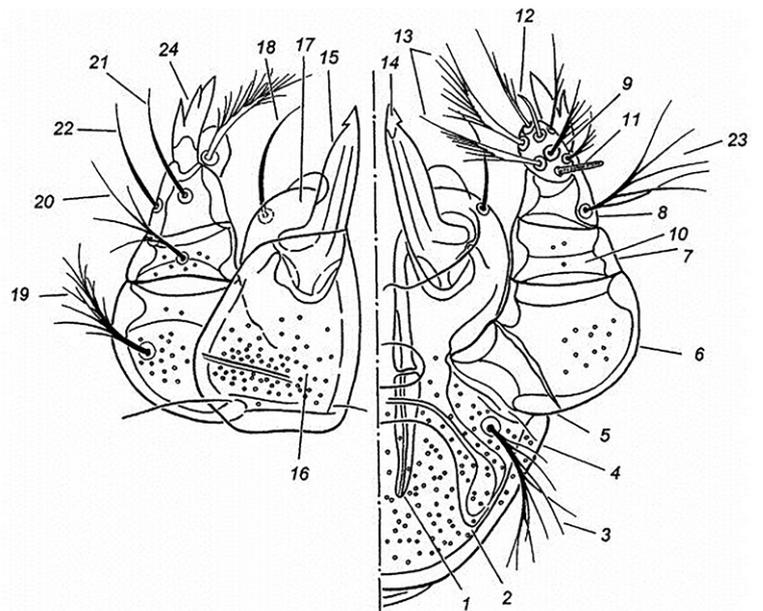


Рисунок 8. Ноги I–III, и их специализированные щетинки и порядок измерения длины ног: 1–3 – лапки, 4–6 – голени, 7–9 – колени; щетинки: PT', PT'' – pretarsale tarsus I–II, ST – subterminalia, pST – parasubterminalia; S₁ и S₂ – соленидии на tarsus I–III, mta – microtibialia голени I, ga, gm, gp – genuale коленей I–III, mga – microgenualia колена I, MT – mastitarsala лапки III; длина ноги III = а + б + в + г (по: Кудряшова, 1998).



А



Б

Рисунок 9. Гнатосома личинок тромбикулид.

А – снимок СЭМ (сканирующий электронный микроскоп);

Б – рисунок *Neotrombicula autumnalis* с дорсальной и вентральной стороны: 1 – хелицеральная аподема; 2 – эпистомальная аподема; 3 – гнатококсовая щетинка; 4 – гнатококса; 5 – вертлуг пальпы; 6 – бедро пальпы; 7 – колено пальпы; 8 – голень пальпы; 9 – лапка пальпы; 10 – склеритное кольцо; 11 – соленидий на лапке пальпы; 12 – эупатидий ζ на лапке пальпы; 13 – опушенные щетинки на лапке пальпы; 14 – треугольная шапочка когтя хелицер; 15 – коготь хелицеры; 16 – базальный членик хелицеры; 17 – боковой край гипостома; 18 – галеальная щетинка; 19 – щетинка бедра пальпы; 20 – щетинка колена пальпы; 21 – дорсальная щетинка голени пальпы; 22 – латеральная (по: Стекольников, 2017).

При подготовке переописаний 18 видов, описанных Е.Г. Шлугер из Вьетнама, использовали материал из коллекции Зоологического музея МГУ. Для выполнения рисунков и фотографий использовали рисовальный аппарат и микроскоп (Leica DM2500 (Leica Microsystems GmbH, Wetzlar, Germany)) и цифровую камеру Leica DMC 4500. Эту часть работы проводили в лаборатории паразитологии Зоологического института РАН совместно с А.А. Стекольниковым.

3.3. Молекулярная диагностика тромбикулид: анализ опубликованных данных

Для того чтобы оценить применимость *COI* в качестве ДНК-маркера для идентификации тромбикулид, нами был проведен анализ последовательностей *COI*, содержащихся в базах данных NCBI (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/>) и BOLDSystems (<http://boldsystems.org/>). Всего в анализ было включено 143 последовательности гена *COI*, принадлежащих представителям родов *Ascoschoengastia*, *Hirsutiella*, *Leptotrombidium*, *Miyatrombicula*, *Neoschoengastia*, *Neotrombicula*, *Walchia*. В качестве внешней группы были выбраны последовательности клещей *Cyta* sp. (Acariformes, Bdellidae) [GenBank: KR102456, KR098677, KR070609, KR100494]. 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). Поддержка ветвей была рассчитана с помощью непараметрического бутстрэп-анализа 1000 (ML) и 10000 (NJ) случайных выборок (Hillis, Bull, 1993). Для построения ML дерева использовали модель GTR+I+G (General Time-Reversible, Gamma-distances with 4 rates, invariable sites) (Tavaré, 1986), рассчитанного 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`. Построенные деревья просматривали с помощью программы FigTree 1.4.3 (<http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>). Чтобы оценить разницу между внутривидовой и межвидовой изменчивостью, нуклеотидные последовательности видов рода *Leptotrombidium* были проанализированы с помощью метода Assemble Species by Automatic Partitioning (ASAP) (Puillandre et al., 2012) с предустановленными параметрами и методом подсчета дистанций K2P.

3.4. Анализ зараженности животных клещами

В работе использованы общепринятые показатели зараженности животных эктопаразитами: встречаемость (индекс встречаемости), индекс обилия (ИО), интенсивность инвазии (ИИ) (Беклемишев, 1961). Доминирующие виды выделяли согласно принятой шкале: >10% – доминанты, 5,1–10% — субдоминанты, <5% — рецеденты (Southwood, 1978). Часть результатов обрабатывали статистически с использованием программы Quantitative Parasitology (QPweb) (Reiczigel et al., 2019).

Анализ данных был проведен в среде программирования R (R Core Team, 2021).

Личинок тромбикулид подсчитывали под бинокулярным микроскопом дважды: сначала в полевых условиях, а далее в лаборатории проверяли численность клещей в каждой пробирке.

В каждой точке сбора оценивали встречаемость (число зараженных животных), интенсивность инвазии (среднее число клещей на всех зараженных животных) и медиану числа клещей у мелких млекопитающих (Bush et al., 1997; Rózsa et al., 2000). Доверительные интервалы для индекса обилия и встречаемости были рассчитаны по методу Блэкера (пакет `BlakerCI`) (Blaker, 2000; Klaschka, 2019), хотя доверительные интервалы рассчитанные другими методами давали схожие результаты (пакет `binom`) (Dogai-Raj, 2014). Для интенсивности инвазии были подсчитаны бутстрэп доверительные интервалы (пакет `bootBCa`) (Rózsa et al., 2000).

Для анализа численности и встречаемости клещей на прокормителях использовали нелинейные регрессионные модели зависимости численности и встречаемости клещей от факторов (предикторов), связанных с параметрами тела хозяина (вид, пол, возраст, длина или вес), а также с образом жизни каждого из видов хозяев (наземный/древесный, синантропность, обитание на полях или в затененных биотопах). В частности, мы выбрали частотные и байесовские обобщенные смешанные модели (`frequentist` or `Bayesian generalized linear mixed-effect models, GLMM`), позволяющие или элиминировать, или учитывать случайные эффекты (пакеты «`glmmTMB`», «`lme4`», «`brms`»). В качестве случайных эффектов (предполагается, что эффект является реализованным значением случайной величины) в такие модели обычно включают год и место сбора.

Численность эктопаразитов на хозяевах обычно имеет ассиметричное распределение с неодинаковой дисперсией. Для таких данных используют модели (`zero-inflated models`) с пуассоновским распределением, а также распределения, учитывающие избыточную дисперсию (`overdispersion`): псевдо-пуассоновское (`quasi-poisson`), негативное биномиальное распределение (`negative binomial`). Для полученных нами данных (численность) оптимальным распределением оказалось негативное биномиальное (проверка разных распределений: пакеты «`DHARMA`», «`MASS`», «`glmmTMB`»). Анализ встречаемости проводили при помощи логистической регрессии (пакет «`glmmTMB`», «`glmer`»), поскольку это позволяет избежать избыточной дисперсии данных, которая может привести к искажению результатов.

Мы 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 χ^2 использовался для оценки вклада

изучаемых факторов в снижение ошибки модели (отлична ли от нуля доля девианса, связанного с параметром); AIC (информационный критерий Акаике – рассчитывается исходя из числа факторов в модели и величины логарифма функции правдоподобия) использовали для того, чтобы выбрать те модели, в которых за счет существенного усложнения достигается незначительный прирост в объясняющей способности. Далее мы проверяли статистическую значимость коэффициентов модели. Для непрерывных признаков мы использовали тест Вальда (функция «summary»). Для дискретных признаков мы анализировали значимость различия между группами (уровнями признака, например, вид хозяина) при помощи сравнения предсказанных средних значений (estimated marginal means) численности (встречаемости) (пакет «emmeans», поправка Шидака). Сравнение возрастных групп для каждого из видов при помощи теста Вилкоксона с поправкой Холма (пакет «rstatix»). При сравнении локализации тест χ^2 проводили при помощи функции `chisq_test` (пакет «rstatix»).

Из общей выборки (1239 животных) было исключено 20 особей мелких млекопитающих, которые были осмотрены, но присутствие или отсутствие клещей было определить невозможно.

Из анализа были исключены виды животных, представленные в сборах менее чем 5 особями, а также вид *Suncus murinus* Linnaeus, 1766, поскольку все особи данного вида были собраны на придомовых территориях и в домах только в провинции Кхань Хоа (Khanh Hoa) и не были заражены личинками тромбикулид.

Анализ фаунистического сходства оценивали при помощи коэффициента Брея-Кертиса (один из вариантов индекса Чекановского–Серенсена) (функция `vegdist`, пакет «vegan») (Oksanen et al., 2022). Анализ биотопической приуроченности проводили по формуле, предложенной Ю.Н. Песенко (Песенко, 1982; Наглов, Загороднюк, 2006).

3.5. Исследование позвоночных и клещей на наличие *O. tsutsugamushi*

Исследования клещей и мелких млекопитающих на наличие *O. tsutsugamushi* проводили на базе ЦНИИ Эпидемиологии Роспотребнадзора в лаборатории разработки тест-систем природно-очаговых инфекций 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, отдельно от них, личинки тромбикулид, собранные с этих животных. Также были изучены тромбикулиды, собранные с тушек из спиртовых коллекций Зоологического музея МГУ (137 проб).

Подготовка проб материала к выделению ДНК. Заспиртованных личинок тромбикулид под бинокулярным микроскопом МБС-1 осторожно удаляли с фрагмента уха прокормителя, помещали в пробирки по 5–30 экз. и промывали последовательно 96% этанолом и 0,9% раствором хлорида натрия (стерильный физиологический раствор). Для этого клещей помещали в пробирки объемом 1,5 мл и вносили в эти пробирки по 300 мкл этанола. Пробирки встряхивали и осаждали осадок на центрифуге-вортексе «Микроспин» FV-2400 (BioSan Ltd., Латвия). После этого отдельным наконечником без фильтра удаляли спирт из каждой пробирки, используя вакуумный медицинский отсасыватель ОМ-1 (ОАО «Утес», Россия). Затем вносили в пробирки по 300 мкл физиологического раствора и промывали им клещей по той же схеме. После этого добавляли в каждую пробирку по 150 мкл физиологического раствора и гомогенизировали с шариками из нержавеющей стали (диаметр 3 мм) при помощи прибора TissueLyserLT (Qiagen, Германия) в течение 10 минут. Далее, используя отдельный наконечник с фильтром, переносили пробу в пробирку объемом 1,5 мл, центрифугировали на центрифуге MiniSpin (Eppendorf, Германия) в течение 2 мин при 2000g (5000 об/мин), после чего отбирали 100 мкл надосадочной жидкости для дальнейшей экстракции ДНК.

Из проб внутренних органов мелких млекопитающих отбирали 30–50 мг (мкл) материала. Пробы тканей гомогенизировали с шариками из нержавеющей стали (диаметр 5 мм) с помощью прибора TissueLyserLT (Qiagen, Германия). Из гомогенизированной ткани делали 10 % суспензию, добавляя на 1 объем растёртой ткани 9 объемов охлаждённого стерильного физиологического раствора. Из каждой пробы отбирали в отдельную пробирку 100 мкл надосадочной жидкости для выделения ДНК.

Выделение ДНК из гомогената клещей и фрагментов внутренних органов мелких млекопитающих проводили с помощью набора АмплиСенс® РИБО-преп (ИнтерЛабСервис, Россия) в присутствии внутреннего контрольного образца (ВКО-STI-87) по стандартному протоколу производителя. Элюцию проводили в 100 мкл РНК-буфера. Полученную ДНК хранили при -20°C.

ПЦР в режиме реального времени. С полученными пробами ДНК проводили полимеразную цепную реакцию (ПЦР) с гибридизационно-флуоресцентной детекцией с использованием праймеров и зондов, указанных в таблице 4. В составе реакционной смеси присутствовал флуоресцентно-меченый олигонуклеотидный зонд, который гибридизовался с комплементарным участком амплифицируемой ДНК-мишени, в результате чего происходило нарастание интенсивности флуоресценции. Детекция флуоресцентных сигналов происходила непосредственно в ходе ПЦР с помощью амплификаторов Rotor-Gene 3000/6000 (Corbett Research, Австралия). Полученные

образцы ДНК мелких млекопитающих и клещей были исследованы на наличие в них ДНК *O. tsutsugamushi* (табл. 4).

Постановка ПЦР осуществлялась с использованием двух смесей: 10 мкл ПЦР-смесь-1-FRT, содержащей праймеры и зонд, и 5 мкл Т-ПЦР-смесь-2-FEP/FRT, представляющей собой буфер для проведения ПЦР и 0,5 мкл TaqF полимеразы для элонгации цепи ДНК из расчета на одну пробирку. После приготовления смеси в пробирку вносили либо 10 мкл ДНК исследуемого образца, либо 10 мкл контрольного образца, либо 10 мкл РНК-буфера в качестве отрицательного контроля. В качестве положительного контроля ПЦР использовали рекомбинантную ДНК микроорганизмов (клонированную последовательность ДНК, выделенную из клинического материала больного).

Секвенирование. В связи со сложностью культивирования, для идентификации генотипов *O. tsutsugamushi* используют последовательность гена 56-kDa TSA (type specific antigen), *tsa56*, который составляет 20% всего протеома *O. tsutsugamushi* (Kim et al., 2017). Этот мембранный белок – главный поверхностный антиген, связывается со штамм-специфичными антителами. Секвенирование полученных образцов ДНК *O. tsutsugamushi* проводили в ЦНИИ Эпидемиологии Роспотребнадзора. Праймеры, использованные для секвенирования выбранных фрагментов генов *O. tsutsugamushi*, а также условия проведения nested-ПЦР приведены в таблице 4. Секвенирование продуктов амплификации проводили по методу Sanger с использованием прямого и обратного праймеров, набора реактивов dGTP Big Dye Termination Kit и секвенатора ABI PRISM™ 310 (PE Applied Biosystems, США). Всего были секвенированы 4 положительные пробы *O. tsutsugamushi* от животных. В работе использованы также данные по генотипам *O. tsutsugamushi* из крови пациентов с подозрением на лихорадку цуцугамуши, поступивших в 87-й госпиталь провинции Нячанг в 2010 и 2012–2013 гг. (20 проб), полученные сотрудниками ЦНИИ Эпидемиологии Роспотребнадзора в лаборатории разработки тест-систем природно-очаговых инфекций под руководством Л.С. Карань.

Таблица 4. Праймеры и зонды, использованные для диагностики и секвенирования ДНК *Orientia tsutsugamushi*, и условия проведения

ПЦР

Участок гена	Метод	Программа ПЦР	Детекция, каналы
ПЦР в режиме реального времени			
<i>16S rRNA</i>	F_GCGATTA CTAGCGATTCCGACTTCATGCA R_GTACCTACAGAGTGATGCGATACG P_R6GACGTGGAGСТААТСАТТААААGGTATCTCA-BQH1	95 °C 15 мин – 1 цикл; 95 °C 10 с; 60 °C 20 с – 45 циклов	Green (ВКО) Yellow (ПКО)
Нестед-ПЦР			
<i>56kDa tsa</i>	Otsu-34-mod ATGTTAATTGCTAGTGCAATGTCTGC Otsu-10-mod CACCKCCTCAGCCTACTATAATGCC	95 °C 5 мин – 1 цикл; 95 °C 10 с, 55 °C 15 с, 72 °C 15 с – 42 цикла; 72 °C 2 мин	-
	Otsu-11-mod CTGTATCTGYTCGACAGATGCACTATTAGGC Otsu-10-modr GGCATTATAGTAGGCTGAG	95 °C 5 мин – 1 цикл; 95 °C 10 с, 63°C 15 с, 72°C 15 с – 42 цикла; 72 °C 2 мин	

Методы биоинформационного анализа. Анализ хроматограмм проводили с помощью программы SeqMan 6.0 (DNASTAR, Inc., Madison, WI). Выравнивание нуклеотидных последовательностей *O. tsutsugamushi* проводили в Mafft-online (<https://mafft.cbrc.jp/alignment/server/>), затем после удаления слишком коротких последовательностей – в MACSE. После этого готовое выравнивание анализировали при помощи алгоритма Maximum-Likelihood в PhyML 3.0 (<http://www.atgc-montpellier.fr/phyml/>). Полученное дерево редактировали в FigTree 1.4.3. Для оценки статистической достоверности полученных дендрограмм была выбрана величина бутстрэп-поддержки не менее 75.

ГЛАВА 4. ФАУНА И ДИАГНОСТИКА ТРОМБИКУЛИД ВЬЕТНАМА

4.1. Таксономический состав фауны тромбикулид, паразитирующих на мелких млекопитающих (Rodentia, Scandentia, Eulipotyphla) во Вьетнаме

На основании анализа материала, собранного во время экспедиций, а также с мелких млекопитающих из коллекций Зоологического музея МГУ и А.Е. Балакирева, нами обнаружен 83 вида тромбикулид из 16 родов трех подсемейств, паразитирующих на мелких млекопитающих Scandentia, Rodentia, Eulipotyphla (Erinaceomorpha, Soricomorpha). Во Вьетнаме обитает порядка 106–112 видов мелких млекопитающих из отрядов Scandentia, Rodentia, Eulipotyphla (Erinaceomorpha, Soricomorpha) (Кузнецов, 2006; Abramov et al., 2013; Upham, 2021). Нами были изучена фауна тромбикулид 59 видов, что составляет 53% (59/112) от известной фауны мелких млекопитающих Вьетнама.

Для территории Вьетнама наша работа – одна из немногих новейших работ, основывающихся на экспедиционных данных (Châu et al., 2007; Kaluz et al., 2016; Антоновская и др., 2017), а не на анализе существующей литературы.

Дополненный нами список видов тромбикулид (включая предположительно новые для науки виды), паразитирующих на позвоночных животных во Вьетнаме, с учетом данных литературы 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). Нами выявлено 63% (83/132) от известной фауны тромбикулид. Список видов тромбикулид дополнен 44 новыми для Вьетнама видами (Приложение: табл. П2), что составляет 33% от общего списка. Нами был расширен список известных прокормителей для 48 видов тромбикулид (*Odontacarus yosanoi*, *Gahrliepia eury punctata*, *G. fenestrulata*, *G. marshi*, *G. mirabilis*, *G. meridionalis*, *G. tenella*, *G. quangxiensis*, *Schoengastiella homunguis*, *Sch. ligula*, *Walchia alpestris*, *W. delicatula*, *W. dismina*, *W. disparunguis*, *W. enode*, *W. isonychia*, *W. kritochaeta*, *W. lupella*, *W. micropelta*, *W. zangnanica*, *Ascoschoengastia audyi*, *A. montana*, *Cheladonta neda*, *Doloisia alata*, *D. brachypus*, *Helenicula scanloni*, *H. simena*, *Walchiella hanseni*, *W. impar*, *W. traubi*, *Eutrombicula rara*, *Leptotrombidium abramovi*, *L. alopeciatum*, *L. arenicola*, *L. arvinum*, *L. binbium*, *L. chuanxi*, *L. fletcheri*, *L. gracipalpe*, *L. imphalum*, *L. shuqui*, *L. turdicola*, *L. umbricola*, *L. yuebeiense*, *L. attapinum*, *L. tungshihensis*, *Microtrombicula munda*, *Trombiculindus hastatum*).

Всего в Юго-Восточной Азии известно 450 видов из 49 родов тромбикулид (Stekolnikov, 2021). При этом изученность регионов различается. Для Камбоджи отмечен только один вид тромбикулид, в Лаосе обнаружено 28 видов, в Таиланде – 156 видов. Фауна Китая (48 родов, 453 вида) сильно превосходит по изученности вышеперечисленные регионы (Li et al., 1997; Fernandes, Kulkarni, 2003; Stekolnikov, 2014, 2021; Chaisiri et al., 2016). В провинции Юньнань, граничащей с Вьетнамом на севере, отмечено более 200 видов краснотелок (Dong et al., 2008). Можно предполагать, что фауна Вьетнама при последующем изучении будет пополняться новыми находками. Новые для фауны Вьетнама виды были обнаружены нами на границе с Китаем на скальных крысах (*Tonkinomys daovantieni*), обитающих в районе карстовых выходов. Новые находки могут быть сделаны на границах с Камбоджей и Лаосом, а также на островах вблизи побережья. Все это может в дальнейшем дать материал для более глубокого зоогеографического анализа и анализа путей формирования фауны тромбикулид региона.

Предположительно, среди идентифицированных нами видов тромбикулид, в частности, в родах *Leptotrombidium*, *Trombiculindus*, *Gahrliopia*, есть четыре новых для науки вида, представленные единичными особями. Описание новых видов тромбикулид осложняется сложной структурой вида и необходимостью изучения разнообразных форм изменчивости, что требует большого объема материала (Стекольников, 2017). В частности, у близкородственных видов *Leptotrombidium alanicum* Stekolnikov, 2004 и *L. paradoxum* Vercammen-Grandjean et Langston, 1976 существуют внутривидовые формы, различия между которыми так же велики, как и между «хорошими» видами (одинаково хорошо различаются методами дискриминантного анализа) (Стекольников, 2004, 2017). У вида *Hirsutiella steineri* (Керка, 1966) экологические формы, различающиеся по морфологии, могут встречаться на одной особи хозяина (Стекольников, 2003). Кроме того, у тромбикулид встречаются различные аномалии (Харадов, 2006), которые иногда могут закрепляться как видовой признак (Stekolnikov, 2013). Показана изменчивость таксономически важных признаков у клещей, происходящих из разных родительских линий (Goksu et al., 1960). Кроме того, у тромбикулид известна межвидовая гибридизация, в результате которой гибриды приобретают промежуточные морфологические признаки (Kadosaka et al., 1994). Фрагментарные знания о генетическом полиморфизме также не позволяют разобраться в

вопросе. Вышесказанное объясняет, почему описание этих видов будет проведено нами позже, вне рамок этой работы.

Полученные нами новые данные позволяют расширить представления об ареалах отдельных видов тромбикулид и круге хозяев, на которых они паразитируют.

Аннотированный список видов тромбикулид, паразитирующих на мелких млекопитающих (Rodentia, Scandentia и Eulipotyphla) во Вьетнаме

Список включает виды, обнаруженные во время экспедиций, в сборах мелких млекопитающих из коллекций Зоологического музея МГУ и А.Е. Балакирева, а также данные литературы (исключая виды тромбикулид, найденные исключительно на птицах, рептилиях и рукокрылых). Автор следует классификации семейства Trombiculidae Н.И. Кудряшовой (1998) и А.А. Стекольниковой (2021). Синонимы видов тромбикулид приведенных в аннотированном списке, приведены в работах А.А. Стекольниковой (2021) и Д. Ниельсена (2021). Роды и виды в пределах каждого рода расположены в алфавитном порядке. Классификация видов мелких млекопитающих приводится по Вильсону и Ридеру (Wilson, Reeder, 2005), базе данных Mammal Diversity Database, а также по Балакиреву с соавторами (Balakirev et al., 2011, 2013).

Топонимы даются в следующем порядке: провинция, в скобках – район и локалитет (коммуна/деревня, национальный парк). Новые виды хозяев для тромбикулид, выделены **полужирным шрифтом**.

Условные обозначения:

? – топонимы из опубликованных работ, которые автору не удалось отыскать на картах Вьетнама

* – виды, найденные нами

** – виды, новые для территории Вьетнама

Семейство Trombiculidae Ewing, 1944

Подсемейство Leeuwenhoekinae Womersley, 1944

Род *Odontacarus* Ewing, 1929

*****Odontacarus yosanoi* (Fukuzumi et Obata, 1953)**

Исследованный материал.

Вьетнам: Thừa Thiên-Huế (Nam Đông, Khe Tre) – *Callosciurus finlaysonii* (декабрь 2019).

Распространение.

Япония, Китай (Li et al., 1997).

Подсемейство Gahrlepiinae Womersley, 1952

Род *Gahrlepieia* Oudemans, 1912

***Gahrlepieia elbeli* Traub et Morrow, 1955**

Распространение.

Таиланд (Stekolnikov, 2021), Вьетнам: Sơn La (Sông Mã) – *Rhizomys pruinosis* (Châu et al., 2007).

*****Gahrlepieia eury punctata* Jeu, Yu et Wan, 1983**

Исследованный материал.

Вьетнам: Bắc Kạn (нац. парк Ba Bể) – *Niviventer lotipes* (июнь 2016), Lang Sơn (заповедник Нун Lien) – *Tonkinomys daovantieni* (май 2012).

Распространение.

Китай (Li et al., 1997).

Примечания.

Вторая пунктировка щита видна не у всех экземпляров.

*****Gahrlepieia fenestrulata* Traub et Morrow, 1957**

Исследованный материал.

Вьетнам: Lang Son (Lam Dat, Huu Lien NR) – *Niviventer niviventer*, *Niviventer fulvescens* (май 2012).

Распространение.

Таиланд (Stekolnikov, 2021).

*****Gahrliepia marshi* Traub et Morrow, 1957**

Исследованный материал.

Вьетнам: Nghe An (Hoa Binh, около Pu Mat национальный парк) – *Rhizomys sinensis* (май 2012), Thanh Hoa (Muong Lat, коммуна Phu Nhi, дер. Hua Pu) – *Rattus losea* (апрель 2019), Thanh Hoa (Muong Lat, коммуна Phu Nhi, дер. Ca Noi) – *Niviventer fulvescens* (апрель 2019).

Распространение.

Таиланд (Stekolnikov, 2021). Возможно, этот вид отмечен у Шлугер (1960) как *G. tenella* – Вьетнам: Thanh Hoa, Nghệ An (Phủ Quỳnh) – *Rattus sp.*, граница Китая и Бирмы – *Rattus tanezumi* (= *Rattus flavipectus yunnanensis*).

Примечание.

У исследованных экземпляров большее число щетинок щита (9–12 vs. 8), чем указано в описании вида (Traub and Morrow, 1957).

****Gahrliepia mirabilis* Schluger, Grochovskaja, Ngu, Hoe et Tung, 1960**

Исследованный материал.

Вьетнам: Tây Ninh (нац. парк Lò Gò-Ха Мát) – *Bandicota savilei* (октябрь 2011), Bà Rịa-Vũng Tàu (Хуён Мөс район, Hòa Tân) – *Rattus type IV tiomanicus*, *Leopoldamys revertens*, *Maxomys surifer*, *Berylmys berdmorei* (октябрь 2011), Bà Rịa-Vũng Tàu (Хуён Мөс район, Зап-к Bình Châu – Phước Bửu) – *Berylmys berdmorei*, *Leopoldamys revertens* (ноябрь 2014), Lâm Đồng (нац. парк Bidoup Núi Bà) – *Rattus andamanensis* (ноябрь 2015), Quảng Bình (Lệ Thủy) – *Tupaia belangeri*, *Menetes berdmorei* (февраль-март 2016), Quảng Bình (район Lệ Thủy, коммуна Lâm Thủy район, Tân Lý) – *Chiromyscus langbianis*, *Bandicota indica*, *Berylmys berdmorei* (март 2017), Nghe An (Hoa Binh, около нац. парка Pu Mat) – *Rhizomys sinensis* (апрель 2018), (Туен Quang, около Na Hang) – *Leopoldamys edwardsi* (апрель 2018), Thanh Hoa (Muong Lat, коммуна Phu Nhi, дер. Cat Top, Na Tau) – *Niviventer fulvescens* (апрель 2018), Thanh Hoa (Muong Lat, 5

км к северу от Suoi Phai) – *Rattus losea* (апрель 2018), Hai Phong (остров Cat Ba, нац. парк Cat Ba) – *Leopoldamys edwardsi* (ноябрь 2011), Nghe An (Quỳ Châu) – *Hylomys suillus* (март 2014).

Распространение.

Таиланд (Stekolnikov, 2021), Вьетнам: Hà Giang – *Rhizomys pruinosus*, *Rattus tanezumi* (= *R. r. sladeni*), Quảng Ninh (Hà Lâm, Cẩm Phả) – *Tupaia belangeri* (= *Tupaia glis modesta*), Nghệ An (Phù Quỳ) – *Rattus tanezumi* (= *R. flavipectus*), Quảng Trị (Vĩnh Linh), *Rattus tanezumi* (= *R. r. khyensis*), *Leopoldamys edwardsi* (= *R. edwardsi*) (Шлугер и др., 1960б; Гроховская, 1967); Sơn La (Sông Mã), Cao Bằng (Ba Bể), Thái Nguyên (Quân Chu), Bắc Giang (Sơn Động), Quảng Ninh (Hoành Bồ), Hòa Bình (Thượng Tiến, Đoàn Kết – Kim Bôi), Thái Bình (Thái Thụy), Nam Định (Nghĩa Hưng), Bình Định (Tây Sơn – Vân Canh), Phù Yên (Xuân Sơn, Đồng Xuân), Khánh Hòa (Đại Lãnh), Kon Tum (Đắk Tô), Đắk Lắk (Đắk Phơi – Lăk), Lâm Đồng (Di Linh, Bảo Lộc), Bình Phước (Đồng Phú, Đồng Xoài) – *Hylomys suillus*, *Suncus murinus*, *Tupaia belangeri* (= *Tupaia glis*), *Paradoxurus hermaphrodites*, *Herpestes urva*, *Menetes berdmorei*, *Bandicota indica*, *Bandicota savilei* (= *B. bengalensis*), *Berylmys bowersi* (= *R. bowersi*), *Rattus tanezumi* (= *R. flavipectus*), *Rattus andamanensis* (= *R. koratensis*), *Niviventer niviventer* (= *R. niviventer*), *Rattus norvegicus*, *Niviventer fulvescens* (= *R. fulvescens*) (Châu et al., 2007).

***Gahrliepia lui* Chen et Hsu, 1955**

Распространение.

Китай (Li et al., 1997), Вьетнам (as *Gahrliepia* (*Gahrliepia*) *octosetosa*): Sơn La (Sông Mã, декабрь 1977) – *Rhizomys pruinosus*, Gia Lai (An Khê, март 1978) – *Menetes berdmorei* (Châu et al., 2007).

*****Gahrliepia meridionalis* Yu et al., 1980**

Исследованный материал.

Вьетнам: Lang Sơn (нац. парк Huu Lien) – *Tonkinomys daovantieni* (май 2012).

Распространение.

Китай (Li et al., 1997).

Примечание.

Исследованные нами экземпляры отличаются от описания вида *G. meridionalis* из провинции Китая Юньнань (Yu et al., 1980) длиной PSB (105–117 vs. 118–131), и более короткими ногами (Ip = 655 vs. 706–789).

***Gahrlepiea pintanensis* Wang, 1962**

Распространение.

Китай (Li et al., 1997), Вьетнам: Sơn La (Mộc Châu), Hòa Bình (Kim Bôi) – *Rattus tanezumi* (= *R. flavipectus*), *Leopoldamys edwardsi* (= *R. edwardsi*), *Berylmys bowersi* (= *R. bowersi*), *Crocidura dracula* (Châu et al., 2007).

****Gahrlepiea tenella* Traub et Morrow, 1955**

Исследованный материал.

Вьетнам: Thanh Hoa (Muong Lat, коммуна Phu Nhi, деп. Ca Noi) – *Niviventer fulvescens*, *Rattus losea* (апрель 2019).

Распространение.

Бирма, Китай (Китайско-Бирманская граница), Таиланд (Stekolnikov, 2021), Вьетнам: Nghệ An (Phủ Quỳ) – *Rattus tanezumi* (= *R. flavipectus*), *Niviventer tenaster* (= *R. niviventer lotipes*), Thanh Hóa – *Rattus tanezumi* (= *R. flavipectus*) (Шлугер и др., 1960б); Quảng Nam (гора Cẩm Khê) – *Rattus* sp. (Hadi, Carney, 1977); Sơn La (Sông Mã) – *Rhizomys pruinosus*, *Rattus andamanensis* (= *R. koratensis*), *Leopoldamys edwardsi* (= *R. edwardsi*) (Châu et al., 2007).

Примечание.

Исследованные личинки отличаются от *G. tenella* (Traub and Morrow, 1955) более длинными щетинками щита (AL = 35–41 vs. 33, PL = 44–45 vs. 36) и, по крайней мере у части экземпляров, наличием опушенной щетинки на вентральной стороне голени пальп (B/b/NNb vs. B/b/NNN). Исследованные экземпляры могут быть отнесены к виду *G. eury punctata*, но отличаются от него меньшим числом щетинок щита.

***Gahrlepiea yangchenensis* Chen et Hsu, 1957**

Распространение.

Китай (Li et al., 1997), Вьетнам: Sơn La (Mộc Châu), Bắc Giang (Sơn Động) – *Suncus murinus* (Châu et al., 2007).

*****Gahrliopia* sp. 1**

Исследованный материал.

Вьетнам: Quảng Bình (Lâm Thủy, Lê Thủy) – *Rattus type IV tiomanicus*, *Leopoldamys herberti* (март 2017), Nghe An (Hoà Bình, около Pu Mat национальный парк) – *Rhizomys sinensis* (апрель 2018).

Примечания.

Вид близок к *Gahrliopia mirabilis*, но отличается от него в частности формой щита (более узким окончанием щита) и более длинными щетинками щита (AL = PL = 41–44 vs. AL = 28–36, PL = 32–38). У некоторых экземпляров 9 щетинок на щите, а не 8.

Подрод *Intermedialia* Yu et al., 1979

**** *Gahrliopia (Intermedialia) guangxiensis* (Zhou and Wen, 1984)**

Исследованный материал.

Вьетнам: Туен Quang (около Na Hang) – *Leopoldamys edwardsi* (апрель 2019).

Распространение.

Китай (Li et al., 1997).

Род *Schoengastiella* Hirst, 1915

*****Schoengastiella homunguis* Radford, 1946**

Исследованный материал.

Вьетнам: Quảng Bình (Lâm Thủy, Lê Thủy) – *Rattus nitidus* (март 2017).

Распространение.

Индия (Fernandes and Kulkarni, 2003).

****Schoengastiella ligula* Radford, 1946**

Исследованный материал.

Вьетнам: Bà Rịa-Vũng Tàu (Хуён Mộc район, Зап-к Bình Châu – Phước Bửu) – *Leopoldamys revertens* (ноябрь 2014).

Распространение.

Бирма, Китай, Индия, Таиланд (Stekolnikov, 2021).

Род *Walchia* Ewing, 1931

Подрод *Ripiaspichia* Vercammen-Grandjean, 1968

Walchia (Ripiaspichia) chinensis (Chen et Hsu, 1955)

Распространение.

Китай, Тайвань, Таиланд (Stekolnikov, 2021), Вьетнам: Hanoi – *Rattus norvegicus*, *Rattus tanezumi* (= *R. flavipectus*), *Mus musculus*, Nghệ An (Phủ Quỳnh) – *Rattus tanezumi* (= *R. flavipectus*), *R. f. molliculus*, *Niviventer tenaster* (= *R. niviventer lotipes*), Lào Cai – *Rattus tanezumi* (= *R. flavipectus*), Hà Giang – *Rattus tanezumi* (= *R. flavipectus*), Quảng Ninh (Hà Lâm) – *Rattus norvegicus*, *Rattus tanezumi* (= *R. flavipectus*) (Шлугер и др., 1960б) (Гроховская, 1967); Bình Định, Phú Yên (Đồng Xuân), Khánh Hòa (Đại Lãnh), Đắk Lắk (Buôn Ma Thuột), Lâm Đồng (Đạ Huoai, Bảo Lộc), Bình Phước (Đồng Xoài) – *Gecko gecko*, *Mabuia multifasciatus*, *Gallus gallus dom.*, *Menetes berdmorei*, *Tamios rodolpheii*, *Bandicota indica*, *Bandicota savilei* (= *B. bengalensis*), *Leopoldamys edwardsi* (= *R. edwardsi*), *Rattus tanezumi* (= *R. flavipectus*), *Niviventer fulvescens* (= *R. fulvescens*), *Rattus andamanensis* (= *R. koratensis*) (Châu et al., 2007).

Дополнительные хозяева во Вьетнаме (без указания точек сбора). *Mus musculus bactrianus*, *Mus musculus castaneus* (= *M. m. urbanus*), *Rattus norvegicus*, *Rattus tanezumi* (= *R. r. tikos*), *Rattus nitidus*, *Tupaia glis* (= *Tupaia ferruginea*) (Шлугер и др., 1960б; Гроховская, 1967).

Подрод *Walchia* Ewing, 1931

***Walchia (Walchia) alpestris* (Traub et Evans, 1957)

Исследованный материал.

Вьетнам: Quảng Bình (район Lê Thủy, коммуна Lâm Thủy район, Tân Lý) – *Berylmys bowersi*, *Chiromyscus langbianis* (март 2017).

Распространение.

Малайзия, Таиланд (Stekolnikov, 2021).

****Walchia (Walchia) delicatula* (Schluger, Grochovskaja, Ngu, Hoe et Tung, 1960)**

Исследованный материал.

Bắc Kạn (нац. парк Ba Bể) – *Niviventer confucianus* (июнь 2016), Nghe An (Hoa Binh, около Pu Mat национальный парк) – *Rhizomys sinensis*, *Callosciurus inornatus* (апрель 2018), Tuyen Quang (около Na Hang) – *Dremomys ornatus* (апрель 2018), Thanh Hoa (Muong Lat, коммуна Phu Nhi, дер. Noong) – *Tamiops swinhoe* (апрель 2019), Thanh Hoa (Muong Lat, коммуна Phu Nhi, дер. Hua Pu) – *Rattus losea* (апрель 2019), Hai Phong (Cat Ba остров, Cat Ba нац. парк) – *Leopoldamys edwardsi* (ноябрь 2011), Lạng Sơn province (Huu Lien Nature Reserve) – *Tonkinomys daovantieni* (май 2012).

Распространение.

Вьетнам: Quảng Ninh (Cẩm Phả) – *Tupaia* sp., *Rattus norvegicus*, Hà Giang – *Rhizomys pruinosus* (Шлугер и др., 1960б) (Гроховская, 1967); Sơn La (Mộc Châu) – *Rattus tanezumi* (= *R. flavipectus*) (Châu et al., 2007).

****Walchia (Walchia) dismina* (Schluger, Grochovskaja, Ngu, Hoe et Tung, 1960)**

Исследованный материал.

Bà Rịa-Vũng Tàu (Хуён Мок район, Hòa Tân) – *Maxomys surifer* (октябрь 2011), Quảng Bình (Lâm Thủy) – *Niviventer tenaster*, *Leopoldamys herberti* (март 2017), Tuyen Quang (около Na Hang) – *Leopoldamys edwardsi* (апрель 2018), Sơn La (Phu Yên, commune Muong Bang) – *Leopoldamys edwardsi* (март 2011), Kon Tum (Dak To) – *Rattus losea* (апрель 2015).

Распространение.

Таиланд (Stekolnikov, 2021), Вьетнам: Nghệ An (Phủ Quỳ) – *Niviventer tenaster* (= *R. niviventer lotipes*) (Шлугер и др., 1960б); Gia Lai (An Khê) – *Maxomys surifer* (= *R. surifer*) (Châu et al., 2007).

****Walchia (Walchia) disparunguis* (Oudemans, 1929)**

Исследованный материал.

Вьетнам: Bà Rịa-Vũng Tàu (Хуён Мок район, Hòa Tân) – *Maxomys surifer* (октябрь 2011), Tây Ninh (Tân Biên район, Tân Bình) – *Rattus type IV tiomanicus* (октябрь 2011).

Распространение.

Бирма, Цейлон, Борнео, Индонезия (Ява), Малайзия, Папуа Новая Гвинея, Таиланд, Вьетнам: Nghệ An (Phủ Quỳnh) – *Niviventer tenaster* (= *R. niviventer lotipes*), *Rattus tanezumi* (= *R. flavipectus*, *R. f. molliculus*), Quảng Trị (Vĩnh Linh) – *Rattus exulans* (= *R. r. concolor*), *Rattus losea* (= *R. r. exiguous*), *Rattus tanezumi* (= *R. f. molliculus*, *R. r. sladeni*) (Шлугер и др., 1960б) (Гроховская, 1967); Cao Bằng (Ba Bể), Kon Tum, Lâm Đồng (Bảo Lộc) – *Tupaia belangeri* (= *Tupaia glis*), *Rattus niviventer*, *Maxomys alticola* (= *Rattus alticola*) (Châu et al., 2007). Дополнительные хозяева во Вьетнаме (без указания точек сбора). *Rattus vinhlinh* (?), *Rattus rattus* (= *R. r. wroughthoni*), *Rattus tanezumi* (= *R. r. khyensis*, *R. r. tikos*) (Шлугер и др., 1960б) (Гроховская, 1967)

Примечание.

Исследованные экземпляры отличаются от *W. (W.) disparunguis* (Vercammen-Grandjean, 1971) числом щетинок на коксах ног: fCx = 1-1-1 vs. 1-1-3.

*****Walchia (Walchia) enode* Gater, 1932**

Исследованный материал.

Вьетнам: Lam Dong (Da Lat plateau, Bi Dup 4 km from Long Lanh village) – *Crocidura attenuata* (апрель 2002).

Распространение.

Бирма, Китай, Индия, Малайзия, Пакистан (Stekolnikov, 2021).

Примечание.

Исследованные экземпляры отличаются от *W. (W.) enode* (Traub, Evans, 1957) числом щетинок на коксах ног: fCx = 1-1-3 vs. 1-1-5.

****Walchia (Walchia) ewingi* (Fuller, 1949)**

Исследованный материал.

Вьетнам: Khánh Hòa (Ninh Hòa район, Ninh Sim) – *Rattus exulans* (октябрь 2011).

Распространение.

Бирма, Китай, Индия, Индонезия (Суматра, Сулавеси), Малайзия, Папуа Новая Гвинея, Таиланд (Stekolnikov, 2021), Вьетнам: Phú Yên (Xuân Sơn), Khánh Hòa (Cam Đức, Cam Ranh) – *Rattus exulans*, *Rattus andamanensis* (= *R. koratensis*), *Rattus norvegicus* (Châu et al., 2007).

****Walchia (Walchia) isonychia* Nadchatram et Traub, 1964**

Исследованный материал.

Вьетнам: Quảng Bình (район Lê Thủy, коммуна Lâm Thủy район, Tân Lý, Lê Thủy) – *Rattus nitidus*, *Bandicota indica*, *Rattus type IV tiomanicus*, *Berylmys bowersi*, *Leopoldamys herberti*, *Berylmys berdmorei* (март 2017), Lâm Đồng (нац. парк Bidoup Núi Bà) – *Maxomys moi*, *Rattus andamanensis* (ноябрь 2015), Thanh Hoa (Muong Lat, коммуна Phu Nhi, дер. Cat Top, Na Tau или Pung Mua) – *Niviventer fulvescens*, Quảng Bình (Лê Thủy) – *Rattus andamanensis* (февраль-март 2016), Gia Lai (K'Bang, Buon Luoi) – *Chiromyscus chiropus* (январь 1988), Bà Rịa-Vũng Tàu (Хуён Мөс, Bình Châu-Phước Bửu NR) – *Callosciurus finlaysonii flavimanus* (февраль 2005), Kon Tum (Chu Mom Ray национальный парк) – *Niviventer bukit* (ноябрь 2014).

Распространение.

Китай, Лаос, Таиланд (Stekolnikov, 2021), Вьетнам: Thái Nguyên (Đại Từ), Nghệ An (Tương Dương), Hà Tĩnh (Hương Khê), Thừa Thiên Huế (Nam Đông), Bình Định (Tây Sơn), Khánh Hòa (Đại Lãnh), Kon Tum, Lâm Đồng (Di Linh) – *Rattus rattus*, *Rattus nitidus*, *Rattus norvegicus*, *Rattus tanezumi* (=R. *flavipectus*), *Leopoldamys edwardsi* (=R. *edwardsi*), *Maxomys alticola* (=R. *r. alticola*), *Niviventer niviventer* (=R. *niviventer*), *Bandicota savilei* (=B. *bengalensis*), *Tupaia belangeri* (=Tupaia *glis*) (Châu et al., 2007).

****Walchia (Walchia) kritochaeta* (Traub et Evans, 1957)**

Исследованный материал.

Вьетнам: Bà Rịa-Vũng Tàu (Хуён Мөс район, Hòa Tân) – *Maxomys surifer* (октябрь 2011), Tây Ninh (Tân Biên район, Tân Lập, нац. парк Lò Gò-Xa Mát) – *Maxomys surifer*, *Rattus type IV tiomanicus* (октябрь 2011), Bà Rịa-Vũng Tàu (Хуён Мөс район, Bình Châu) – *Maxomys surifer* (октябрь 2011), Bà Rịa-Vũng Tàu (Хуён Мөс район, Зап-к Bình Châu – Phước Bửu) – *Maxomys surifer*, *Berylmys berdmorei*, *Leopoldamys revertens*, *Niviventer huang* (ноябрь 2014), Lâm Đồng (нац. парк Bidoup Núi Bà) – *Rattus andamanensis* (ноябрь 2015), Quảng Bình (район Lê Thủy, коммуна Lâm Thủy район, Tân Lý) – *Rattus nitidus* (март 2017), Thanh Hoa (Muong Lat, коммуна Phu Nhi, дер. Com) – *Mus cervicolor* (апрель 2019), Sơn La (commune Muong Bang) – *Bandicota* sp. (март 2011).

Распространение.

Китай, Тайвань, Таиланд (Stekolnikov, 2021), Вьетнам: Thái Nguyên (Quân Chu, Đại Từ), Hà Tĩnh (Hương Hoà, Hương Khê), Thừa Thiên-Huế (Hương Lộc, Phú Lộc), Đà Nẵng (Sơn Trà), Quảng Nam (Tà Lu, Đông Giang = Hiên), Bình Định (Bình Tường, Tây Sơn), Phù Yên (Xuân Sơn, Đồng Xuân (Nha Trang), Kon Tum (Mo Ray, Sa Thầy), Đắk Lắk (Buôn Ma Thuột, Lắk), Lâm Đồng (Bảo Lộc), Đồng Nai (Xuân Lộc) – *Garrulax perspicillatus*, *Tupaia belangeri* (= *Tupaia glis*), *Tamias rodolphi*, *Menetes berdmorei*, *Bandicota savilei* (= *B. bengalensis*), *Berylmys bowersi* (= *R. bowersi*), *Leopoldamys edwardsi* (= *R. edwardsi*), *Niviventer fulvescens* (= *R. fulvescens*), *Rattus andamanensis* (= *R. koratensis*), *Rattus niviventer* (Châu et al., 2007).

****Walchia (Walchia) lupella* (Traub et Evans, 1957)**

Исследованный материал.

Вьетнам: Tây Ninh (Tân Biên район, Tân Bình) – *Bandicota savilei*, *Berylmys berdmorei*, *Bandicota indica*, *Rattus type IV tiomanicus*, *Maxomys surifer* (октябрь 2011), Tây Ninh (Tân Biên район, Tân Lập, нац. парк Lò Gò-Ха Мát) – *Bandicota savilei*, *Berylmys berdmorei* (октябрь 2011), Bà Rịa-Vũng Tàu (Хуён Мòc район, Hòa Tân) – *Bandicota indica*, *Leopoldamys revertens*, *Berylmys berdmorei*, (октябрь 2011), Khánh Hòa (Ninh Hòa район, Ninh Sim) – *Rattus type IV tiomanicus*, *Rattus exulans* (октябрь 2011), Bà Rịa-Vũng Tàu (Хуён Мòc район, Зап-к Bình Châu – Phước Bửu) – *Leopoldamys revertens*, *Berylmys berdmorei*, ***Niviventer huang*** (ноябрь 2014), Lâm Đồng (нац. парк Bidoup Núi Bà) – *Rattus andamanensis*, ***Rattus osgoodi*** (ноябрь 2015), Quảng Bình (Lệ Thủy) – *Menetes berdmorei* (февраль-март 2016), Quảng Bình (район Lệ Thủy, коммуна Lâm Thủy район, Tân Lý) – ***Rattus nitidus***, *Bandicota indica* (март 2017).

Распространение.

Китай, Индия, Индонезия, Лаос, Таиланд (Stekolnikov, 2021), Вьетнам: Quảng Trị (Thoukhe Tri peak (?), III.1968) – *Rattus rattus* (Hadi and Carney, 1977); Cao Bằng (Chợ Rã, Ba Bể), Hà Tĩnh (Hương Khê), Bình Định (Tây Sơn), Đà Nẵng (Sơn Trà), Quảng Nam (Đại Lộc), Phù Yên (Xuân Sơn), Bình Thuận (Hàm Thuận), Gia Lai (Kom Plong), Khánh Hòa (Cam Ranh) – *Rattus andamanensis* (= *R. koratensis*), *Rattus norvegicus*, *Rattus exulans*, *Rattus losea*, *Rattus niviventer*, *Rattus pyctoris* (= *R. rattoides*), *Menetes berdmorei*, *Tupaia belangeri* (= *Tupaia glis*), *Gallus gallus dom.* (Châu et al., 2007).

****Walchia (Walchia) micropelta* (Traub et Evans, 1957)**

Исследованный материал.

Bà Rịa-Vũng Tàu (Хуён Мок район, Tân Lập, нац. парк Lò Gò-Ха Мát) – *Maxomys surifer* (октябрь 2011), Tây Ninh (Тân Biên район, Tân Bình) – *Rattus type IV tiomanicus*, *Bandicota savilei* (октябрь 2011), Bà Rịa-Vũng Tàu (Хуён Мок район, Bình Châu) – *Maxomys surifer* (октябрь 2011), Bà Rịa-Vũng Tàu (Хуён Мок район, Зап-к Bình Châu – Phước Bửu) – *Leopoldamys revertens*, *Maxomys surifer* (ноябрь 2014), Thanh Hoa (Muong Lat, Pu Nhi) – *Mus cooki*, Thanh Hoa (Muong Lat, Pu Nhi, дер. Noong) – *Tamiodon swinhoe*, Thanh Hoa (Muong Lat, Pu Nhi, дер. Hua Pu, дер. Pong, дер. Noong) – *Rattus losea* (апрель 2019), Gia Lai (K'Bang, Buon Luoi) – *Chiromyscus chiropus* (январь 1988), Lang Son (Lam Dat, Huu Lien NR) – *Niviventer niviventer* (май 2012).

Распространение.

Китай, Таиланд, Вьетнам: Nghệ An (Phủ Quỳnh) – *Rattus tanezumi* (= *R. flavipectus*, *R. f. molliculus*), Lào Cai – *Rattus tanezumi* (= *R. flavipectus*), Cao Bằng (Tĩnh Túc) – *Rattus tanezumi* (= *R. flavipectus*), *Rattus nitidus* (Шлугер и др., 1960б) (Гроховская, 1967); Kon Tum, Lâm Đồng (Bảo Lộc, Đạ Huoai), Hà Nội, Sơn La (Mộc Châu) – *Rattus rattus*, *Rattus tanezumi* (= *R. flavipectus*), *Rattus nitidus*, *Leopoldamys edwardsi* (= *R. edwardsi*), *Rattus andamanensis* (= *R. koratensis*) (Châu et al., 2007).

***Walchia (Walchia) neosinensis* (Hsu et Wen, 1956)**

Распространение.

Китай (Li et al., 1997), Вьетнам: Sơn La (Mộc Châu) – *Tupaia belangeri* (= *Tupaia glis*) (Châu et al., 2007).

***Walchia (Walchia) pacifica* (Chen et Hsu, 1955)**

Распространение.

Китай, Тайвань, Вьетнам: Hà Giang – *Rhizomys pruinosus* (Шлугер и др., 1960б); Sơn La (Mộc Châu), Thái Nguyên (Quận Chu), Bắc Giang (Tân Mài, Sơn Động), Hòa Bình (Đoàn Kết, Kim Bôi), Quang Ninh (Hoành Bồ), Gia Lai (An Khê), Đắk Lắk (Lắk), – *Rattus norvegicus*, *Rattus rattus*, *Rattus tanezumi* (= *R. flavipectus*), *Berylmys bowersi* (= *R. bowersi*), *Leopoldamys edwardsi* (= *R. edwardsi*), *Gallus gallus dom.* (Châu et al., 2007).

***Walchia (Walchia) parapacifica* Chen et Hsu, 1956**

Распространение.

Китай, Тайвань (Stekolnikov, 2021), Вьетнам: Sơn La (Mộc Châu), Thái Nguyên (Quân Chu) – *Rattus tanezumi* (=R. *flavipectus*), *Rattus andamanensis* (=R. *koratensis*), *Rattus nitidus*, *Gallus gallus dom.* (Châu et al., 2007).

****Walchia (Walchia) rustica* (Gater, 1932)**

Исследованный материал.

Quảng Bình (район Lê Thủy, коммуна Lâm Thủy район, Tân Lý) – *Berylmys berdmorei*, Quảng Bình (район Lê Thủy, коммуна Lâm Thủy район, Lê Thủy) – *Bandicota indica* (март 2017).

Распространение.

Бирма, Китай, Индия, Индонезия, Малайзия, Таиланд (Stekolnikov, 2021), Вьетнам: Quảng Trị (Vĩnh Linh) – *Rattus exulans* (=R. *r. concolor*), *Rattus tanezumi* (=R. *f. molliculus*, R. *r. sladeni*), *Rattus losea* (=R. *r. exiguous*), Nghệ An (Phù Quỳnh) – *Niviventer tenaster* (=R. *niviventer lotipes*), *Rattus tanezumi* (=R. *flavipectus*, R. *f. molliculus*), Lào Cai – *Rattus tanezumi* (=R. *flavipectus*), Hà Giang, Cao Bằng (Tĩnh Túc) и Thái Nguyên – *Rattus tanezumi* (=R. *flavipectus*), Quảng Ninh (Cẩm Phả) – *Leopoldamys revertens* (=R. *sabanus heptneri*), *Tupaia belangeri* (=Tupaia *glis modesta*) (Шлугер и др., 1960б); Hòa Bình (Tu Lý, Đà Bắc), Ninh Bình (Đông Giao), Hà Tĩnh (Hương Hoà, Hương Khê), Quảng Trị (Vĩnh Linh), Phù Yên (Xuân Sơn, Đồng Xuân) – *Leopoldamys edwardsi* (=R. *edwardsi*), *Rattus andamanensis* (=R. *koratensis*), *Hylomys suillus*, *Tupaia belangeri* (=Tupaia *glis*) (Châu et al., 2007).

Дополнительные хозяева во Вьетнаме (без указания точек сбора). *Rattus tanezumi* (=R. *r. khyensis*, R. *r. tikos*), *Rattus tanezumi* (=R. *flavipectus*), *Rattus exulans* (=R. *r. concolor*), *Rattus grochovskii* (=Leopoldamys cf. *edwardsi*), *Rattus nitidus* (Шлугер и др., 1960б).

*****Walchia (Walchia) zangnanica* Wu et Wen, 1984**

Исследованный материал.

Вьетнам: Lam Dong (Da Lat plateau, Bi Dup 4 km from Long Lanh village) – *Crocidura attenuata* (апрель 2002), Kon Tum (Tan Binh) – *Bandicota savilei* (декабрь 2008).

Распространение.

Китай (Li et al., 1997).

*****Walchia (Walchia) cf. brennani* (Womersley, 1952)**

Исследованный материал.

Вьетнам: Tuyen Quang (около Na Hang) – *Neotetracus sinensis*, *Rhizomys pruinosis* (апрель 2018).

Распространение.

Малайзия (Stekolnikov, 2021).

Подсемейство Trombiculinae Ewing, 1929

Триба Schoengastiini Vercammen-Grandjean, 1960

Род *Ascoschoengastia* Ewing, 1946

****Ascoschoengastia audyi* (Womersley, 1952)**

Исследованный материал.

Tây Ninh (Tân Biên район, Tân Bình) – *Rattus type IV tiomanicus* (октябрь 2011), Bà Rịa-Vũng Tàu, (Хуён Мёс район, Hòa Tân) – *Rattus norvegicus*, *Rattus exulans*, *Rattus type IV tiomanicus* (октябрь 2011), Dong Nai (Vinh Cuu reserve, Ma Da forestry) – ***Tamiops rudolfei*** (октябрь 2009).

Распространение.

Бирма, Китай, Индонезия, Малайзия, Таиланд (Stekolnikov, 2021), Вьетнам: Lào Cai, Nghệ An (Phủ Quỳ) – *Rattus nitidus*, *Rattus tanezumi* (= *R. flavipectus*) (Шлугер и др., 1960в). Thừa Thiên-Huế, Khánh Hòa, Bình Thuận – *Menetes berdmorei*, *Rattus andamanensis* (= *R. koratensis*), *Rattus nitidus*, *Rattus norvegicus*, *Rattus* sp. (Châu et al., 2007).

***Ascoschoengastia canus* Domrow, 1962**

Распространение.

Малайзия, Таиланд (Stekolnikov, 2021), Вьетнам: Ninh Thuận (Phan Rang, июнь 1960) – *Tupaia belangeri* (= *Tupaia glis*) (Domrow, 1962a).

****Ascoschoengastia indica* (Hirst, 1915)**

Исследованный материал.

Tây Ninh (Tân Biên район, Tân Bình) – *Rattus type IV tiomanicus*, *Bandicota savilei*, *Rattus exulans*, *Maxomys surifer* (октябрь 2011), Bà Rịa-Vũng Tàu (Хуён Мөс район, Hòa Tân) – *Rattus norvegicus*, *Rattus type IV tiomanicus* (октябрь 2011), Bà Rịa-Vũng Tàu (Хуён Мөс район, Зап-к Bình Châu – Phước Bửu) – *Berylmys berdmorei*, ***Leopoldamys revertens*** (ноябрь 2014), Lâm Đồng (нац. парк Bidoup Núi Bà) – *Rattus andamanensis* (ноябрь 2015), Quảng Bình (Lê Thủy, Lâm Thủy) – *Chiromyscus langbianis*, *Tupaia belangeri*, *Rattus type IV tiomanicus* (март 2017), Nghệ An (Hoà Bình, около нац. парка Pu Mat) – *Chiromyscus thomasi*, *Callosciurus inornatus* (апрель 2018), Tuyên Quang (около Na Hang) – *Leopoldamys edwardsi*, *Neotetracus sinensis* (апрель 2018), Thừa Thiên-Huế, Nam Đông, Khe Tre – *Chiromyscus langbianis* (декабрь 2019), Bà Rịa-Vũng Tàu (Con Son island) – *Tupaia belangeri* (июнь 2010), Kiên Giang (Phu Quoc island, Duong Dong-Bai Thom road) – *Rattus tanezumi* (ноябрь 2003).

Распространение.

Австралия, Бирма, Цейлон, Китай, Гуам, Индия, Индонезия, Малайзия, Мальдивские острова, Папуа-Новая Гвинея, Филиппины, Сингапур, Тайвань, Таиланд (Stekolnikov, 2021), Вьетнам: Hanoi, Lào Cai, Nghệ An (Phủ Quỳ), Quảng Ninh (Cẩm Phả, Hòn Gai), Thanh Hóa – *Rattus norvegicus*, *Rattus nitidus* (= *R. r. obsoletus*), *Rattus nitidus*, *Rattus ruficollis*, *Rattus Rattus tanezumi* (= *R. flavipectus*), *Rattus rattus* (= *R. r. rufescens*, *R. r. wroughtoni*), *Rattus tanezumi* (= *R. r. khyensis*, *R. r. tikos*), *Rattus rattus* (= *R. r. alexandrinus*), *Mus musculus*, *Mus musculus urbanus* (Шлугер и др., 1960в); Thái Nguyên – *Rattus tanezumi* (= *R. flavipectus*), *Crocidura attenuata*, Quảng Ninh (Hà Lầm) – *Rattus tanezumi* (= *R. flavipectus*), Quảng Ninh (Cẩm Phả) – *Rattus norvegicus*, *Leopoldamys revertens* (= *R. sabanus heptneri*), *Rattus tanezumi* (= *R. r. sladeni*), *Rattus tanezumi* (= *R. flavipectus*), Tỉnh Túc (Cao Bằng) – *Rattus tanezumi* (= *R. flavipectus*), Hà Giang – *Rattus tanezumi* (= *R. flavipectus*), Lào Cai – *Rattus tanezumi* (= *R. flavipectus*), Quảng Trị (Vĩnh Linh) – *Rattus tanezumi* (= *R. flavipectus*, *R. r. sladeni*), *Rattus exulans* (= *R. r. concolor*), *Rattus norvegicus*, Nghệ An (Phủ Quỳ) – *Tupaia belangeri* (= *Tupaia glis*), *Niviventer tenaster* (= *R. niviventer lotipes*), *Rattus argentiventer* (= *R. hoxaensis*), *Rattus tanezumi* (= *R. flavipectus*, *R. r. molliculus*) (Гроховская, 1967); “around Saigon” – *R. norvegicus*, *R. fulvescens?*, *Mus jersoni?* (Audy, 1956); Quang Tri (Thoukhe Tri Peak) – *Rattus rattus*, Bà Rịa-Vũng Tàu (Côn Sơn остров,

0.3km W & 1.0km S of Airport, 20 m) – *Rattus tanezumi* (= *R. r. germani*), Bà Rịa-Vũng Tàu (Côn Sơn остров, Núi Nha Ban, Núi Chua, 300m & 500m) – *Niviventer fulvescens* (= *R. niviventer condorensis*), Quảng Nam (полуостров Sơn Trà, Hòa Vang) – *Tupaia belangeri* (= *Tupaia glis*) (Hadi and Carney, 1977); Sơn La, Hà Giang, Thừa Thiên-Huế, Phú Yên, Bình Thuận (Sông Trao), Gia Lai, Kon Tum, Đắk Lắk (Buôn Ma Thuột), Южный Вьетнам: Kê La (?), Xuân Phú, Krong Pa (=Krong Pa) (Châu et al., 2007).

Дополнительные хозяева во Вьетнаме (без указания точек сбора). *Gallus gallus dom.*, *Nycticebus coucang*, *Hylopetes alboniger*, *Ptaurista elegans*, *Mus musculus*, *Rattus exulans*, *Rattus tanezumi* (= *R. flavipectus*), *Rattus norvegicus*, *Leopoldamys edwardsi* (= *R. edwardsi*), *Rattus andamanensis* (= *R. koratensis*), *Rattus nitidus*, *Rattus niviventer*, *Rattus cremoriventer*, *Rattus rattoides* (Châu et al., 2007).

****Ascoschoengastia lorius* (Gunther, 1939)**

Исследованный материал.

Вьетнам: Tây Ninh (Tân Biên район, Tân Bình) – *Rattus type IV tiomanicus*, *Bandicota savilei*, *Maxomys surifer* (октябрь 2011), Bà Rịa-Vũng Tàu (Хуён Мок район, Bình Châu) – *Rattus type IV tiomanicus* (октябрь 2011), Bà Rịa-Vũng Tàu (Хуён Мок район, Hòa Tân) – *Rattus exulans* (октябрь 2011), Khánh Hòa (Ninh Hòa район, Ninh Sim) – *Rattus type IV tiomanicus* (октябрь 2011), Thanh Hoa (Muong Lat, коммуна Phu Nhi, дер. Cat Top, Na Tau или Pung Mua) – *Tupaia sinensis* (апрель 2019).

Распространение.

Австралия, Китай, Папуа-Новая Гвинея, Таиланд (Stekolnikov, 2021), Вьетнам: Đồng Nai – *Rattus nitidus*; Sơn La (Mộc Châu), Đồng Nai (Sông Ray, Хуён Мок, июль 1978) (Châu et al., 2007).

*****Ascoschoengastia montana* Yu, Yang et Chen, 1980**

Исследованный материал.

Вьетнам: Tây Ninh (Tân Biên район, Tân Bình) – *Rattus type IV tiomanicus*, *Maxomys surifer* (октябрь 2011).

Распространение.

Китай (Li et al., 1997).

***Ascoschoengastia octavia* Domrow, 1962**

Распространение.

Вьетнам.

Ninh Thuận (Phan Rang) – *Tupaia belangeri* (= *Tupaia glis*), *Menetes berdmorei*, *Rattus rattus* (Domrow, 1962a);

Lâm Đồng (Bảo Lộc) – *Rattus niviventer* (Châu et al., 2007).

***Ascoschoengastia roluis* (Traub et Audy, 1954)**

Распространение.

Борнео (?), Индия, Малайзия, Таиланд (Stekolnikov, 2021), Вьетнам: Nghệ An (Phủ Quỳnh), Quảng Trị (Vĩnh Linh) – *Rattus rattus* (= *R. r. wroughthoni*), *Rattus nitidus* (Шлугер и др., 1960в);

Lào Cai – *Rattus tanezumi* (= *R. flavipectus*), Quảng Trị (Vĩnh Linh) – *Rattus exulans* (= *R. r. concolor*), *Rattus tanezumi* (= *R. r. sladeni*), Nghệ An (Phủ Quỳnh) – *Rattus tanezumi* (= *R. flavipectus*), *Niviventer tenaster* (= *R. niviventer lotipes*), *Tupaia belangeri* (= *Tupaia glis*) (Гроховская, 1967); Thái Nguyên (Quân Chu), Gia Lai (плато Kon Hà Nừng) (Châu et al., 2007).

Под *Cheladonta* Lipovsky, Crossley et Loomis, 1955

****Cheladonta neda* Schluger et al., 1960**

Исследованный материал.

Вьетнам: Bà Rịa-Vũng Tàu (Хуён Мок район, Зап-к Bình Châu – Phước Bửu) – *Maxomys surifer* (ноябрь 2014).

Распространение.

Таиланд (Stekolnikov, 2021), Вьетнам: Quảng Ninh (Hà Lâm, Hạ Long = Hon Gai) – *Leopoldamys edwardsi* (= *R. edwardsi camphaensis*) (Шлугер и др., 1960в), Quảng Ninh (Cẩm Phả) – *Tupaia belangeri* (= *Tupaia glis modesta*) (Гроховская, 1967); Kon Tum (Châu et al., 2007).

Род *Doloesia* Oudemans, 1910

Подрод *Doloesia* Oudemans, 1910

****Doloesia (Doloesia) alata* Schluger, Grochovskaja, Ngu, Hoe et Tung, 1961**

Исследованный материал.

Вьетнам: Туен Quang (около Na Hang) – *Neotetracus sinensis* (апрель 2018).

Распространение.

Китай, Вьетнам: Quảng Ninh (Hà Lầm, Hạ Long = Hon Gai) – *Leopoldamys* cf. *edwardsi* (= *Rattus grochovskii*) (Шлугер и др., 1961), *Leopoldamys revertens* (= *R. sabanus heptneri*) (Гроховская, 1967).

***Doloesia (Doloesia) fulminans* Schluger, Grochovskaja, Ngu, Hoe et Tung, 1961**

Распространение.

Вьетнам: Quảng Ninh (Hà Lầm, Hạ Long = Hon Gai) – *Rattus grochovskii* (= *Leopoldamys* cf. *edwardsi*) (Шлугер и др., 1961), *Leopoldamys revertens* (= *R. sabanus heptneri*), Thái Nguyên – *Rattus tanezumi* (= *R. flavipectus*), *Crocidura attenuata* (Гроховская, 1967).

Подрод *Traubacarus* Audy et Nadchatram, 1957

****Doloesia (Traubacarus) brachypus* (Audy et Nadchatram, 1957)**

Исследованный материал.

Вьетнам: Bà Rịa-Vũng Tàu (Хуён Мок район, Зап-к Bình Châu – Phước Bửu) – *Maxomys surifer* (ноябрь 2014), Quảng Bình (район Lệ Thủy, коммуна Lâm Thủy район, Tân Lý) – *Bandicota indica*, *Niviventer huang*, *Rattus nitidus*, *Berylmys bowersi*, *Leopoldamys herberti* (март 2017).

Распространение.

Китай, Малайзия, Таиланд (Stekolnikov, 2021), Вьетнам: Thái Nguyên, Quảng Ninh (Hà Lầm, Hạ Long = Hon Gai) – *Rattus grochovskii* (= *Leopoldamys* cf. *edwardsi*) (Шлугер и др., 1961), *Leopoldamys revertens* (= *R. sabanus heptneri*), Thái Nguyên – *Rattus tanezumi* (= *R. flavipectus*)

(Гроховская, 1967); Bình Định (Bình Tường, Tây Sơn), Kon Tum (30 km от Tây Nam) (Châu et al., 2007).

Дополнительные хозяева во Вьетнаме (без указания точек сбора). *Berylmys bowersi* (=R. *bowersi*), *Niviventer niviventer* (=R. *niviventer*), *Niviventer fulvescens* (=R. *fulvescens*), *Rattus andamanensis* (=R. *koratensis*), *Leopoldamys edwardsi* (=R. *edwardsi*) (Châu et al., 2007).

***Doliosia (Traubacarus) gigantea* (Schluger, Grochovskaja, Ngu, Hoe et Tung, 1961)**

Распространение.

Вьетнам: Quảng Ninh (Hà Lâm, Hạ Long = Hon Gai) – *Rattus grochovskii* (=Leopoldamys cf. *edwardsi*) (Шлугер и др., 1961), *Leopoldamys revertens* (=R. *sabanus heptneri*) (Гроховская, 1967).

Genus *Farrellioides* Vercammen-Grandjean, 1960

***Farrellioides striatum* (Nadchatram et Traub, 1964)**

Распространение.

Лаос, Таиланд (Stekolnikov, 2021), Вьетнам: Tây Ninh (Ba Đên) – *Tupaia* sp. (Nadchatram and Traub, 1964); Phú Yên (деревня Xuân Sơn, район Đồng Xuân, май 1976), Đắk Lắk (Ea Sup) – *Menetes berdmorei*, *Rattus andamanensis* (=R. *koratensis*) (Châu et al., 2007).

Род *Helenicula* Audy, 1954

***Helenicula consonensis* Hadi et Carney, 1977**

Распространение.

Вьетнам: Bà Rịa-Vũng Tàu (Côn Sơn остров) – *Niviventer fulvescens* (=R. *niviventer condorensis*) (Hadi and Carney, 1977); *Macaca fasciatus*, *Rattus tanezumi* (=R. *r. germaini*) – (Châu et al., 2007).

***Helenicula globularis* (Walch, 1927)**

Распространение.

Китай, Индия, Индонезия, Филиппины, Сингапур (Stekolnikov, 2021), Вьетнам: Đắk Lắk (Buôn Ma Thuột), ?Carya Danar – *Tupaia* sp. (Nadchatram and Traub 1971).

***Helenicula kohlsi* (Philip et Woodward, 1946)**

Распространение.

Австралия, Бирма, Китай, Индия, Иран, Непал, Пакистан, Филиппины, Тайвань, Таиланд (Stekolnikov, 2021), Вьетнам: Quảng Ninh (Hà Long = Hon Gai) – *Rattus tanezumi* (= *R. r. tikos*) (Шлугер и др., 1960в), Quảng Ninh (Hà Lâm) – *Rattus tanezumi* (= *R. r. sladeni*) (Гроховская, 1967); Nghệ An, Phú Yên, Bình Thuận, Kon Tum, Gia Lai, Đắk Lắk (Buôn Ma Thuột) (Châu et al., 2007).

Дополнительные хозяева во Вьетнаме (без указания точек сбора). *Hemidactylus frenatus*, *Tupaia belangeri* (= *Tupaia glis*), *Macaca mulatta*, *Viverricula indica*, *Felis bengalensis*, *Menetes berdmorei*, *Bandicota indica*, *Leopoldamys edwardsi* (= *R. edwardsi*), *Niviventer fulvescens* (= *R. fulvescens*), *Rattus andamanensis* (= *R. koratensis*) (Châu et al., 2007).

***Helenicula lanius* (Radford, 1946)**

Распространение.

Бирма, Китай, Индия, Филиппины, Таиланд (Stekolnikov, 2021), Вьетнам: Quảng Ninh (Hà Long = Hon Gai) – *Rattus tanezumi* (= *R. r. tikos*) (Шлугер и др., 1960в), Quảng Ninh (Hà Lâm) – *Rattus tanezumi* (= *R. r. sladeni*) (Гроховская, 1967); Hòa Bình (Kim Bôi, февраль 1972), Kon Tum (Đắc Đứ, Sa Thầy, декабрь 1977), Đắk Lắk (Krông Pác, декабрь 1977) (Châu et al., 2007).

Дополнительные хозяева во Вьетнаме (без указания точек сбора). *Macaca mulatta*, *Chrotogale owstoni*, *Dremomys pernyi*, *Callosciurus erythraeus*, *Rattus cremoniventer*, *Leopoldamys edwardsi* (= *R. edwardsi*), *Rattus andamanensis* (= *R. koratensis*) (Châu et al., 2007).

***Helenicula mutabilis* (Gater, 1932)**

Распространение.

Малайзия, Таиланд (Stekolnikov, 2021), Вьетнам: Thái Nguyên (Quân Chu, ноябрь 1971) – *Dremomys pernyi*, Gia Lai (An Khê, май 1971) – *Menetes berdmorei*, Đắk Lắk (Buôn Ma Thuột) (Châu et al., 2007).

****Helenicula scanloni* Domrow et Nadchatram, 1964**

Исследованный материал.

Son La (Phu Yen, commune Muong Bang) – *Leopoldamys edwardsi* (март 2011), Nghe An, Quỳnh Châu – *Dremomys rufigenis* (март 2014).

Распространение.

Таиланд (Stekolnikov, 2021), Вьетнам: Bà Rịa-Vũng Tàu (Côn Sơn остров) – *Rattus tanezumi* (= *R. r. germani*) (Hadi and Carney, 1977).

***Helenicula selvana* Schluger, Grochovskaja, Ngu, Hoe et Tung, 1960**

Распространение.

Вьетнам: (Quảng Trị (Vĩnh Linh)) – *Rattus nitidus* (= *R. r. obsoletus*) (Шлугер 1960в); Quảng Ninh (Hà Lâm) – *Rattus tanezumi* (= *R. r. sladeni*) (Гроховская, 1967); Thái Nguyên (Quân Chu, XII.1969) – *Tupaia belangeri* (= *Tupaia glis*), Quảng Ninh (Vàng Danh, Hòn Gai, III.1970) – *Rattus rattus*, Bình Thuận (Hàm Trí, Hàm Thuận, XII.1980) – *Tupaia belangeri* (= *Tupaia glis*) (Châu et al., 2007).

****Helenicula simena* (Hsu et Chen, 1957)**

Исследованный материал.

Вьетнам: Tuyên Quang (около Na Hang) – *Dremomys ornatus* (апрель 2018), Son La province (Muong Coi village) – *Bandicota* sp., *Leopoldamys herberti* (декабрь 2011).

Распространение.

Китай, Таиланд, Вьетнам: Thái Nguyên – *Rattus tanezumi* (= *R. flavipectus*), *Crocidura attenuata* (Шлугер и др., 1960в); Quảng Ninh (Cẩm Phả) – *Tupaia belangeri* (= *Tupaia modesta glis*) (Гроховская, 1967); Bắc Giang, Hòa Bình, Nghệ An, Bình Thuận, Gia Lai, Đắk Lắk, Lâm Đồng (Châu et al., 2007).

Дополнительные хозяева во Вьетнаме (без указания точек сбора). *Gallus gallus dom.*, *Centropus sinensis*, *Lanius schach*, *Pellorneum ruficeps vividum*, *Pomatorhinus hypoleucos tickelli*, *Dicrurus hottentotus*, *Hylomys suilius*, *Tupaia belangeri* (= *Tupaia glis*), *Macaca mulatta*, *Paguma larvata*, *Prinodon pardicolor*, *Dremomys pernyi*, *Menetes berdmorei*, *Bandicota savilei* (= *B. bengalensis*), *Rattus tanezumi* (= *R. r. germani*), *Rattus andamanensis* (= *R. koratensis*) (Châu et al., 2007).

Примечание.

Исследованные экземпляры отличаются от *H. simena* (Li et al., 1997) меньшей длиной ног и чуть более длинными щетинками щита.

***Helenicula signata* (Womersley, 1952)**

Исследованный материал.

Вьетнам: Thanh Hoa (Muong Lat, коммуна Phu Nhi, дер. Cat Top, Na Tau или Pung Mua) – *Niviventer fulvescens* (апрель 2019).

Распространение.

Малайзия (Stekolnikov, 2021).

***Helenicula cf. edibakeri* (Nadchatram et Traub, 1971)**

Исследованный материал.

Вьетнам: Nghe An (Hoa Binh, около Pu Mat национальный парк) – *Dremomys rufigenis* (апрель 2018).

Распространение.

Китай (Li et al., 1997).

Род *Neoschoengastia* Ewing, 1929

***Neoschoengastia gallinarum* (Hatori, 1920)**

Распространение.

Китай, Малайзия, Тайвань (Stekolnikov, 2021), Вьетнам: Hanoi, Thanh Hóa – *Gallus gallus* (Шлугер и др., 1960в); *Polypectron bicalcanatum*, *Rattus tanezumi* (= *R. flavipectus*), *Rattus andamanensis* (= *R. koratensis*) (Châu et al., 2007).

***Neoschoengastia posekanyi* Wharton et Hardcastle, 1946**

Распространение.

Австралия, Китай, Япония, Тайвань, Таиланд (Stekolnikov, 2021), Вьетнам: Hanoi – *Gallus gallus* (Шлугер и др., 1960в); Nam Định (Nghĩa Hưng, сентябрь 1977), Gia Lai (H'Lim (?), Mang Yang) – *Rattus tanezumi* (= *R. flavipectus*) (Châu et al., 2007).

Род *Parascoschoengastia* Vercammen-Grandjean, 1960

***Paraschoengastia monticola* Wharton et Hardcastle, 1946**

Распространение.

Китай, Япония, Тайвань, Вьетнам: Quảng Ninh (Cẩm Phả, Đông Triều, январь-ноябрь) – *Rattus rattus*, *Nythyonic ethertoni* (Châu et al., 2007).

Род *Schoengastia* Oudemans, 1910

***Schoengastia pseudoschuffneri* (Walch, 1927)**

Распространение.

Бирма, Индия, Индонезия (Stekolnikov, 2021), Вьетнам: Hanoi – *Bandicota savilei* (= *B. bengalensis*), *Rattus tanezumi* (= *R. flavipectus*), *Rattus norvegicus* (Châu et al., 2007).

Род *Schoutedenichia* Jadin and Vercammen-Grandjean, 1954

Подрод *Schoutedenichia* Jadin et Vercammen-Grandjean, 1954

***Schoutedenichia* (*Schoutedenichia*) *centralkwangtungae* (Mo, Chen, Ho et Li, 1959)**

Распространение.

Китай, Таиланд (Stekolnikov, 2021), Вьетнам: Quảng Ninh (Hạ Long = Hòn Gai) – *Leopoldamys edwardsi* (= *R. edwardsi camphaensis*) (Шлугер и др., 1960в), Южный Вьетнам (Saigon) – *Suncus murinus* (Domgou, 1962с).

Род *Walchiella* Fuller, 1952

*****Walchiella hanseni* Nadchatram et Lakshana, 1965**

Исследованный материал.

Вьетнам: Туен Quang (около Na Hang) – *Dacnomys millardi* (апрель 2018), Thanh Hoa, Muong Lat (коммуна Phu Nhi, дер. Hua Pu) – *Rattus losea* (апрель 2019).

Распространение.

Таиланд.

****Walchiella impar* (Gunther, 1939)**

Исследованный материал.

Quảng Bình (район Lệ Thủy, коммуна Lâm Thủy район, Tân Lý) – *Niviventer huang* (март 2017), Phú Quốc остров – *Rattus tanezumi* (ноябрь 2003).

Распространение.

Малайзия, Папуа-Новая Гвинея, Филиппины, Таиланд (Stekolnikov, 2021), Вьетнам: Lâm Đồng (Bảo Lộc), Южный Вьетнам – *Tupaia belangeri* (= *Tupaia glis*) (Châu et al., 2007).

****Walchiella traubi* (Womersley, 1952)**

Исследованный материал.

Đồng Nai, Cát Tiên национальный парк – *Maxomys surifer* (ноябрь 2014), Quảng Bình (район Lệ Thủy, коммуна Lâm Thủy район, Tân Lý) – *Chiromyscus langbianis*, *Tupaia belangeri*, *Rattus norvegicus*, *Leopoldamys herberti* (март 2017), Tuyên Quang (около Na Hang) – *Leopoldamys edwardsi* (апрель 2018).

Распространение.

Бирма, Малайзия, Таиланд (Stekolnikov, 2021), Вьетнам: Kon Tum – *Rattus niviventer* (Domrow, 1962b); Thái Nguyên (Quân Chu, Đại Từ), Bắc Giang (Sơn Động), Thừa Thiên-Huế (Hương Lộc, Phú Lộc), Lâm Đồng (Bảo Lộc, Di Linh) (Châu et al., 2007).

Триба Trombiculini Vercammen-Grandjean, 1960

Род *Blankaartia* Oudemans, 1911

Подрод *Blankaartia* Oudemans, 1911

****Blankaartia acuscutellaris* (Walch, 1922)**

Исследованный материал.

Вьетнам: Bà Rịa-Vũng Tàu (район Xuyên Mộc, Hòa Tân) – *Rattus type IV tiomanicus*, *Bandicota indica* (октябрь 2011), Bà Rịa-Vũng Tàu (район Xuyên Mộc, Зап-к Bình Châu – Phước Bửu) – *Rattus norvegicus* (ноябрь 2014).

Распространение.

Африка, Азия: Азербайджан, Бирма, Цейлон, Китай, Гуам, Индия, Индонезия, Казахстан, Малайзия, Мальдивские острова, Филиппины, Таиланд (Кудряшова, 1998; Chaisiri et al., 2016), Вьетнам: Đắk Lắk (Buôn Ma Thuột), Cà Mau – *Bandicota indica*, *Rattus losea* (= *R. losea exigus*), *Rattus andamanensis* (= *R. koratensis*) (Châu et al., 2007), Европа.

Род *Eutrombicula* Ewing, 1938

***Eutrombicula hirsti* (Sambon, 1927)**

Распространение.

Австралия, Индия, Папуа Новая Гвинея, Филиппины (Fernandes and Kulkarni, 2003; Châu et al. 2007), Вьетнам: Hà Giang – *Gallus gallus domesticus*, на домашних животных (Châu et al., 2007).

****Eutrombicula rara* (Walch, 1924)**

Исследованный материал.

Lâm Đồng (Cát Tiên нац. парк) – *Maxomys surifer* (ноябрь 2014).

Распространение.

Австралия, Индонезия, Малайзия (Audy, 1957), Папуа Новая Гвинея (Audy, 1956), Филиппины, Таиланд, Вьетнам: Thái Nguyên (Quân Chu, Đại Từ), Quảng Ngãi (коммуна Tiến

Mình, район Trà My), Gia Lai (Ха Lam, район An Khê), Lâm Đồng (коммуна Lộc Trung, район Đa Huoai) – *Tupaia belangeri* (= *Tupaia glis*), *Dremomys rufigenis*, *Callosciurus flavimnus*, *Menetes berdmorei*, *Niviventer fulvescens* (= *R. fulvescens*), *Rattus andamanensis* (= *R. koratensis*) (Châu et al., 2007).

***Eutrombicula wichmanni* (Oudemans, 1905)**

Распространение.

Австралия, Бирма, Бруней, Китай, Гуам, Индонезия, Япония, Малайзия, Папуа Новая Гвинея, Филиппины, Таиланд (Stekolnikov, 2021), Вьетнам: Hanoi – куры, собаки, *Rattus tanezumi* (= *R. flavipectus*), *Rattus norvegicus*; Lào Cai; Hà Giang и Nghệ An (Phủ Quỳ) – *Rattus tanezumi* (= *R. flavipectus*), Quảng Trị (Vĩnh Linh) – *Rattus tanezumi* (= *R. flavipectus*), *Rattus exulans* (= *R. r. concolor*), Thanh Hoá – *Rattus rattus* (= *R. r. rufescens*, *R. r. kelaarti*, *R. r. alexandrinus*), *Rattus nitidus*, люди, домашние животные (Шлугер и др., 1963) (Гроховская, 1967). Thái Nguyên, Phú Thọ, Hòa Bình, Thái Bình, Nam Định, Nghệ An, Hà Tĩnh, Thừa Thiên Huế, Quảng Nam, Đà Nẵng, Lâm Đồng (Châu et al., 2007). Хозяева *Gekko gecko*, птицы, домашние животные, *Dremomys pernyi*, *Menetes berdmorei*, *Berylmys bowersi* (= *R. bowersi*), *Rattus andamanensis* (= *R. koratensis*), *Rattus rattus*, *Rattus norvegicus* (Châu et al., 2007).

Род *Leptotrombidium* Nagayo, Miyagawa, Mitamura et Imamura, 1916

*****Leptotrombidium abramovi* Stekolnikov, 2013**

Исследованный материал.

Вьетнам: Lâm Đồng, Cát Tiên нац. парк – *Maxomys surifer* (ноябрь 2014), Thanh Hoa (Muong Lat, коммуна Phu Nhi, дер. Pu Quan) – *Anourosorex squamipes* (апрель 2019).

Распространение.

Лаос (Stekolnikov, 2013).

***Leptotrombidium akamushi* (Brumpt, 1910)**

Распространение.

Бирма, Цейлон, Китай, Япония, Корея, Малайзия, Папуа Новая Гвинея, Филиппины, Тайвань (Wang and Yu, 1992), Таиланд (Stekolnikov, 2021), Вьетнам: Lâm Đồng (Lộc Trung, Bảo Lộc) –

Tragulus javanicus, Bình Thuận (Tân Nghĩa, Hàm Tân) – *Herpestes javanicus exilis* (Châu et al., 2007); Bình Thuận (коммуна Tân Nghĩa, район Hàm Tân), Đồng Nai (ферма Sông Ray, район Xuyên Mộc); Lâm Đồng (Di Linh, Bảo Lộc) – *Menetes berdmorei*, *Rattus andamanensis* (= *R. koratensis*) (Châu et al., 2007).

***Leptotrombidium allosectum* Wang, Liao et Lin, 1981**

Распространение.

Китай (Li et al., 1997), Вьетнам: Cúc Phương National Park – птицы *Pellorneum ruficeps*, *Larvivora sibilans* (февраль, 2010) (Kaluz et al., 2016).

****Leptotrombidium alopeciatum* Traub et Nadchatram, 1967**

Исследованный материал.

Вьетнам: Đồng Nai (Cát Tiên национальный парк) – *Maxomys surifer*, *Tupaia belangeri* (ноябрь 2014), Quảng Bình (район Lệ Thủy, коммуна Lâm Thủy район, Tân Lý) – *Chiromyscus langbianis*, *Niviventer tenaster*, *Berylmys berdmorei*, *Berylmys bowersi*, *Niviventer huang*, *Tupaia belangeri*, *Niviventer tenaster*, *Bandicota indica*, *Rattus norvegicus*, *Rattus type IV tiomanicus*, *Leopoldamys herberti*, *Dremomys rufigenis* (март 2017), Thừa Thiên-Huế (Nam Đông, Thuong Long) – *Chiromyscus chiropus* (декабрь 2019).

Распространение.

Вьетнам: Lâm Đồng (Bảo Lộc (=Blao), октябрь 1960) – *Tupaia* sp., *Rattus* sp., (Hương Lâm, 1000 м, октябрь 1960) – *Tupaia* sp., Lâm Đồng, Di Linh (Djiring, 1000 м, октябрь 1960) – *Dremomys* sp; Lâm Đồng (Bảo Lộc); Song Trao (?); Lâm Đồng? (Hương Lâm, Di Linh (Djiring)); Khanh Hoa? (Đại Lãnh); Kê La (?) (=Kê Lám, Nghệ An); Thái Đa, Tam La (?) – *Tupaia* sp., *Dremomys* sp., *Hylomys* sp., *Rattus* sp., 1 белка (shrew) (1000–1550 м) (Traub and Nadchatram, 1967).

Примечание.

Экземпляры, собранные в Quang Binh и Thừa Thiên-Huế, отличаются от *L. alopeciatum* (Vergammen-Grandjean and Langston, 1976; Stekolnikov, 2013) несколько другим расположением дорсальных щетинок: 8-6-6-... или 8-4-6-... vs. 6-4-4-...

*****Leptotrombidium arenicola* Traub, 1960**

Исследованный материал.

Вьетнам: Tây Ninh (Tân Biên, Tân Bình, Lo Go-Xa Mat национальный парк area) – *Rattus type IV tiomanicus* (октябрь 2011), Quảng Bình (Lê Thủy) – *Menetes berdmorei* (февраль-март 2016), Tuyên Quang (около Na Hang) – *Dremomys ornatus* (апрель 2018).

Распространение.

Малайзия (Stekolnikov, 2013).

****Leptotrombidium arvinum* (Schluger et al., 1960)**

Исследованный материал.

Вьетнам: Đồng Nai (Cát Tiên национальный парк) – *Callosciurus finlaysonii flavimanus*, *Tupaia belangeri* (ноябрь 2014), Quảng Bình (район Lê Thủy, коммуна Lâm Thủy, окр. дер. Tân Lý) – *Bandicota indica*, *Rattus andamanensis*, *Tupaia belangeri* (март 2017), Thừa Thiên-Huế (Nam Đông, Thuong Long) – *Chiromyscus chiropus* (декабрь 2019).

Распространение.

Китай (Юннань), Лаос, Малайзия, Таиланд, (Traub and Lakshana, 1966; Vercammen-Grandjean and Langston, 1976; Wang and Yu, 1992; Chaisiri et al., 2016), Вьетнам: Cao Bằng (Ba Bể); Nghệ An (Phủ Quỳ) – *Tupaia* sp. (Шлугер и др., 1960a); Hà Giang – *Rattus tanezumi* (= *R. r. sladeni*), Nghệ An (Phủ Quỳ = Фу-Куй = Phủ Quỳ) – *Tupaia belangeri* (= *Tupaia glis modesta*), *Niviventer tenaster* (= *R. niviventer lotipes*), *Rattus tanezumi* (= *R. flavipectus*) (Гроховская, 1967).

Дополнительные хозяева во Вьетнаме (без указания точек сбора). *Callosciurus erythraeus*, *Dremomys rufigenis*, *Rattus* sp. (Châu et al., 2007).

*****Leptotrombidium binbium* Traub et Lakshana, 1966**

Исследованный материал.

Вьетнам: Côn Tum (Chu Mom Ray национальный парк) – *Dremomys rufigenis* (ноябрь 2014).

Распространение.

Таиланд (Stekolnikov, 2021).

*****Leptotrombidium chuanxi* Wen, Zhou, Chen, Wang et Zhang, 1984**

Исследованный материал.

Вьетнам: Quảng Bình (Lê Thủy, Lâm Thủy) – *Niviventer huang*, *Rattus nitidus*, *Rattus andamanensis* (апрель 2018).

Распространение.

Китай (Li et al., 1997).

*****Leptotrombidium cricethrionis* Wen, Sun et Sun, 1984**

Исследованный материал.

Вьетнам: Туен Quang (около Na Hang) – *Dacnomys millardi* (апрель 2018).

Распространение.

Китай (Li et al., 1997).

****Leptotrombidium deliense* (Walch, 1922)**

Исследованный материал.

Вьетнам: Tây Ninh (район Tân Biên: Tân Bình) – *Rattus type IV tiomanicus*, *Bandicota indica*, *Bandicota savilei* (октябрь 2011), Tây Ninh (район Tân Biên: Tân Lập, нац. парк Lò Gò-Xa Mát) – *Bandicota savilei*, *Berylmys berdmorei*, *Rattus type IV tiomanicus* (октябрь 2011), Bà Rịa-Vũng Tàu (район Xuyên Mộc: Hòa Tân) – *Rattus type IV tiomanicus*, *Rattus norvegicus*, *Bandicota indica* (октябрь 2011), Bà Rịa-Vũng Tàu (район Xuyên Mộc: зап-к Bình Châu – Phước Bửu) – *Berylmys berdmorei* (ноябрь 2014), Lâm Đồng (нац. парк Bidoup Núi Bà) – *Rattus andamanensis* (ноябрь 2015), Bắc Kạn (нац. парк Ba Bể) – *Hylomys* sp. (июнь 2016), Quảng Bình (Lê Thủy) – *Tupaia belangeri*, *Menetes berdmorei*, *Rattus exulans*, *Rattus andamanensis* (февраль-март 2016), Quảng Bình (район Lê Thủy, коммуна Lâm Thủy: Tân Lý) – *Bandicota indica*, *Niviventer huang*, *Rattus nitidus*, *Berylmys berdmorei* (март 2017), Tây Ninh (нац. парк Lò Gò-Xa Mát) – *Berylmys berdmorei* No 184770 ЗММГУ (январь 2008), остров Phú Quốc – *Rattus tanezumi* No 186858 ЗММГУ (ноябрь 2003), Кон Tum (Chu Mom Ray национальный парк) – *Dremomys rufigenis* (ноябрь 2014), Nghe An (Quỳ Châu) – *Hylomys suillus* (март 2014), Hai Phong (Cat Ba остров, Cat Ba нац. парк) – *Leopoldamys edwardsi* (ноябрь 2011), Dong Nai (Vinh Cuu reserve, Ma Da forestry) – *Tamias rudolphi* (октябрь 2009).

Распространение.

Австралия, Бирма, Камбоджа, Цейлон, Китай, Индия, Индонезия, Лаос, Малайзия, Мальдивские острова, Непал, Папуа Новая Гвинея, Филиппины, Тайвань, Таиланд, (Chaisiri

et al., 2016), Вьетнам: Quảng Ninh (Hà Lâm), Nghệ An (Phủ Quỳnh), Hà Giang, Thanh Hóa, Quảng Trị (Vĩnh Linh) – *Rattus exulans* (= *R. r. concolor*), *Rattus norvegicus*, *Rattus rattus* (= *R. r. kandinianus*, *R. r. rufescens*, *R. r. wroughtoni*), *Rattus tanezumi* (= *R. r. khyensis*, *R. r. tikos*) (Шлыгер и др., 1960a), Tỉnh Túc (Cao Bằng), Nghệ An (Phủ Quỳnh) – *Niviventer tenaster* (= *R. niviventer lotipes*), *Rattus argentiventer* (= *R. hoxaensis*), *Rattus tanezumi* (= *R. flavipectus*), *Tupaia belangeri* (= *Tupaia glis*) (Гроховская, 1967); Quảng Nam (гора Cẩm Khê), Quảng Trị – *Rattus rattus*, Quảng Nam (гора Cẩm Khê) – *Rattus tanezumi* (= *R. f. molliculus*), Bà Rịa-Vũng Tàu (остров Côn Sơn) – *Rattus exulans* (= *R. r. concolor*), *Rattus tanezumi* (= *R. r. germaini*); Quảng Nam (An Hoa combat base) *Rattus argentiventer*; Thua Thien (Nui Khe) – *Herpestes javanicus*, Bà Rịa-Vũng Tàu (остров Côn Sơn, Ben Dam) – *Macaca fascicularis*, Bà Rịa-Vũng Tàu (airport building, остров Côn Sơn) – *Rhinolophus chasen* (Hadi and Carney, 1977), Sơn La (Mộc Châu), Hà Giang, Bắc Kạn (нац. парк Ba Bể), Thái Nguyên (Quân Chu), Bắc Giang, Hòa Bình, Thái Bình, Ninh Bình, Thanh Hóa, Hà Tĩnh, Nghệ An (Phủ Quỳnh, Tương Dương), Quảng Trị (Khe Sanh, Cam Lộ, Vĩnh Linh); Thừa Thiên-Huế (Huế, Phú Lộc, Nam Đông), Đà Nẵng (полуостров Sơn Trà); Quảng Ngãi, Bình Định, Phú Yên (Xuân Sơn), Khánh Hòa (Đại Lãnh), Ninh Thuận (Sông Trao, Phan Rang, Minh Ma, Krong pha), Bình Thuận, Kon Tum, Gia Lai (Plei Ku), Đắk Lắk (Buôn Ma Thuột, M'Đrắk), Lâm Đồng (Đà Lạt, Bảo Lộc, Di Linh, деревушка Hương Lâm, плато Lang Bian), Tây Ninh, Đồng Nai, г. Hồ Chí Minh, Bà Rịa-Vũng Tàu (остров Côn Sơn, Côn Đảo Район), Thừa Thiên Huế (Xuân Phú), Tánh Mỹ (?), Khánh Hòa (Phú Xương) (Châu et al., 2007).

Дополнительные хозяева во Вьетнаме (без указания точек сбора). птицы, *Hylomys suillus*, *Crocidura dracula*, *Suncus murinus*; *Paguma larvata*, *Viverra zibetha*, *Herpetes javanicus*, *Tragulus japonicas*, *Muntiacus muntjak*; *Callosciurus erythraeus*, *Dremomys rufigenis*, *D. pernyi*, *Menetes berdmorei*, *Tamias rodolpheii*, *Bandicota indica*, *Bandicota savilei*, *Berylmys bowersi*, *Leopoldamys edwardsi*, *Leopoldamys revertens* (= *L. sabanus*), *Niviventer fulvescens*, *Niviventer niviventer*, *Rattus andamanensis* (= *R. koratensis*), *Rattus argentiventer*, *Rattus exulans*, *Rattus nitidus*, *Rattus norvegicus*, *Rattus tanezumi* (= *R. flavipectus*), *Tupaia belangeri* (= *Tupaia glis*), *Macaca fascicularis*, *Homo sapiens* (Châu et al., 2007).

*****Leptotrombidium fletcheri* (Womersley et Heaslip, 1943)**

Исследованный материал.

Вьетнам: остров Phú Quốc – *Rattus tanezumi* (ноябрь 2003), Lang Son (Huu Lien nature reserve) – *Tonkinomys daovantieni* (май 2012).

Распространение.

Китай, Индонезия, Малайзия (Stekolnikov, 2013), Папуа Новая Гвинея, Филиппины (Stekolnikov, 2021).

****Leptotrombidium fulleri* (Ewing, 1945)**

Исследованный материал.

Вьетнам: Quảng Bình (район Lệ Thủy, коммуна Lâm Thủy) – *Tupaia belangeri* (февраль-март 2016).

Распространение.

Бирма, Китай, Индия, Корея, Лаос, Малайзия, Непал, Туркменистан, Таиланд (Traub and Lakshana, 1966; Vergammen-Grandjean and Langston, 1976; Wang and Yu, 1992; Кудряшова, 1998; Chaisiri et al., 2016), Вьетнам: Sơn La (Mộc Châu, октябрь 1977) – *Rattus tanezumi*; провинция Hòa Bình, район Kim Bôi (Đứ Sáng, Thung Rếch (?), февраль 1972, май 1972) – *Paguma larvata*; Đồng Nai (Xuân Lộc, ноябрь, декабрь 1978) – *Bandicota savilei* (= *B. bengalensis*); Gia Lai (An Khê, декабрь, март, апрель, ноябрь 1978) – *Menetes berdmorei*; Phú Yên (деревня Xuân Sơn, район Đồng Xuân, июнь 1976); Bình Thuận (район Hàm Tân, коммуна Tân Nghĩa, февраль 1976) (Châu et al., 2007); Thừa Thiên-Huế (Huế, май 1960) – *Tupaia belangeri* (= *Tupaia glis*) (Traub and Lakshana, 1966).

Дополнительные хозяева во Вьетнаме (без указания точек сбора). *Tupaia belangeri* (= *Tupaia glis*), *Bandicota savilei* (= *B. bengalensis*), *Rattus tanezumi* (= *R. flavipectus*), *Rattus andamanensis* (= *R. koratensis*).

***Leptotrombidium globosum* (Schluger et al., 1960)**

Распространение.

Таиланд (Stekolnikov, 2021), Вьетнам: (Quảng Ninh, Hà Lầm) – *Leopoldamys revertens* (= *R. sabanus*), *Tupaia belangeri* (= *Tupaia glis modesta*) (Шлугер и др., 1960a).

****Leptotrombidium gracipalpe* (Schluger et al., 1960)**

Исследованный материал.

Вьетнам: Туен Quang (около Na Hang) – *Neotetracus sinensis* (апрель 2018).

Распространение.

Вьетнам: Quảng Ninh (Hà Lầm) – *Rattus tanezumi* (=R. r. *tikos*), *Leopoldamus revertens* (=R. *sabanus*), *Tupaia belangeri* (= *Tupaia glis modesta*), *Rattus tanezumi* (=R. *flavipectus*) (Шлугер и др., 1960а).

***Leptotrombidium hanseni* Traub et Lakshana, 1966**

Распространение.

Китай, Вьетнам: Cuc Phuong National Park (февраль 2010) – *Pellorneum ruficeps* (Kaluz et al., 2016).

***Leptotrombidium horridum* (Schluger et al., 1960)**

Распространение.

Вьетнам: Quảng Ninh (Hà Lầm) – *Leopoldamys revertens* (=R. *sabanus*), *Tupaia belangeri* (= *Tupaia glis modesta*), Thái Nguyên (Thái Nguyên) – *Mus musculus homourus*, *Crocidura attenuata*, Hà Giang – *Rattus tanezumi* (=R. *flavipectus*) (Шлугер и др., 1960а, Гроховская, 1967); Thái Nguyên (Quân Chu), Bắc Giang (Sơn Động), Quảng Ninh; Nghệ An (Tương Dương) – *Hylomys suillus*, *Leopoldamys edwardsi* (=R. *edwardsi*), *Rattus andamanensis* (=R. *koratensis*) (Châu et al., 2007).

*****Leptotrombidium imphalum* Vercammen-Grandjean et Langston, 1976**

Исследованный материал.

Вьетнам: Lâm Đồng (нац. парк Bidoup Núi Bà) – *Bandicota savilei*, *Rattus osgoodi* (ноябрь 2015), Bắc Kạn (нац. парк Ba Bể) – *Niviventer lotipes* (июнь 2016), Quảng Bình (Lâm Thủy) – *Leopoldamys herberti* (март 2017), Bà Rịa-Vũng Tàu (район Xuyên Mộc, заповедник Bình Châu – Phước Bửu) – *Berymys bermorei*, *Leopoldamys revertens*, *Niviventer huang*, *Rattus norvegicus* (ноябрь 2014).

Распространение.

Таиланд, Индия, Бирма, Малайзия, Шри-Ланка, Китай (Vercammen-Grandjean and Langston, 1976; Wang and Yu, 1992; Fernandes and Kulkarni, 2003; Chaisiri et al., 2016).

***Leptotrombidium kunshui* Wen et Xiang, 1984**

Распространение.

Китай, Вьетнам: Cuc Phuong National Park (февраль 2010) – *Pellorneum ruficeps*, *Larvivora sibilans* (Kaluz et al., 2016).

***Leptotrombidium linjeromae* Vercammen-Grandjean et Langston, 1976**

Распространение.

Филиппины, Вьетнам: Di Linh (Djiring), Lâm Đồng (Bảo Lộc (=Blaos) – *Tupaia* sp. (Vercammen-Grandjean, Langston, 1976).

***Leptotrombidium magnum* (Schluger et al., 1960)**

Распространение.

Вьетнам: Quảng Ninh (Hà Lầm) – *Leopoldamys revertens* (=R. *sabanus*), *Tupaia belangeri* (=Tupaia *glis modesta*), *Rattus tanezumi* (=R. *r. tikos*) (Шлугер и др., 1960a); Lạng Sơn, Hòa Bình (Châu et al., 2007) – *Hylomys suillus*, *Rattus andamanensis* (=R. *koratensis*) (Châu et al., 2007).

***Leptotrombidium minului* Stekolnikov, 2013**

Распространение.

Малайзия, Вьетнам (*Rattus* sp.) (Vercammen-Grandjean and Langston, 1976; Stekolnikov, 2013).

****Leptotrombidium monstrosum* (Schluger et al., 1960)**

Исследованный материал.

Вьетнам: Nghe An (Quỳ Châu) – *Hylomys suillus* (март 2014), Sơn La (Phu Yên, Muong Thai) – *Leopoldamys edwardsi* (декабрь 2011).

Распространение.

Вьетнам: Quảng Ninh (Hà Lầm) – *Leopoldamys revertens* (=L. *sabanus*), *Tupaia belangeri* (=Tupaia *glis modesta*) (Шлугер и др., 1960a); Bắc Kạn (нац. парк Ba Bể), Thái Nguyên (Quân

Chu), Gia Lai (плато Kon Hà Nừng), Lâm Đồng (район Di Linh: Bảo Lộc) (Châu et al., 2007).
Хозяева. *Hylomys suillus*, *Tupaia belangeri* (= *Tupaia glis*), *Callosciurus erythraeus*, *Dremomys rufigenis*, *Menetes berdmorei*, *Tamiops rodolphi*, *Rattus andamanensis* (= *R. koratensis*), *Leopoldamys revertens* (= *L. sabanus*), *Paradoxurus hemaphraditus*, *Atherurus macrourus*, *Gallus gallus dom.*, *Francolinus pintadeanus* (Châu et al., 2007).

***Leptotrombidium nguyenvanaii* Phuong, 1972**

Распространение.

Китай, Вьетнам: Binh Dinh (Qui Nhon) – *Rattus rattus* (Châu et al., 2007).

***Leptotrombidium paradux* Vercammen-Grandjean et Langston, 1976**

Распространение.

Китай, Вьетнам: Cuc Phuong National Park (февраль 2010) – *Pellorneum ruficeps* (Kaluz et al., 2016).

***Leptotrombidium rectanguloscutum* (Hsu et Chen, 1964)**

Распространение.

Китай (Wang and Yu, 1992).

Вьетнам: Trung Quốc; Thái Nguyên (Quân Chu) – *Hylomys suillus*, *Tupaia belangeri* (= *Tupaia glis*), *Rattus tanezumi* (= *R. flavipectus*) (Châu et al., 2007).

***Leptotrombidium saigoni* Stekolnikov, 2013**

Распространение.

Вьетнам (Stekolnikov, 2013).

***Leptotrombidium scanloni* Traub et Lakshana, 1966**

Распространение.

Китай, Таиланд, Вьетнам: An Khe (Южный Вьетнам) – *Rattus rattus* (Vercammen-Grandjean, Langston, 1976; Stekolnikov, 2021).

***Leptotrombidium scutellare* (Nagayo et al., 1921)**

Распространение.

Япония, Малайзия, Китай, Корея, Таиланд (Traub and Lakshana, 1966; Wang and Yu, 1992; Châu et al. 2007; Chaisiri et al., 2016; Stekolnikov, 2021).

Вьетнам: Thái Nguyên, Bắc Giang, Quảng Ninh, Hòa Bình, Nghệ An, Hà Tĩnh, Thừa Thiên Huế, Quảng Nam, Bình Định, Phú Yên, Khánh Hòa, Bình Thuận, Kon Tum, Gia Lai, Đắk Lắk, Lâm Đồng (Châu et al., 2007) – *Hylomys suillus*, *Tupaia belangeri* (= *Tupaia glis*), *Dremomys rufigenis*, *Menetes berdmorei*, *Bandicota indica*, *Leopoldamys edwardsi* (= *R. edwardsi*), *Rattus tanezumi* (= *R. flavipectus*), *Rattus andamanensis* (= *R. koratensis*), *Paradoxurus hermaphrodites*, *Tragulus japonicas*, *Macaca mulatta*, *Homo sapiens*, *Polyplectron picalcaratum*, *Francolinus pintadeanus* (Châu et al., 2007).

*****Leptotrombidium shuqui* Wen et Xiang, 1984**

Исследованный материал.

Вьетнам: Bắc Kạn (нац. парк Ba Bể) – *Hylomys* sp. (июнь 2016)

Распространение.

Китай (Li et al., 1997).

****Leptotrombidium turdicola* Vercammen-Grandjean et Langston, 1976**

Исследованный материал.

Вьетнам: Sơn La (Phu Yên, Muong Coi village) – *Dremomys rufigenis*, *Leopoldamys herberti* (декабрь 2011).

Распространение.

Китай, Таиланд, Малайзия, Вьетнам: Ninh Bình (Cúc Phương National Park) – *Pellorneum ruficeps* (Kaluz et al. 2016).

*****Leptotrombidium umbricola* Nadchatram et Dohany, 1980**

Исследованный материал.

Вьетнам: Tây Ninh (район Tân Biên: Tân Bình) – *Bandicota savilei* (октябрь 2011), Quảng Bình (Lâm Thủy) – *Niviventer huang*, *Chiromyscus chiropus*, *Niviventer tenaster* (март 2017).

Распространение.

Малайзия (Stekolnikov, 2013).

**** *Leptotrombidium yulini* Xiang et Wen, 1984**

Исследованный материал.

Son La (Muong Coi) – *Leopoldamys herberti* (декабрь 2011).

Распространение.

Китай (Li et al., 1997).

**** *Leptotrombidium yuebeiense* Zhao, 1982**

Исследованный материал.

Lâm Đồng (нац. парк Bidoup Núi Bà) – *Rattus andamanensis* (ноябрь 2015), Lang Son (Huu Lien nature reserve) – *Leptotrombidium yuebeiense* (май 2012).

Распространение.

Китай (Li et al., 1997).

*** *Leptotrombidium* cf. *arvinum* (Schluger et al. 1960)**

Исследованный материал.

Вьетнам: Tuyen Quang (около Na Hang) – *Neotetracus sinensis*, *Dremomys ornatus* (апрель 2018).

Примечание.

Исследованные экземпляры схожи с *L. arvinum* по форме щита, но отличаются опушением щетинок пальп: B(b)/b(B)/Bb(N)N vs. fPp = N/N/BNN.

**** *Leptotrombidium* cf. *bawangense* Zhao, 1982**

Исследованный материал.

Вьетнам: Thanh Hoa (Muong Lat, 4 км к северу от Suoi Phai) – *Callosciurus inornatus* (апрель 2019).

Распространение.

Китай (Li et al., 1997).

*****Leptotrombidium cf. cebephium* Vercammen-Grandjean et Langston, 1976**

Исследованный материал.

Вьетнам: Lâm Đồng (нац. парк Bidoup Núi Bà) – *Rattus osgoodi* (ноябрь 2015).

Распространение.

Папуа-Новая Гвинея (Stekolnikov, 2021).

****Leptotrombidium cf. fulleri* (Ewing, 1945)**

Исследованный материал.

Вьетнам: Tuyen Quang (около Na Hang) – *Neotetracus sinensis* (апрель 2018).

Примечание.

Исследованные экземпляры отличаются от *L. fulleri* длиной щетинок щита PL 70–76 vs. 55–60. У одной из личинок опушение пальп – N/N/BNB vs. N/N/BNN.

*****Leptotrombidium cf. megabodense* Stekolnikov 2013**

Исследованный материал.

Вьетнам: Quảng Bình (Lâm Thủy) – *Rattus norvegicus* (март 2017).

Распространение.

Малайзия (Stekolnikov, 2021).

*****Leptotrombidium cf. miculum* (Traub et Audy, 1954)**

Исследованный материал.

Вьетнам: Bà Rịa-Vũng Tàu (район Xuyên Mộc, заповедник Bình Châu – Phước Bửu) – *Berylmys berdmorei* (ноябрь 2014), Tuyen Quang (около Na Hang) – *Chiromyscus thomasi* (апрель 2018).

Распространение.

Малайзия (Stekolnikov, 2013).

*****Leptotrombidium cf. nanchangense* Wen, 1984**

Исследованный материал.

Вьетнам: Quảng Bình (Lâm Thủy) – *Rattus type IV tiomanicus* (март 2017).

Распространение.

Китай (Li et al., 1997).

*****Leptotrombidium cf. pentafurcatum* Wen et Xiang, 1984**

Исследованный материал.

Вьетнам: Lâm Đồng (Bidoup Núi Bà национальный парк) – *Rattus andamanensis* (ноябрь 2015), Quảng Bình (Lê Thủy) – *Menetes berdmorei* (июнь 2016), Quảng Bình (Lê Thủy) – *Berylmys berdmorei*, *Rattus type IV tiomanicus*, *Bandicota indica*, *Rattus norvegicus* (март 2017), Остров Phú Quốc – *Rattus tanezumi* No 186858 ЗММГУ (ноябрь 2003), Вьетнам – *Hylomys suillus* (май 1978).

Распространение.

Китай (Stekolnikov, 2013).

*****Leptotrombidium cf. spicanisetum* Yu, Yang et Gong, 1986**

Исследованный материал.

Вьетнам: Tuyen Quang (около Na Hang) – *Dremomys ornatus* (апрель 2018).

Распространение.

Китай (Li et al., 1997).

*****Leptotrombidium cf. tenipilum* Wen et Xiang, 1984**

Исследованный материал.

Вьетнам: Lâm Đồng (нац. парк Bidoup Núi Bà) – *Rattus andamanensis* (ноябрь 2015).

Распространение.

Китай (Li et al., 1997).

*****Leptotrombidium cf. yui* Chen et Hsu, 1955**

Исследованный материал.

Вьетнам: Thanh Hoá (Muong Lat, коммуна Phu Nhi, дер. Pu Quan) – *Anourosorex squamipes* (апрель 2019).

Распространение.

Китай (Li et al., 1997).

*****Leptotrombidium* sp. 1**

Исследованный материал.

Вьетнам: Quảng Bình (Lâm Thủy) – *Niviventer tenaster*, *Leopoldamys herberti* (март 2017).

*****Leptotrombidium* sp. 2**

Исследованный материал.

Вьетнам: Nghe An (Hoa Binh, около Pu Mat национальный парк) – *Dremomys rufigenis* (апрель 2018).

Род ***Lorillatum* Nadchatram, 1963**

****Lorillatum attapinum* (Schluger et al., 1963)**

Исследованный материал.

Вьетнам: Thanh Hoa (Muong Lat, Pu Nhi) – *Mus cf. cooki* (апрель 2019).

Распространение.

Вьетнам: Hà Giang – *Suncus murinus* (= *Crocidura leucrura*) (Шлугер и др., 1963), *Rattus tanezumi* (= *R. flavipectus*) (Гроховская, 1967).

***Lorillatum kianjoei* (Nadchatram et Traub, 1964)**

Распространение.

Таиланд (Stekolnikov, 2021), Вьетнам: Di Linh (Djiring) (1100 m), Kê La (?) (= Kê Lâm, Nghệ An), Ap Huang Lam (?) (октябрь, 1960) – *Tupaia* sp., Minh Ma (?) (декабрь 1960) – *Rattus* sp. (Nadchatram and Traub, 1964); Bà Rịa-Vũng Tàu (остров Côn Sơn: Ben Dam, airport building, Núi Chúa, март, апрель 1968) – *Rattus tanezumi* (= *R. r. germaini*), *Niviventer fulvescens* (= *R. niviventer condorensis*), *Rattus* sp. (Hadi and Carney, 1977).

****Lorillatum oreophilum* (Nadchatram et Traub, 1964)**

Исследованный материал.

Вьетнам: Quảng Bình (Lâm Thủy) – *Rattus type IV tiomanicus* (март 2017), Tuyen Quang (около Na Hang) – *Leopoldamys edwardsi* (апрель 2018).

Распространение.

Вьетнам: Khánh Hòa (Đại Lãnh), Minh Ma (?) (S. Vietnam), Thai Da Tan La (?) (ноябрь, декабрь 1960) – *Rattus* sp. (Nadchatram and Traub, 1964); Lâm Đồng (Bảo Lộc, Di Linh) – *Tupaia belangeri* (= *Tupaia glis*) (Châu et al., 2007).

*****Lorillatun tungshihensis* Hsu et Chen, 1964**

Исследованный материал.

Вьетнам: Sơn La province (Muong Coi village) – *Leopoldamys herberti* (декабрь 2011).

Распространение.

Китай (Li et al., 1997).

Род *Microtrombicula* Ewing, 1950

***Microtrombicula fulgida* (Schluger et al., 1963)**

Распространение.

Вьетнам: Nghệ An (Phủ Quỳnh) – *Rattus tanezumi* (= *R. flavipectus*), на разных видах грызунов (Шлугер и др., 1963) (Гроховская, 1967).

****Microtrombicula munda* (Gater, 1932)**

Исследованный материал.

Вьетнам: Bà Rịa-Vũng Tàu (Xuyên Mộc район Hòa Tân) – *Lorillatun tungshihensis*, *Rattus* type IV (октябрь 2011).

Распространение.

Малайзия, Шри-Ланка, Индия, Таиланд, Китай (Stekolnikov, 2021), Вьетнам: Thừa Thiên-Huế (Phủ Lộc) – *Rattus andamanensis* (= *R. koratensis*), *Menetes berdmorei* (Châu et al., 2007).

***Microtrombicula vitosa* (Schluger et al., 1963)**

Распространение.

Вьетнам: Nghệ An (Phủ Quỳnh) – *Rattus tanezumi* (= *R. flavipectus*) (Шлугер и др., 1963); Hòa Bình (Kỳ Sơn) (Châu et al., 2007).

Род *Neotrombicula* Hirst, 1915

***Neotrombicula anax* Audy et Womersley, 1957**

Распространение.

Индия (Fernandes and Kulkarni, 2003), Вьетнам: Thái Nguyên (Quân Chu, декабрь 1969) (Châu et al., 2007); Quảng Ninh (Hà Tu) – *Leopoldamys revertens* (= *R. sabanus heptneri*) (Гроховская, 1967). Дополнительные хозяева во Вьетнаме. *Hylomys suillus*, *Tupaia belangeri* (= *Tupaia glis*) (Châu et al., 2007).

***Neotrombicula elegans* Schluger, 1966**

Распространение.

Европа, Иран, Вьетнам: Cúc Phương National Park (февраль 2010) – *Pellorneum ruficeps*, *Larvivora sibilans*, *Turdus dissimilis* (Kaluz et al., 2016; Stekolnikov et al., 2021).

***Neotrombicula weni* (Wang, 1964)**

Распространение.

Китай, Вьетнам: Thái Nguyên, Hòa Bình (Châu et al., 2007). Хозяева во Вьетнаме. *Microtus oeconomus*, *Hylomys suillus*, *Prinodon pardicolor*, *Dremomys pernyi*, *Niviventer fulvescens* (= *R. fulvescens*), *Rattus andamanensis* (= *R. koratensis*) (Châu et al., 2007).

Род *Trombiculindus* Radford 1948

****Trombiculindus gateri* Traub et Nadchatram, 1967**

Исследованный материал.

Вьетнам: Bà Rịa-Vũng Tàu (район Xuyên Mộc, Hòa Tân) – *Rattus type IV tiomanicus* (октябрь 2011).

Распространение.

Малайзия, Таиланд (Traub and Lakshana, 1968), Вьетнам: Khánh Hòa (Xuân Phú, Ninh Hòa) – *Rattus rattus* (Châu et al., 2007).

****Trombiculindus hastatum* (Gater, 1932)**

Исследованный материал.

Вьетнам: Lâm Đồng (нац. парк Bidoup Núi Bà) – *Rattus andamanensis* (ноябрь 2015).

Распространение.

Малайзия (Traub and Nadchatram, 1967a), Таиланд (Womersley, 1952), Вьетнам: Cao Bằng (Tĩnh Túc) – *Rattus tanezumi* (= *R. flavipectus*) (Шлугер и др., 1963).

***Trombiculindus vanpeenei* Hadi et Carney, 1977**

Распространение.

Вьетнам: Bà Rịa-Vũng Tàu (остров Côn Sơn) – *Niviventer fulvescens* (= *R. niviventer condorensis*), *Rattus tanezumi* (= *R. r. germaini*) (Hadi, Carney, 1977).

****Trombiculindus paniculatum* Traub et al., 1968**

Исследованный материал.

Вьетнам: Hải Phòng (Cat Ba остров, Cat Ba нац. парк) – *Leopoldamys edwardsi* (ноябрь 2011).

Распространение.

Таиланд (Chaisiri et al., 2016), Вьетнам: Kon Tum (Kon Plon) – *Muntiacus muntjak* (Châu et al., 2007).

****Trombiculindus* cf. *chilie* Wen et Xiang, 1984**

Исследованный материал.

Вьетнам: Sơn La (Phu Yên, Muong Bang) – *Bandicota* sp. (март 2011).

Распространение.

Китай.

****Trombiculindus* cf. *griselda* (Schluger et al., 1963)**

Исследованный материал.

Вьетнам: Quảng Bình (Lê Thủy, Lâm Thủy) – *Tupaia belangeri*, *Niviventer huang*, *Maxomys moi* (март 2017).

Распространение.

Вьетнам: Thái Nguyên – *Rattus tanezumi* (= *R. flavipectus*), Quảng Ninh (Hòn Gai, Hà Lầm) – *Leopoldamys revertens* (= *R. sabanus heptneri*), *Rattus tanezumi* (= *R. flavipectus*). Хозяева (без указания точки сбора): *Rattus rattus* (= *R. r. alexandrinus*), *Leopoldamys cf. edwardsi* (= *Rattus grochovskii*) (Шлугер и др., 1963, Гроховская, 1967).

*****Trombiculindus cf. traubi* (Womersley, 1952)**

Исследованный материал.

Вьетнам: Tây Ninh (нац. парк Lò Gò-Ха Мát) – *Berylmys berdmorei* (январь 2008).

Распространение.

Малайзия, Индия (Womersley, 1952; Fernandes and Kulkarni, 2003).

*****Trombiculindus sp. 1***

Исследованный материал.

Вьетнам: Quảng Bình (Lệ Thủy, Lâm Thủy) – *Rattus type IV tiomanicus*, *Niviventer tenaster* (март 2017).

Несколько видов тромбикулид не включены в аннотированный список, поскольку автору не удалось найти статьи с первоописаниями этих видов, а только упоминания в диссертации (Châu, 1994) и на электронном ресурсе (Châu, 1997): *Leptotrombidium sciuridum*, *Leptotrombidium spinosum*, *Leptotrombidium mocchauensis*, *Leptotrombidium babeensis*, *Leptotrombidium blaoensis* Lâm Đồng (район Bảo Lộc, Lộc Trung) *Tragulus javaensis* (Đạt and Châu, 2007); *Leptotrombidium vietnamensis* Chau 1994 Đák Lắк, Kon Tum, Tiên Hoàng (район Cát Tiên, Lâm Đồng) (Đạt and Châu, 2007); *Gallus gallus dom.*, *Hylomys suillus*, *Paguma larvata*, *Bandicota indica*, *Rattus tanezumi* (= *R. flavipectus*), *Rattus andamanensis* (= *R. koratensis*); *Trombiculindus taynguyensis* Đák Lắк (Buôn Đôn), Kon Tum (Đák Tô) (Đạt and Châu, 2007).

4.2. Видовое разнообразие тромбикулид Вьетнама

Фауна тромбикулид, паразитирующих на мелких млекопитающих Вьетнама на данный момент, включая данные литературы, насчитывает 132 вида из 16 родов трех подсемейств (Приложение: табл. П2). Наиболее богато видами подсемейство Trombiculinae (100 видов), в котором больше всего видов относится к роду *Leptotrombidium* (31 вид). В

подсемействе Gahrlepiinae (32 вида) выделяется род *Walchia* (14 видов). Подсемейство Leeuwenhoekinae представлено одним видом. Рода *Leptotrombidium* и *Walchia* наиболее разнообразны именно в ориентальной области (Stekolnikov, 2021). Эндемичных для территории Вьетнама родов не найдено, хотя в соседних регионах такие рода имеются, например род *Laotrombicula* из Лаоса (Stekolnikov, 2014).

Общность фауны Вьетнама и соседних регионов. Большинство из обнаруженных нами видов тромбикулид также обитает на территории Китая (73) и Таиланда (61). Многие виды распространены в Малайзии (39), Индии (22), Бирме (18), на Тайване (15), в Индонезии (14), Папуа – Новой Гвинее (13), Филиппинах (13). Часть видов известна из Лаоса (9), Японии (9), Австралии (8), Шри-Ланки (7), Гуама (4), Кореи (4), Непала (4), Мальдивов (3), Сингапура (3), Пакистана (2), Брунея (1), Камбоджи (1), что отражает не только сходство фаун, но и степень изученности соседних регионов (слабо изученная фауна Камбоджи и Лаоса и хорошо изученная фауна Китая и Таиланда).

Сравнительный анализ распределения видов тромбикулид по территории Вьетнама показывает, что четкого разделения на север и юг не наблюдается, что может быть частично связано с неоднородностью выборок животных-прокормителей. Однако можно выделить группы провинций близких по видовому составу клещей (рис. 10), в частности, провинции Lang Son и Bac Kan (4, 3), Nghe An и Than Hoa (5, 6), а также группа южных провинций (7–10). Провинция Khan Hoa выделяется среди других точек сбора, поскольку в этой точке местами отлова животных служили преимущественно антропогенные биотопы. Тем не менее есть виды, которые встречаются только в северной части Вьетнама (*Doloesia alata*, *Gahrlepiea eury punctata*, *G. fenestrulata*, *G. cf. marshi*, *G. cf. meridionalis*, *G. guangxiensis*, *Leptotrombidium cricethrionis*, *L. gracipalpe*, *L. shuqui*, *L. turdicola*, *L. yulini*, *L. cf. arvinum*, *L. cf. bawangense*, *L. cf. spicanisetum*, *L. cf. yui*, *Lorillatum attapinum*, *L. tungshihensis*, *Trombiculindus paniculatum*, *T. cf. chilie*, *Walchia delicatula*, *W. cf. brennani*, *Walchiella hanseni*) или южной части Вьетнама (*Ascoschoengastia montana*, *Leptotrombidium alopeciatum*, *L. cf. cebephium*, *L. cf. tenipilum*, *Schoengastiella ligula*, *Trombiculindus traubi*). Эти виды представлены в сборах в небольшом количестве, поэтому необходимы дальнейшие исследования их распространения.

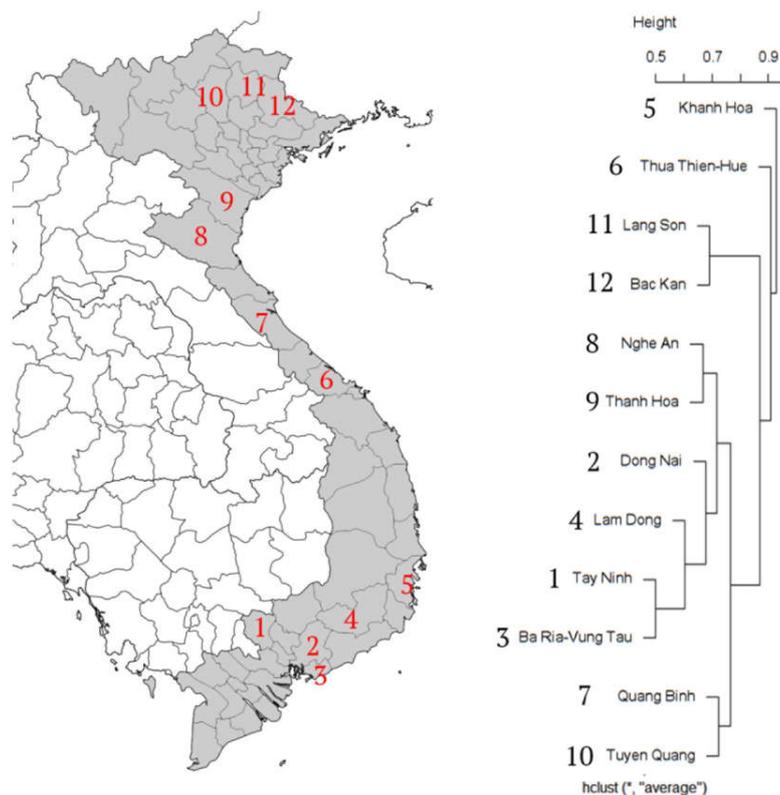


Рисунок 10. Кластерный анализ фаун тромбикулид в 12 провинциях Вьетнама на основании матрицы, построенной по формуле Брея – Кертиса.

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). В частности, в оригинальных работах не были выделены типы, отсутствовали важные диагностические признаки. 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, нами были составлены переописания 18 видов тромбикулид из родов *Cheladonta*, *Doliosis*, *Gahrlepiea*, *Leptotrombidium*, *Lorillatum*, *Microtrombicula*, *Schoutedenichia*, *Traubacarus*, *Trombiculindus* (Antonovskaia, Stekolnikov, 2021; Stekolnikov, Antonovskaia, 2021).

Определение тромбикулид затруднено необходимостью изучать большое число признаков, многие из которых – морфометрические (численные). В сложных случаях,

которые нередки, для определения вида необходима выборка экземпляров. Зачастую весь набор морфологических признаков не позволяет однозначно определить вид личинок (Zajkowska, Małol, 2022). В связи с этим, нами изучена возможность использования молекулярных признаков для определения тромбикулид.

Мы проанализировали депонированные нуклеотидные последовательности в базе данных Nucleotide (NCBI, <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide>). Объем базы данных нуклеотидных последовательностей тромбикулид увеличивается (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. Для сравнения: для сопоставимого по объему видов семейства галловых клещей Eriophyidae (около 3800 видов в мировой фауне) (Zhang et al., 2011) получено более 4000 нуклеотидных последовательностей для 187 видов (январь 2022 г.).

Большинство представленных нуклеотидных последовательностей тромбикулид – фрагменты гена *COI*, стандартного участка баркодинга. Мы проанализировали: 1) различия в нуклеотидных последовательностях гена *COI* у разных родов и видов тромбикулид, 2) межвидовые генетические дистанции на примере представителей рода *Leptotrombidium*.

Сравнение нуклеотидных последовательностей *COI* тромбикулид показало наличие делеции размером в две аминокислоты у видов рода *Leptotrombidium* и варибельного участка у других видов (Приложение: рис. П2). Варибельный участок гена соответствует одной из петель белка цитохром оксидазы (Приложение: рис. П1). Делеция была обнаружена при помощи всех использованных нами методов выравнивания нуклеотидных последовательностей (ClustalW, Macse и Gblocks). Анализ всех последовательностей тромбикулид байесовским методом показал, что они разделяются на две группы: с делецией и без (Приложение: рис. П2). При филогенетических построениях участки с делециями часто удаляют из выравнивания, однако они могут нести уникальную информацию для разграничения близкородственных видов (Lehmitz, Decker, 2017).

Вставки и делеции (indels) в разных сайтах баркодингового участка *COI* нечасто встречаются у животных, но известны для тромбидиформных клещей (Trombidiformes, Acariformes). В частности, у представителей рода *Cyta* (Bdellidae, Prostigmata), которые используются здесь в качестве внешней группы (Young, Hebert, 2015). По-видимому, высокий уровень различий в нуклеотидных последовательностях характерен для тромбидиформных клещей, что можно ожидать, учитывая разнообразие их жизненных стратегий и морфологии (Young, Hebert, 2015). Наличие делеций может сопровождаться высоким уровнем аминокислотных замен, что возможно связано с высокими темпами эволюции данного участка (Arabi et al., 2012; Young, Hebert, 2015).

Для успешного видового определения при помощи баркодинга должно соблюдаться следующее условие: генетические дистанции между образцами одного вида не должны перекрываться с межвидовыми дистанциями. Анализ последовательностей видов рода *Leptotrombidium* методом ASAP показывает, что дистанции не перекрываются (наблюдается «barcoding gap») (рис. 11, Приложение: рис. П4). 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). Расчитанный алгоритмом ASAP порог (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) (Приложение: рис. П4). Для видов рода *Leptotrombidium* внутривидовые дистанции сопоставимы с данными других исследователей по тромбикулидам Польши: 7–13%, пороговое значение (threshold) – 4,5% (asap score = 2; P = 0,20, W = 0,0112) (Zajkowska, Małkol, 2022). Однако для надежной видовой идентификации тромбикулид по молекулярным признакам и для надежного разграничения близких видов и выяснения статуса сомнительных форм видového ранга недостаточно данных, и нужны дополнительные исследования для каждого рода.

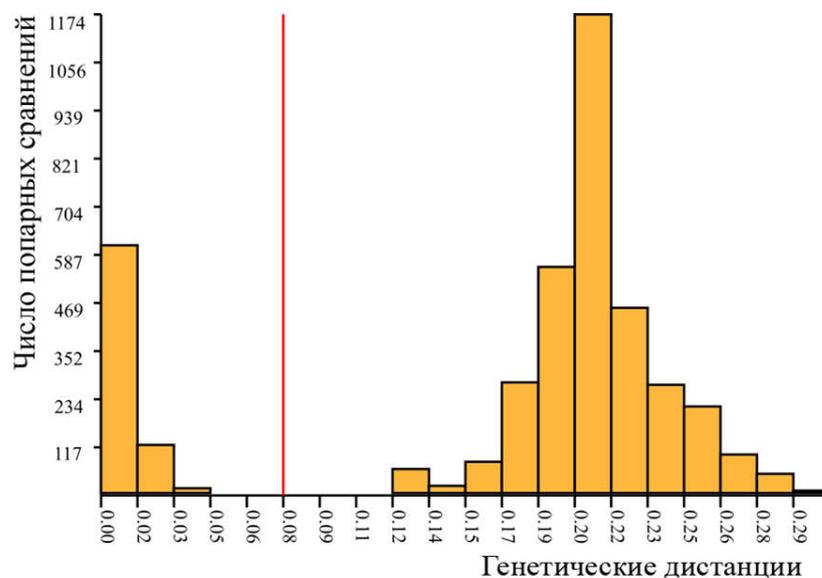


Рисунок 11. Распределение попарных генетических дистанций (K2P) для последовательностей COI тромбикулид рода *Leptotrombidium*. Виден «barcoding gap» – разрыв между внутривидовыми и межвидовыми генетическими расстояниями. Красной линией отмечен уровень различий (threshold). По оси X отложены генетические дистанции между последовательностями. По оси Y – число пар образцов (нуклеотидных последовательностей тромбикулид).

Известно, что в базах данных нуклеотидных последовательностей встречаются ошибки в определении видовой принадлежности образцов (Tixier et al., 2011; Collins, Cruickshank, 2013; Lis et al., 2016). Анализ последовательностей тромбикулид косвенно указывает на подобные ошибки в базах данных GenBank и BOLDsystems, поскольку не все последовательности, обозначенные как «*L. deliense*» образуют единую кладу (Приложение: рис. П5).

Участок *COI* может быть использован в качестве молекулярного признака при определении видов тромбикулид. Однако точность этого инструмента пока неопределена, о чем свидетельствуют анализ филогенетических деревьев. Поддержки коротких ветвей (т.е. последовательностей одного вида), полученные при построении ML и байесовского дерева, не всегда высокие (Antonovskaia, 2018) (Приложение: рис. П5, П6), что может объясняться разными причинами, например, недостатком данных, различиями в темпах эволюции данного участка генома у разных родов тромбикулид и т.д. Результаты, которые получили Зайковска и Макол (Zajkowska, Małol, 2022), свидетельствуют о том, что при определении вида молекулярные и морфологические признаки дают разные (неоднозначные) результаты.

Кроме того, продемонстрирован внутривидовой генетический полиморфизм *COI* фрагмента у вида *Walchia (Walchia) lupella*, собранных с одного хозяина (Kumlert et al., 2018), но не у *Hirsutiella zachvatkini* (Moniuszko et al., 2015) что может говорить о разной скорости эволюции этих участков в разных родах тромбикулид.

На основании имеющихся нуклеотидных последовательностей *COI* мы не можем достоверно оценивать уровень кластеризации на уровне рода. 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 рода из разных подсемейств попадают в одну кладу (например, *Neotrombicula* и *Ascoschoengastia*) (Kumlert et al., 2018).

Среди нуклеотидных последовательностей ядерных генов, представленных в базах данных, достаточное для анализа число последовательностей имеется только для 18S. При этом все эти виды тромбикулид обитают в Западном полушарии. Построенное нами дерево не позволяет сделать какие-либо выводы.

В итоге можно констатировать, что изучение молекулярных признаков тромбикулид находится на начальной стадии. Дальнейшее их изучение может упростить идентификацию тромбикулид, а также прояснить некоторые вопросы систематики в семействе. Использование комплексного подхода (морфологический и молекулярный критерий), а также одновременное изучение участков митохондриального и ядерного генома представляется нам оптимальным решением для дальнейшего изучения тромбикулид.

ГЛАВА 5. ПАРАЗИТО-ХОЗЯИНСКИЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ТРОМБИКУЛИД И МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

5.1. Зараженность тромбикулидами мелких млекопитающих

Всего нами было осмотрено более 1200 особей мелких млекопитающих 59 видов, собранных во Вьетнаме во время наших экспедиций и экспедиций А.Е. Балакирева, и из спиртовых коллекций Зоологического музея МГУ. В сборах преобладали лесные виды *Rattus andamanensis* (14%), *Maxomys surifer* (9%), *Niviventer huang* (6%), а также синантропные виды *Rattus exulans* (9%) и *Rattus tanezumi* (6%) (Приложение: табл. ПЗ).

В экспедиционных сборах преобладал *R. andamanensis* (17%). При этом видовой состав и разнообразие отловленных мелких млекопитающих различались в разных провинциях (табл. 5). В южных провинциях (Ba Ria-Vung Tau, Khanh Hoa, Tay Ninh, Dong Nai, Lam Dong) в сборах преобладал *M. surifer* и виды рода *Rattus*: *R. andamanensis*, *R. exulans*, *R. norvegicus*, *Rattus* type IV, в центральной части (Quang Binh, Thua Thien-Hue) – *Maxomys moi* и *N. huang*, на севере (Tuyen Quang, Nghe An, Thanh Hoa) – *R. andamanensis* и *Niviventer fulvescens*. В целом разнообразие мелких млекопитающих было ниже на юге, где в основном в сборах преобладали синантропные виды из родов *Rattus*, *Bandicota* и *Suncus*.

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) составлял 38,8; интенсивность инвазии (ИИ) – 53,9, встречаемость – 72% (621/863). Встречаемость и численность клещей на животных из коллекций Зоологического музея и А.Е. Балакирева в целом была несколько ниже (табл. 6). В целом встречаемость клещей сопоставима с таковой в Таиланде (77%) (Wulandhari et al., 2021).

Тромбикулиды были обнаружены на большинстве видов мелких млекопитающих (48/59) (Приложение: табл. ПЗ). Исключение составили 11 видов, из них только один вид – *Suncus murinus* (23 особи) представлен в сборах более, чем 10 особями. Остальные 10 видов мелких млекопитающих, не зараженные тромбикулидами, были представлены единичными особями: *Crocidura zaitcevi* (4), *Vandeleuria oleracea* (4), *Mus musculus* (3), *Rhizomys sinensis* (3), *Tamias maclellandii* (3), *Crocidura* cf. *horsfieldii* (2), *Euroscaptor parvidens* (2), *Hylopetes spadiceus* (2), *Mus caroli* (2), *Dendrogale murinae* (1).

Таблица 5. Наиболее часто встречающиеся виды хозяев (>10%) в каждой точке сбора

Виды хозяев	Доля в сборах (число особей данного вида/общее число отловленных особей)
Ba Ria-Vung Tau 2011 (6)*	
<i>Maxomys surifer</i> (рыжая колючая крыса)	39% (29/74)
<i>Rattus norvegicus</i> (серая крыса)	24% (18/74)
<i>Bandicota indica</i> (индийская бандикота)	15% (11/74)
<i>Rattus type IV</i>	11% (8/74)
Khanh Hoa 2011 (3)	
<i>Rattus exulans</i> (полинезийская крыса)	76% (69/91)
<i>Suncus murinus</i> (домовая многозубка)	22% (20/91)
Tay Ninh 2011 (9)	
<i>Rattus type IV</i>	35% (32/92)
<i>Bandicota savilei</i> (бирманская бандикота)	33% (30/92)
<i>Maxomys surifer</i>	13% (12/92)
<i>Rattus exulans</i>	11% (10/92)
Ba Ria-Vung Tau 2014 (9)	
<i>Maxomys surifer</i>	37% (21/57)
<i>Rattus norvegicus</i>	19% (11/57)
<i>Leopoldamys revertens</i>	16% (9/57)
<i>Rattus exulans</i>	11% (6/57)
Dong Nai 2014 (5)	
<i>Maxomys surifer</i>	82% (18/22)
Lam Dong 2015 (5)	
<i>Rattus andamanensis</i>	56% (24/43)
<i>Rattus osgoodi</i> (крыса Осгуда)	33% (14/43)
Quang Binh 2017 (21)	
<i>Niviventer huang</i>	26% (21/80)
<i>Niviventer tenaster</i>	11% (9/80)
<i>Rattus type IV</i>	11% (9/80)
Nghe An 2018 (12)	
<i>Rattus andamanensis</i>	55% (66/119)
<i>Rattus tanezumi</i>	11% (13/119)
Tuyen Quang 2018 (18)	
<i>Rattus andamanensis</i>	29% (40/140)
<i>Niviventer huang</i>	17% (24/140)
<i>Rattus tanezumi</i>	15% (21/140)
Thanh Hoa 2019 (18)	
<i>Niviventer fulvescens</i> (каштановая крыса)	20% (20/102)
<i>Rattus andamanensis</i>	16% (16/102)
<i>Rattus tanezumi</i>	16% (16/102)
Thua Thien-Hue 2019 (10)	
<i>Maxomys moi</i> (крыса мой)	35% (15/43)
<i>Callosciurus finlaysonii</i>	21% (9/43)
<i>Leopoldamys revertens</i>	14% (6/43)
Всего (45)	
<i>Rattus andamanensis</i>	17% (148/863)
<i>Rattus exulans</i>	11% (92/863)

Примечание. *Число видов мелких млекопитающих в каждой точке сбора указаны в скобках. Учтены только животные, собранные нами во время экспедиций.

Таблица 6. Встречаемость тромбикулид и интенсивность инвазии (ИИ) мелких млекопитающих в разных точках сбора во Вьетнаме

Точки сбора мелких млекопитающих	Встречаемость %, (число зараженных животных/число осмотренных животных)	95% CI	ИИ, среднее	95% CI	ИИ, медиана	95% CI
2011, октябрь Ba Ria-Vung Tau Khanh Hoa Tay Ninh	69 (51/74) 4 (4/91) 84 (77/92)	[58; 79] [2; 11] [75; 90]	28,0 9,0 36,6	[19,5; 41,9] [2,3; 15,3] [28,3; 47,8]	17 9 23	[5; 21] [2; 15,5] [15; 31]
2014, ноябрь Ba Ria-Vung Tau Dong Nai	74 (41/57) 95 (21/22)	[59; 83] [78; 100]	35,2 14,0	[25,2; 62,7] [9,8; 20,5]	24 10	[14; 28] [2; 12]
2015, ноябрь Lam Dong	79 (34/43)	[64; 89]	13,8	[9,5; 23,1]	7	[2; 7,5]
2017, март Quang Binh	78 (63/80)	[68; 87]	39,2	[28,1; 55,6]	20	[10; 27]
2018, апрель Nghe An Tuyen Quang	90 (107/119) 79 (110/140)	[83; 94] [71; 85]	94,0 71,3	[73,3; 122,7] [56,1; 91,8]	45 24	[30;58] [14; 41]
2019, апрель Thanh Hoa	78 (80/102)	[69; 86]	66,1	[49,2; 92,2]	34,5	[13,5; 51]
2019, декабрь Thua Thien-Hue	77 (33/43)	[62; 88]	39,8	[28,3; 55,1]	32	[7; 42]
Все экспедиции Коллекции Зоологического музея МГУ	72 (621/863) 58 (105/180)	[68; 74] [51; 65]	53,9 34,6	[47,9; 61,3] [25,2; 50,8]	23 10	[17; 25] [3; 11]
Экспедиции А.Е. Балакирева	56 (98/175)	[49; 63]	47	[32; 68]	15	[7,3; 15]

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

Можно предположить, что тромбикулиды способны паразитировать практически на всех видах мелких млекопитающих во Вьетнаме.

Встречаемость личинок 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. 7). Низкую встречаемость личинок наблюдали у *Rattus exulans* (8%), хотя этот вид был один из двух наиболее часто встречающихся в сборах, и у *Rattus norvegicus* (36%). Оба этих вида – синантропные и обитают преимущественно вблизи жилых построек.

Таблица 7. Встречаемость тромбикулид и интенсивность инвазии (ИИ) преобладающих в сборах мелких млекопитающих (n > 20)

Виды хозяев	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 Блэкера (Blaker's 95% CI), для интенсивности инвазии – методом бутстрэп (bootstrap 95% CI).

Количество личинок тромбикулид на животных варьировало в широких пределах – от единичных до нескольких сотен особей (рис. 12). Наиболее высокая заражённость личинками тромбикулид наблюдалась у *Tonkinomys daovantieni* (ИО 192,5, ИИ 256,7), но число животных в выборке было невелико (Приложение: табл. П3). Из наиболее часто встречающихся в сборах животных, максимальное обилие клещей было отмечено на *L. revertens* (ИО 108,0, ИИ 108,3). Встречаемость клещей на *M. surifer* и *R. andamanensis* составляла более 90%, однако количество клещей на животных было низким. Наименьшее обилие клещей было отмечено на видах рода *Niviventer* (табл. 7) – небольших крысах, в основном ведущих полудревесный образ жизни.

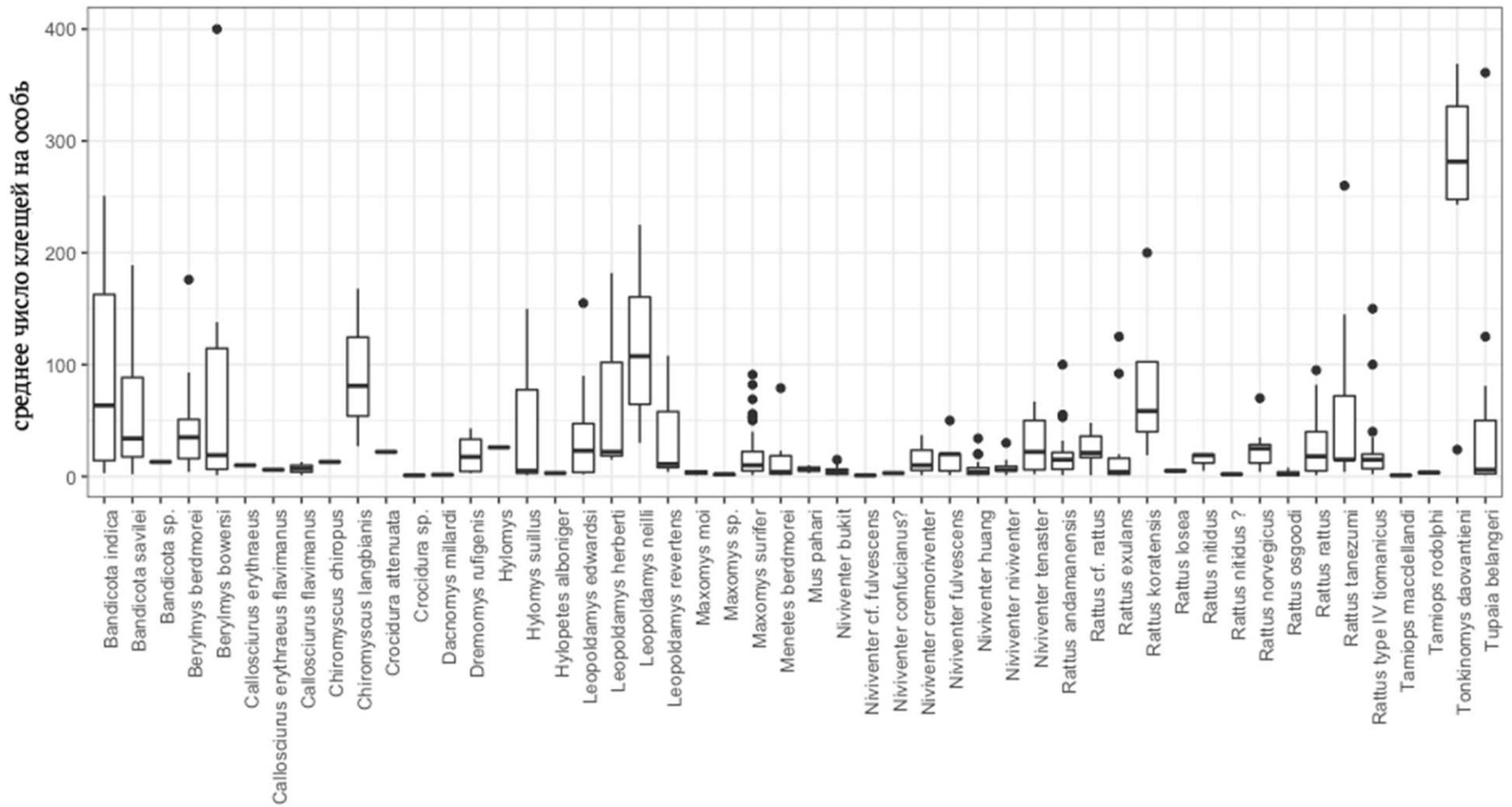


Рисунок 12. Интенсивность инвазии тромбикулид на обнаруженных нами видах мелких млекопитающих.

5.2. Локализация тромбикулид на хозяине

Тромбикулиды могут питаться на разных участках тела животных. Мы выделили следующие места локализации на животных: ушные раковины, нос, вентральная область, анальная и генитальная области, а также хвост.

У большинства видов мелких млекопитающих клещи локализуются в области ушей. При этом отдельные особи встречаются на носу или в анально-генитальной области (табл. 8). Исключение составляют виды из рода *Leopoldamys*, у которых клещи приблизительно поровну распределяются между ушной областью и хвостом животного. Кроме того, у *Callosciurus inornatus* и *Tupaia belangeri* более половины клещей сосредоточены в анально-генитальной области, но не встречаются на хвосте (табл. 9).

Таблица 8. Локализация тромбикулид на массовых видах мелких млекопитающих

Виды животных	Доля животных с клещами, %				
	Вентральная сторона	Подбородок	Уши	Нос или глаза	Анально-генитальная область
<i>Bandicota indica</i>	0	0	82	4	14
<i>Bandicota savilei</i>	0	0	100	0	0
<i>Berylmys berdmorei</i>	4	0	64	9	23
<i>Berylmys bowersi</i>	0	0	75	6	19
<i>Leopoldamys edwardsi</i>	0	0	55	4	41
<i>Leopoldamys revertens</i>	2	0	57	6	35
<i>Maxomys moi</i>	0	0	48	4	48
<i>Maxomys surifer</i>	0	6	86	4	4
<i>Niviventer bukit</i>	0	0	93	0	7
<i>Niviventer fulvescens</i>	20	0	72	0	8
<i>Niviventer huang</i>	0	2	62	7	29
<i>Rattus andamanensis</i>	0	<1	73	3	24
<i>Rattus exulans</i>	0	0	100	0	0
<i>Rattus norvegicus</i>	0	0	80	0	20
<i>Rattus tanezumi</i>	0	0	81	2	17
<i>Rattus type IV</i>	0	0	93	2	5
<i>Tupaia belangeri</i>	0	3	60	9	28

Таблица 9. Распределение клещей по телу некоторых животных

Виды животных	Соотношение числа клещей на различных участках тела животных, %		
	Уши	Анально-генитальная область и хвост	Около глаз
<i>Callosciurus finlaysonii</i>	76	21	3
<i>Callosciurus inornatus</i>	29	58	13
<i>Dremomys ornatus</i>	82	18	0
<i>Dremomys rufigenis</i>	93	7	0
<i>Leopoldamys edwardsi</i>	40	59	1
<i>Leopoldamys revertens</i>	40	58	2
<i>Menetes berdmorei</i>	100	0	0
<i>Niviventer huang</i>	55	45	<1
<i>Rattus andamanensis</i>	89	11	<1
<i>Rattus tanezumi</i>	97	3	<1
<i>Tamiodops rodolphii</i>	100	0	0
<i>Tupaia belangeri</i>	30	69	1

Подавляющая часть видов тромбикулид локализуется в ушах животных. Один вид встречается только у носовых проходов (*Doliosia brachypus*), что позволяет предположить возможность питания этого вида клещей в носовых полостях животных, что характерно для большинства представителей этого рода (Domrow, Nadchatram, 1962). Некоторые виды (*W. lupella*, *W. kritochaeta*, *L. umbricola*, *L. alopeciatum*) питаются в основном в ушах, в редких случаях встречаются 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). На хвосте в редких случаях находили личинок *W. lupella*. В генитальной области чаще всего встречаются виды рода *Trombiculindus*, *G. mirabilis*, *L. alopeciatum* (Приложение: табл. П4).

Виды *Gahrlepiea mirabilis* и *Leptotrombidium alopeciatum* тяготеют к анально-генитальной области, тогда как другие виды предпочитают прикрепляться к ушам животных (рис. 13). Методом хи-квадрат мы оценили неравномерность распределения клещей в каждой локализации, для всех выбранных видов распределение значительно отличалось от равномерного ($p < 0,001$).

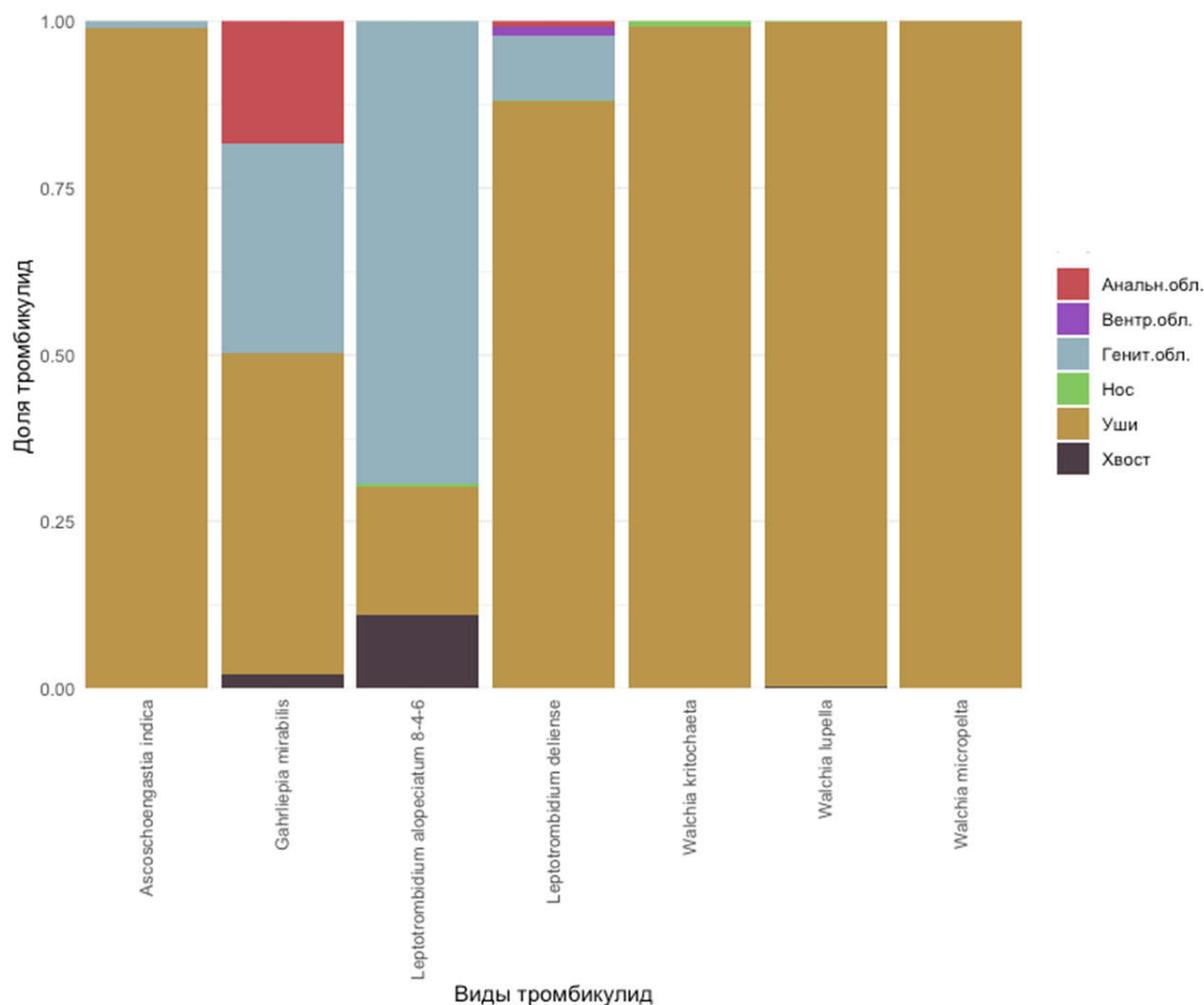


Рисунок 13. Локализация наиболее часто встречающихся видов тромбикулид на мелких млекопитающих: Анальн. обл. – анальная область, Вентр. обл. – вентральная сторона тела, Уши – ушные раковины, Нос – около носа, Хвост – на хвосте, Генит. обл. – генитальная область.

Мы предполагали, что некоторые виды тромбикулид занимают разные микростанции на разных видах животных. Частично это подтверждается нашими данными. На рисунках ниже показаны доли клещей в каждой локализации на разных прокормителях (рис. 14–16). Для вида *L. deliense* сложно выделить какие-то закономерности. В основном этот вид локализуется в ушах за исключением двух видов насекомоядных хозяев (рис. 14).

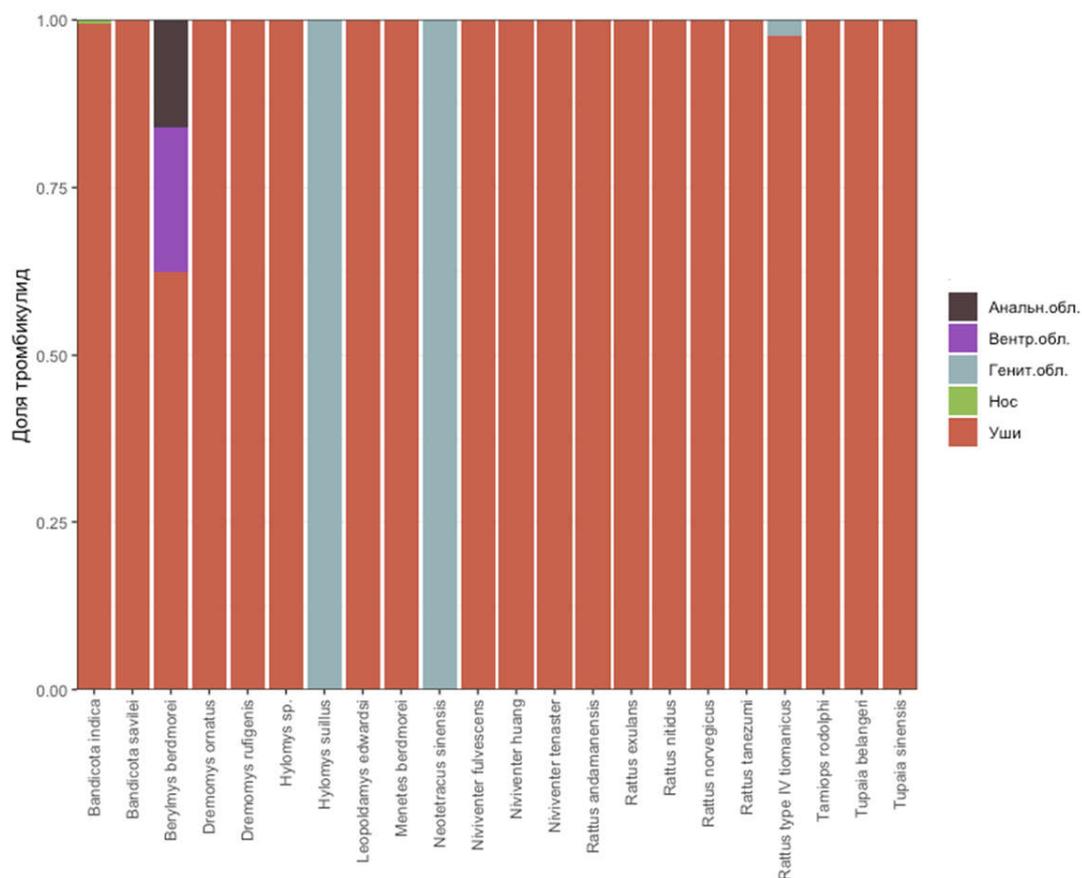


Рисунок 14. Локализация *Leptotrombidium deliense* на мелких млекопитающих: Анальн. обл. – анальная область, Вентр. обл. – вентральная сторона тела, Уши – ушные раковины, Нос – около носа, Хвост – на хвосте, Генит. обл. – генитальная область.

Впервые изучена локализация *L. alopeciatum* на мелких млекопитающих (рис. 15). На видах рода *Niviventer*, *Leopoldamys* личинки этого вида локализуются преимущественно в генитальной области, у *Tupaia*, *Bandicota*, *Berylmys*, *Dremomys* – в основном в ушных раковинах. Интересна локализация этого вида на хвосте у представителей рода *Rattus*, *Niviventer*. Только у *B. bowersi* клещи обнаружены около ноздрей.

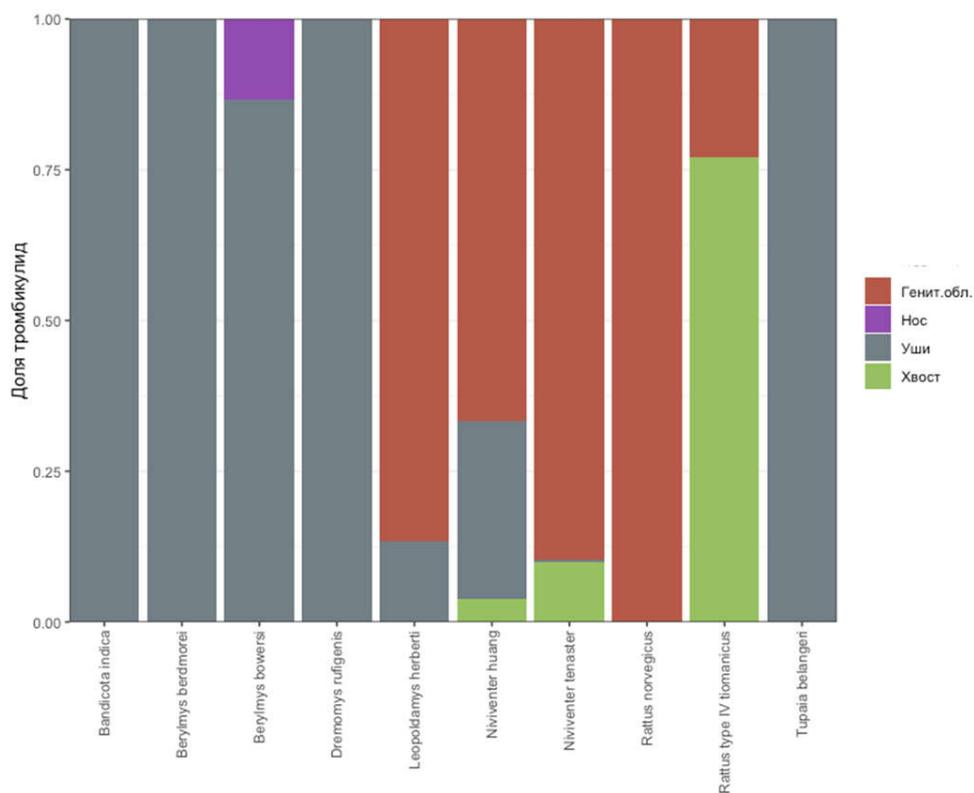


Рисунок 15. Локализация *Leptotrombidium alopeciatum* на мелких млекопитающих: Анальн. обл. – анальная область, Вентр. обл. – вентральная сторона тела, Уши – ушные раковины, Нос – около носа, Хвост – на хвосте, Генит. обл. – генитальная область.

Впервые изучена локализация *G. mirabilis* (рис. 16). У большинства видов хозяев личинки прикрепляются в анально-генитальной области, у некоторых (*B. savilei*, *B. bowersi*, *N. fulvescens*, *R. pruinusus*, *T. swinhoei*) – в ушных раковинах. Кроме того, у *B. indica* и *B. berdmorei* клещи локализуются также на хвосте.

Клещи могут питаться на разных участках тела животного, при этом в ушах их численность и встречаемость, как правило, максимальная. Разные виды тромбикулид предпочитают прикрепляться к разным участками тела, что по-видимому определяется микроклиматом поверхности тела, различной влажностью и температурой (Балашов, 2009; Barnard et al., 2015). При паразитировании на некоторых видах животных из родов *Callosciurus*, *Leopoldamys*, *Tupaia* личинки тяготеют к анально-генитальной области, что может быть связано со способностью этих животных к самоочищению.

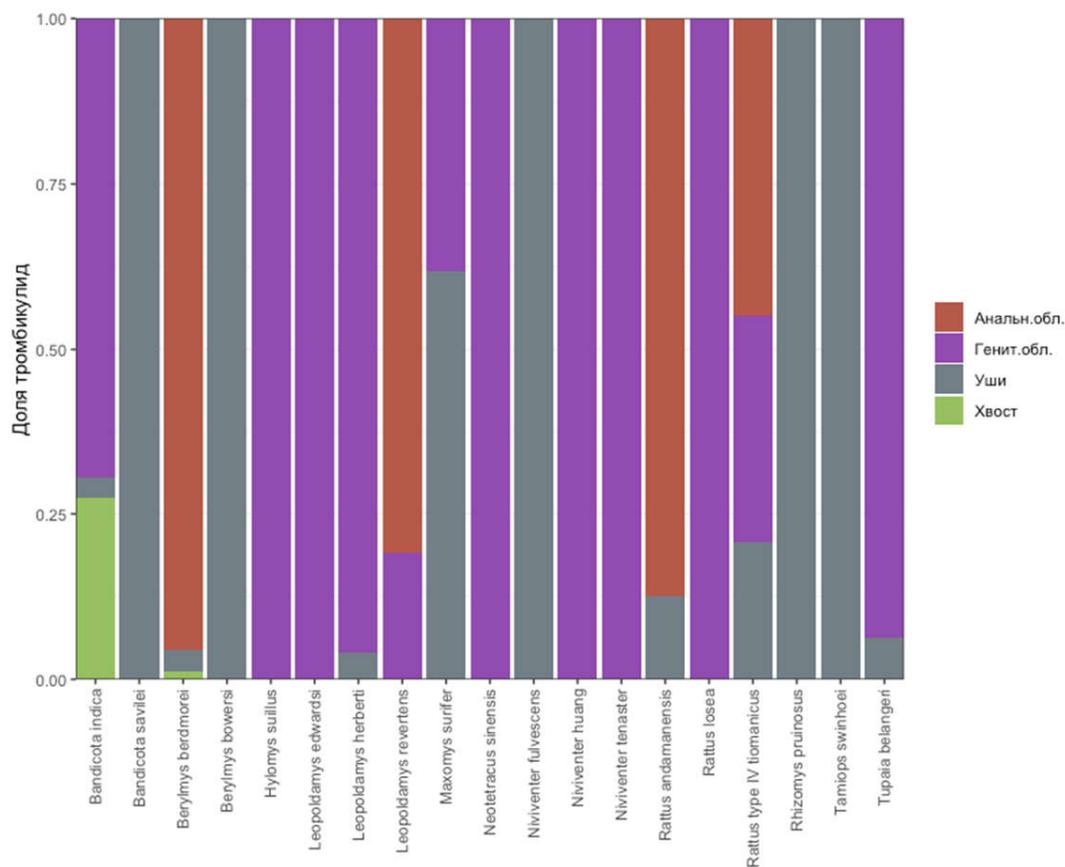


Рисунок 16. Локализация *Gahrlepiea mirabilis* на мелких млекопитающих: Анальн. обл. – анальная область, Вентр. обл. – вентральная сторона тела, Уши – ушные раковины, Нос – около носа, Хвост – на хвосте, Генит. обл. – генитальная область.

Анализ локализации тромбиккулид на разных видах прокормителей (Приложение: табл. П4) позволил нам выделить 9 видов клещей, которые встречаются на разных участках тела мелких млекопитающих. Можно предположить, что у них формируются стилостомы интраэпидермального (мезенхимного) или смешанного типа (Hase et al., 1978; Шатров, 2000; Shatrov, 2009), которые проникают в дерму хозяина. Виды, которые питаются только в ушных раковинах животных, обладают, по-видимому, стилостомом экстраэпидермального (эпидермального) типа. Однако эта гипотеза нуждается в дальнейших исследованиях.

5.3. Паразито-хозяйинные связи тромбикулид и мелких млекопитающих

Разнообразие видов тромбикулид на прокормителях различалось. Максимальное число видов (23) обнаружено на *Rattus* type IV, входящем в так называемую группу *Rattus rattus*, объединяющую трудно различимые виды (*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 числа видов паразитирующих клещей. Меньшее число видов тромбикулид, порядка 10–15, было обнаружено на мелких млекопитающих из различных родов и с различной экологией (рис. 17): на лесных видах (*Niviventer huang*, *Maxomys surifer*), обитающих на полях (*Berylmys berdmorei*, *Bandicota indica*), и вблизи жилых построек (*Rattus norvegicus*). Минимальное видовое разнообразие клещей отмечено на *Niviventer bukit*, *Mus cervicolor*, *Chiromyscus thomasi*. Число обнаруженных видов клещей напрямую не зависело от размера выборки животных.

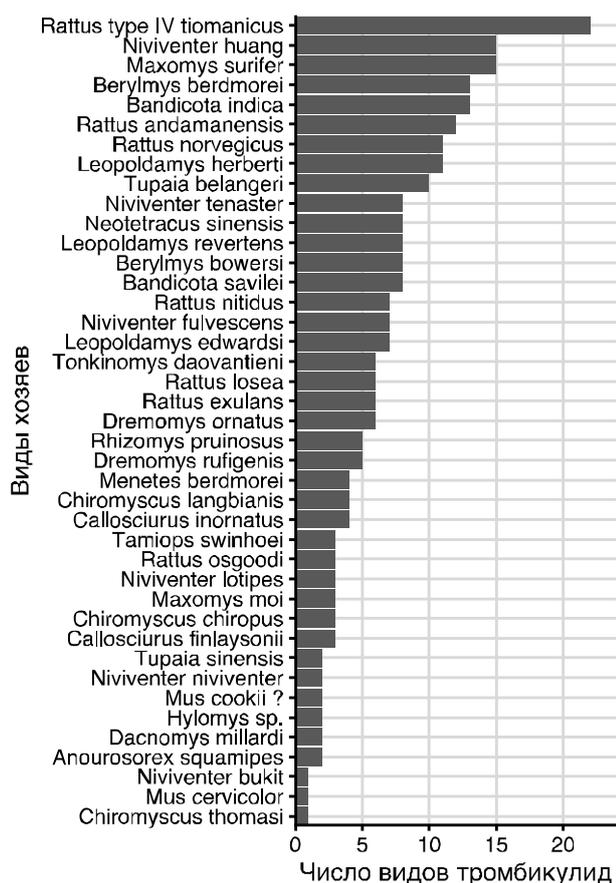


Рисунок 17. Число видов тромбикулид на разных прокормителях.

С наибольшим числом видов животных (более 20 видов) были связаны рода *Leptotrombidium*, *Walchia*, *Gahrlepiea* (рис. 18).

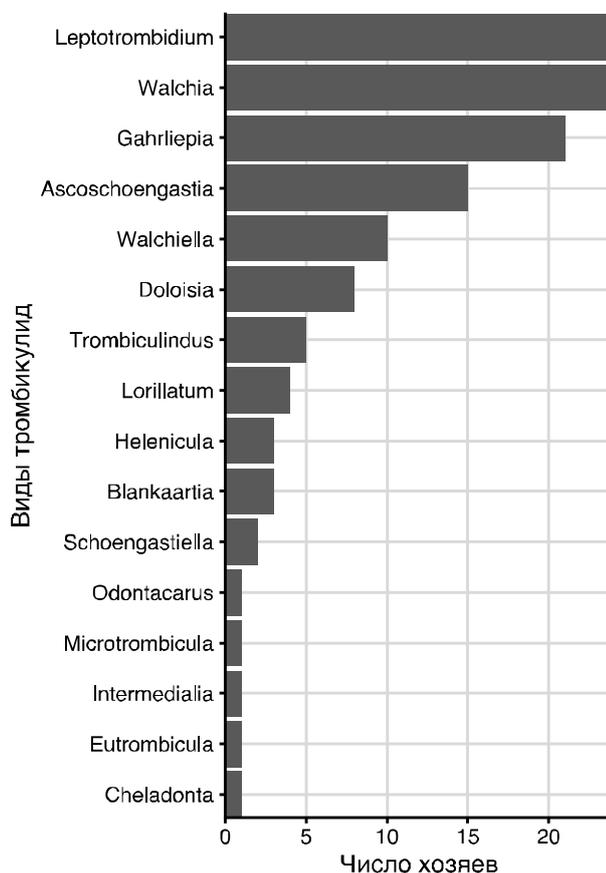


Рисунок 18. Число прокормителей для каждого из обнаруженных нами родов тромбикулид.

С наибольшим числом видов животных (более 15 видов) были связаны виды *Leptotrombidium deliense*, *Gahrlepiea mirabilis*, *Walchia lupella* (рис. 19). Полигостальность этих видов была показана и другими исследователями (Шлугер и др., 1960; Lv et al., 2018; Stekolnikov, 2021).

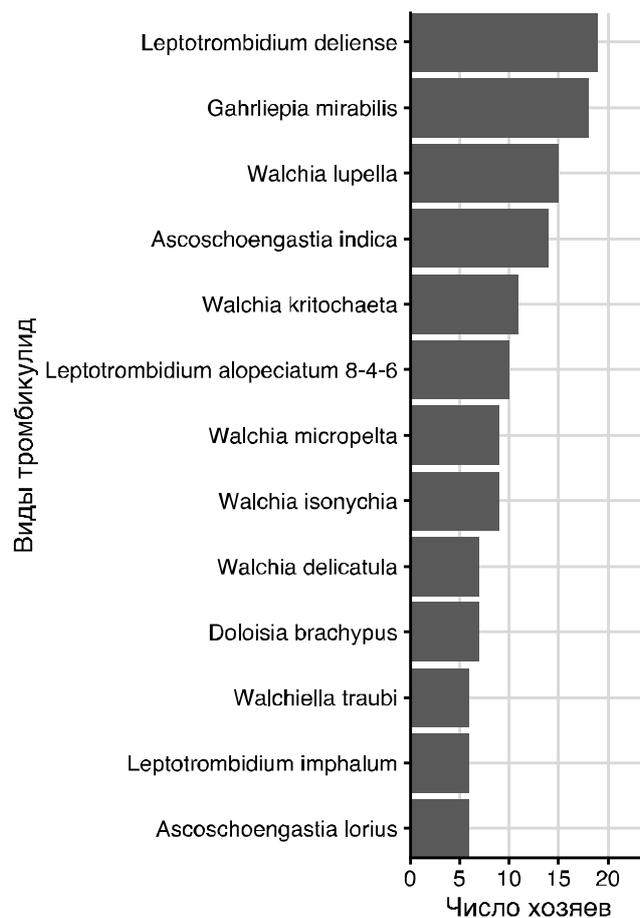


Рисунок 19. Число прокормителей для видов тромбикулид. Показаны только виды с более, чем пятью видами животных прокормителей.

В пределах рода *Leptotrombidium* наиболее широкими паразитарными связями обладает вид *L. deliense* – основной переносчик возбудителя лихорадки цуцугамуши. Чаще всего встречался на бандикотах и реже – на *Rattus* type IV. Обилие *L. deliense* на бандикотах также было очень высоким. Аналогичные данные получены при изучении эктопаразитов грызунов в северном Таиланде: *L. deliense* встречался наиболее часто на бандикотах *Bandicota indica* (49,5%) и *B. savilei* (50,7%) (Rodkvamtook et al., 2013). С серой крысы собрано 11,1% личинок *L. deliense*. Для этого вида грызунов были отмечены минимальные индексы интенсивности инвазии и обилия. По нашим данным *L. deliense* в районе исследований на юге Вьетнама связан преимущественно с синантропными грызунами. В последующие годы этот вид мы находили на севере Вьетнама также на лесных видах мелких

млекопитающих (*Dremomys rufigenis*, *Tamiops rudolfei*). Таким образом, он паразитирует на широком круге хозяев в разнообразных биотопах, но наиболее высокой численности достигает на крысах рода *Rattus*.

Среди видов, встречающихся на нескольких животных, можно выделить виды, связанные преимущественно с лесными видами мелких млекопитающих. Это *Leptotrombidium alopeciatum*, специфичный для крыс из рода *Niviventer*, *L. arvinum*, встречавшийся преимущественно на белках *Callosciurus*, а также полигостальный вид *L. imphalum* (*L. philippinense*), 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 (рис. 20).

В отличие от рода *Leptotrombidium*, представители которого часто встречались на синантропных крысах рода *Rattus* (рис. 20), 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 обитают в открытых биотопах. Клещи *W. lupella* чаще всего встречались на бандикотах: бирманской (83,3%) и индийской (50%), на них же достигали наиболее высокой численности. 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* (рис. 21). По данным 2011 года вид *W. kritochaeta* чаще всего паразитировал на *M. surifer* (68,3%). Малая часть личинок *W. kritochaeta* была обнаружена на *R. rattus*. Учитывая массовость собранных личинок вида *W. kritochaeta* и достаточное обилие его прокормителей, мы можем предположить наличие предпочитаемого хозяина – рыжей колючей крысы. На этом виде грызунов *W. kritochaeta* достигает максимальных индексов обилия и интенсивности инвазии, индекс верности составляет 98,8%. Основными прокормителями *W. micropelta* в данной местности была бирманская бандикота, которая преобладала на полях и рыжая колючая крыса, встречавшаяся только в лесных биотопах. Встречаемость личинок *W. micropelta* на *B. savilei* и *M. surifer* составляла 30% и 24,4% соответственно. Однако обилие, интенсивность инвазии, а также индекс верности на рыжей колючей крысе были выше, чем на бандикоте. Другие прокормители – *B. indica* и *Rattus* type IV – были пойманы почти исключительно в

открытых антропогенных биотопах. На этих грызунах *W. micropelta* встречалась редко (7,1 и 4,8%) и не достигала высокой численности (ИО и ИИ не превышали 0,1).

Среди представителей рода *Gahrlepiea* (рис. 22) выделялся один полигостальный вид, *G. mirabilis*. Остальные виды 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 родов можно выделить полигостальных представителей рода *Ascoschoengastia*, а также комплекс видов из родов *Doloisia*, *Eutrombicula*, *Cheladonta*, *Walchiella*, связанных преимущественно с *Maxomys surifer* (рис. 23).

Считается, что вид *A. indica* широко распространился по Юго-Восточной и Южной Азии с синантропными грызунами, заселившими урбанизированные биотопы (Балашов, Дайтер, 1973). В наших сборах чаще всего встречался на *R. rattus* (23,3%), и на этом же виде достигал наибольшей численности. В меньшем количестве (ИО – 0,6, ИИ – 0,6) и гораздо реже (3,3%) *A. indica* встречалась на бирманской бандикоте. Немного чаще *A. indica* обнаруживали на *R. norvegicus*, но численность была ниже (ИО 0,1; ИИ 0,5). По-видимому, *Rattus* type IV является предпочитаемым хозяином в данной местности, поскольку встречаемость и интенсивность инвазии на данном животном максимальны, а сама чёрная крыса встречается во всех биотопах.

Вид *A. lorius* в основном был обнаружен на двух видах рода *Rattus* – *R. rattus* и *R. exulans*, численность его была невысокой: индекс обилия, а также индекс верности был выше на черной крысе (*Rattus* type IV), интенсивность инвазии – на малой (*R. exulans*).

Таким образом, виды рода *Ascoschoengastia*, а также *G. mirabilis* в основном были приурочены к черной крысе, тогда как виды подрода *Walchia* (*W. disparunguis*, *W. kritochaeta*) – к рыжей колючей крысе (*M. surifer*). Можно предположить, что *L. deliense* и *W. lupella* – экологически пластичные виды потому, что встречаются на большом круге хозяев в разных биотопах. Вместе с тем, по нашим данным *B. savilei* является предпочитаемым прокормителем для *L. deliense* и *W. lupella* (индексы верности 55,7% и 74,1% соответственно).

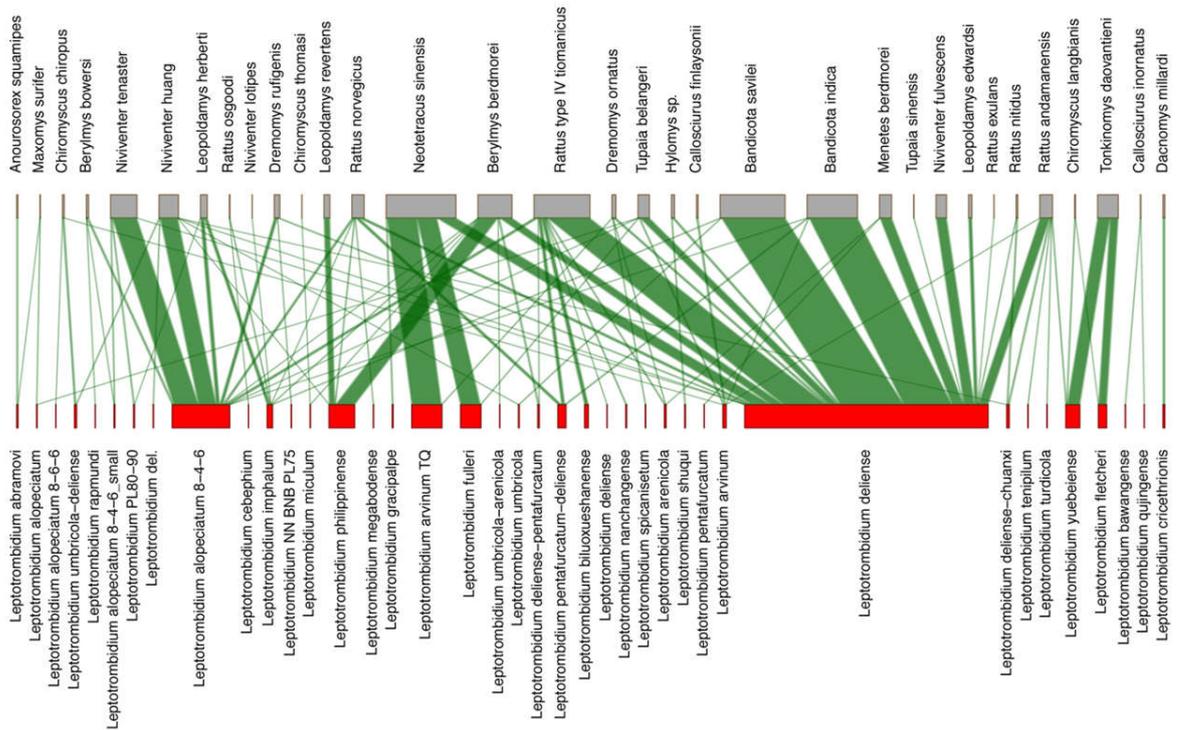


Рисунок 20. Паразито-хозяйинные связи клещей рода *Leptotrombidium* (plotwebs).

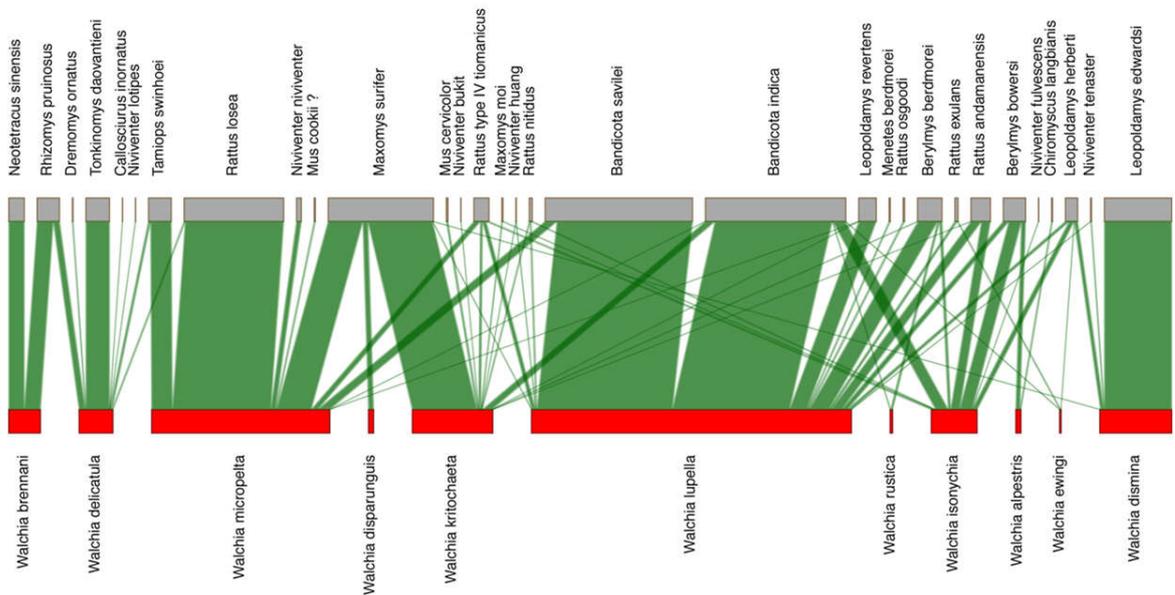


Рисунок 21. Паразито-хозяйинные связи клещей рода *Walchia* (plotwebs).

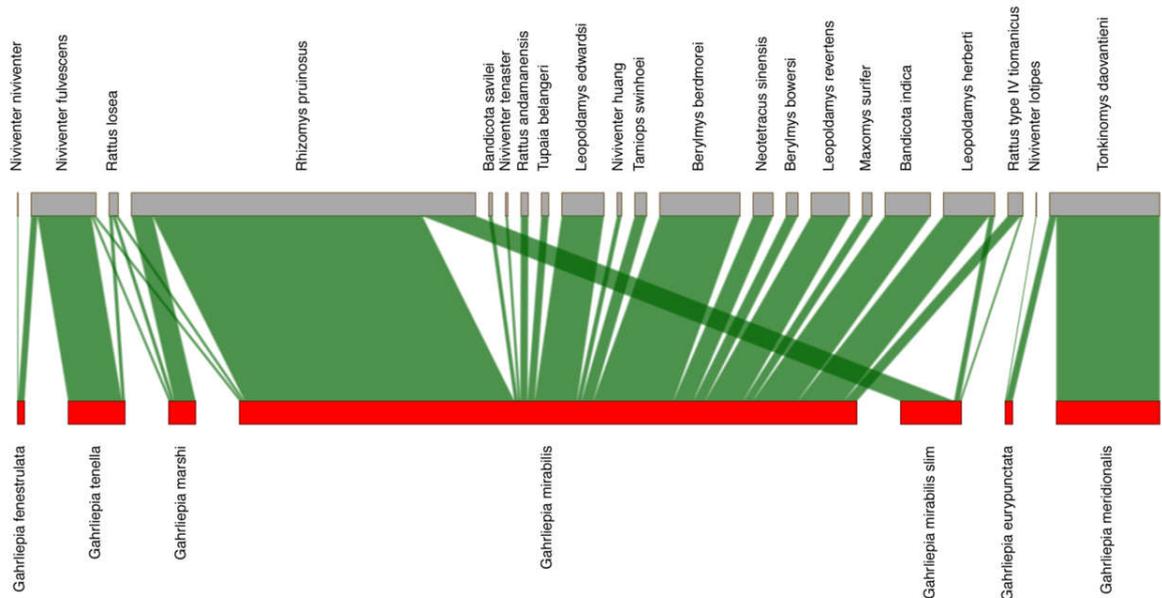


Рисунок 22. Паразито-хозяйинные связи клещей рода *Gahriplepia* (plotwebs).

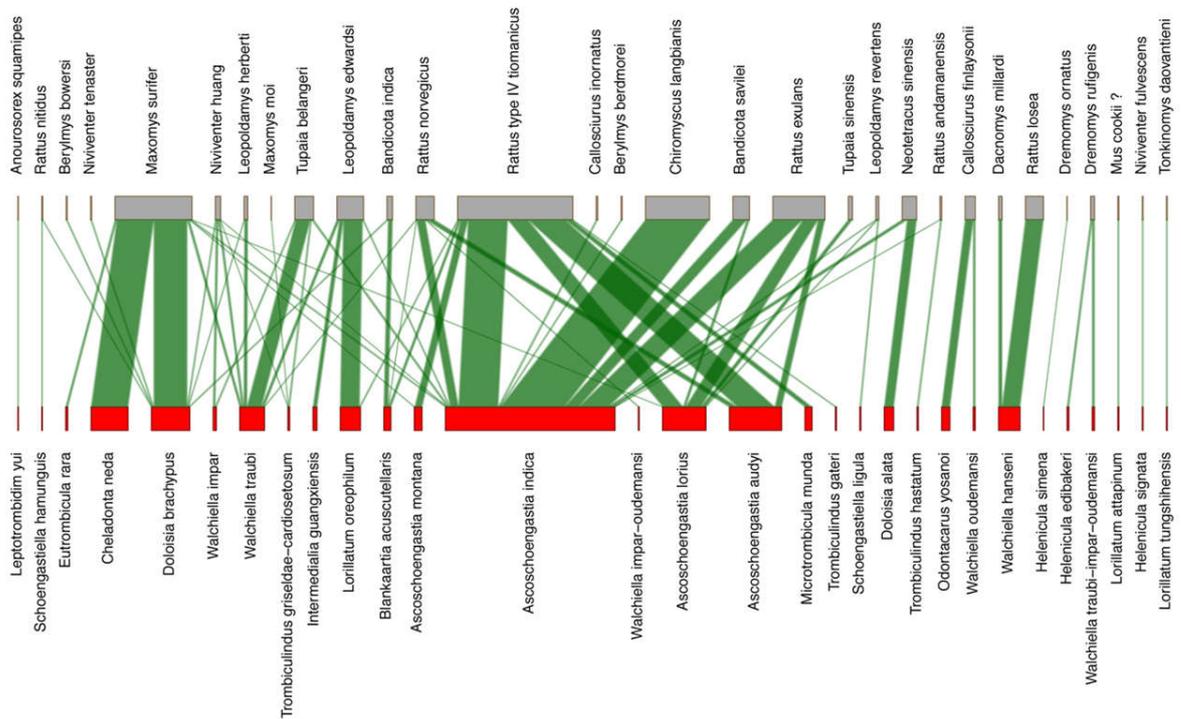


Рисунок 23. Паразито-хозяйинные связи клещей тромбикулид (plotwebs).

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*, *Gahrlepiea mirabilis*, *Ascoschoengastia indica*, *Leptotrombidium* cf. *alopecciatum*.

Комплексы тромбикулид связанных с одним видом хозяина, были полидоминантными. В большинстве мест сбора на мелких млекопитающих преобладали виды рода *Walchia*. Так на *Bandicota indica* доминировал *W. lupella*, за исключением провинции Tay Ninh, где более 70% сборов составлял *L. deliense*. В число доминантов входили также *G. mirabilis* и *L. deliense*. На *Leopoldamys revertens* также доминировал вид *W. lupella*. С *Maxomys surifer* преимущественно были связаны виды *W. micropelta* и *W. kritochaeta*. На крысах *Rattus andamanensis* доминировали *L. deliense*, *W. isonychia*, *W. lupella* (рис. 24).

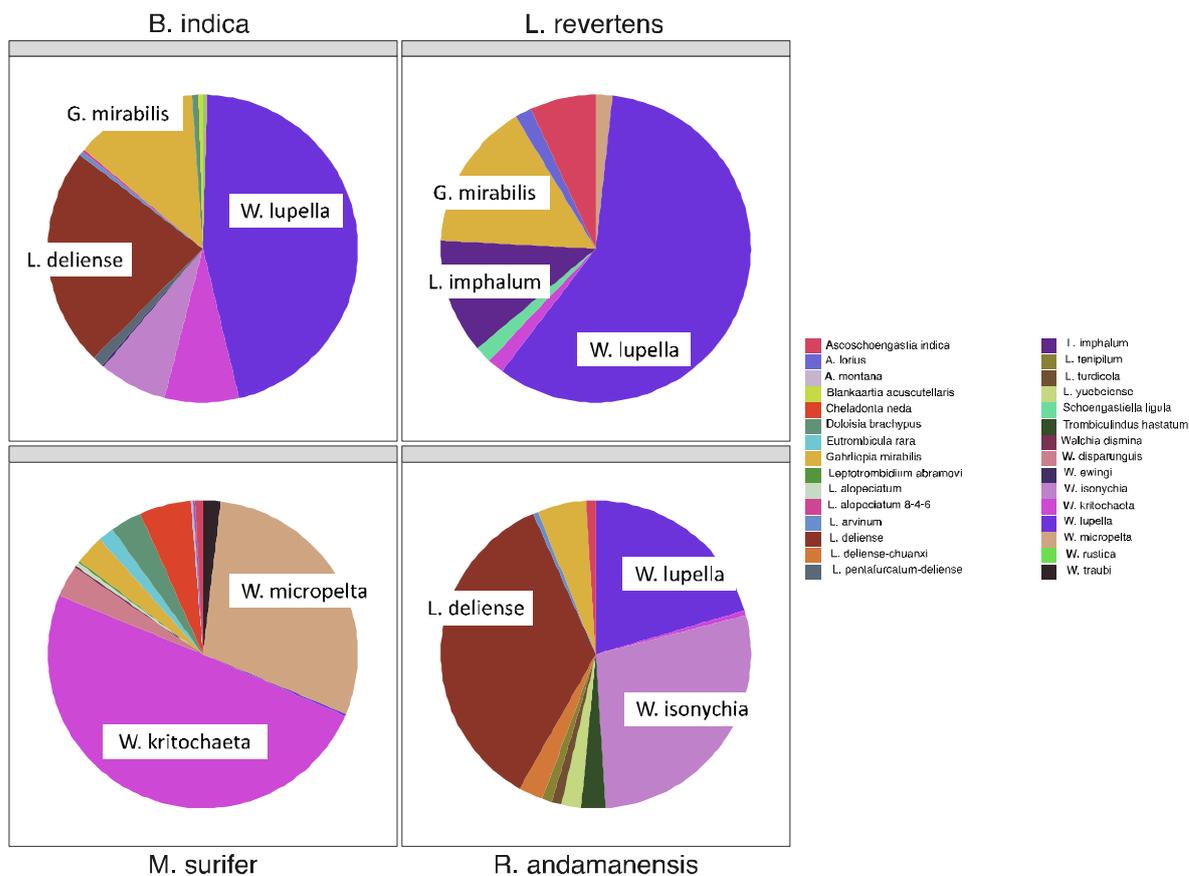


Рисунок 24. Структура комплексов тромбикулид некоторых видов млекопитающих.

В каждой провинции структура комплексов тромбикулид, связанных с одним видом хозяина, различались (рис. 25). На индийской бандикоте (*B. indica*) в южных провинциях Тау Ninh, Ва Ria-Vung Tau преимущественно паразитировали представители двух видов, *L. deliense*, *W. lupella*. В центральном Вьетнаме (Quang Binh) таксоценоз дополнился другими видами рода *Walchia*. При этом в этой же провинции на крысе *R. andamanensis* были отмечены совсем другие доминанты. На рыжей колючей крысе, обитающей в Южном Вьетнаме, также доминировали клещи из рода *Walchia*: *W. kritochaeta*, *W. micropelta*. При этом структура доминирования сменялась в разных провинциях.

Доминирующие виды тромбикулид на разных родах животных сменялись в разных провинциях (рис. 26). На примере провинции Quang Binh видно, что с разными родами мелких млекопитающих связан свой комплекс видов тромбикулид.

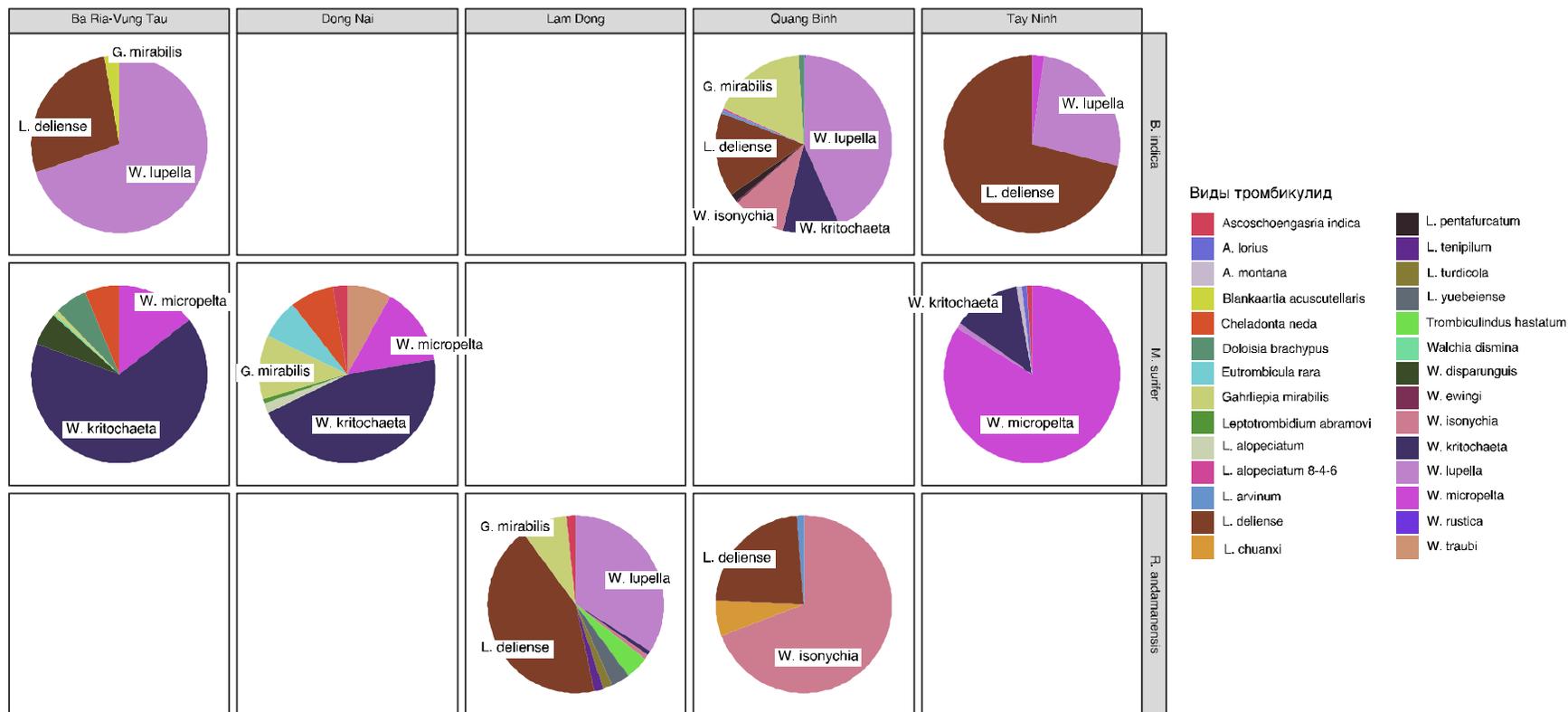


Рисунок 25. Структура комплексов тромбикулид некоторых видов животных в разных точках сбора.

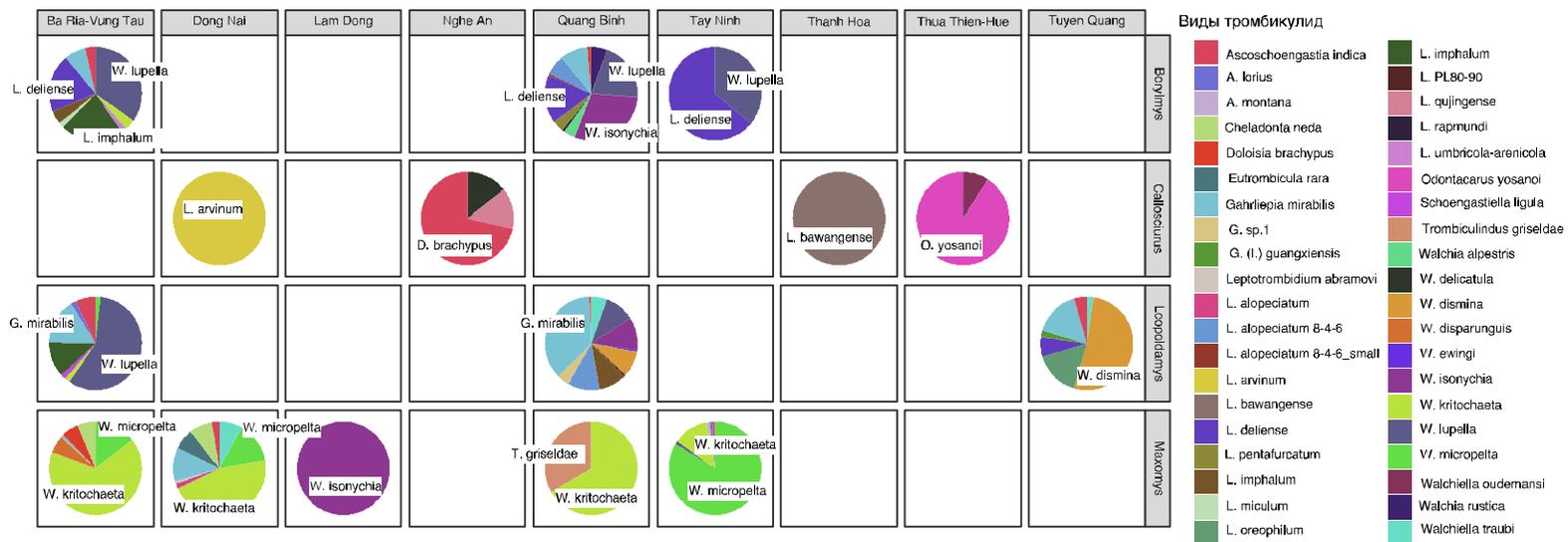


Рисунок 26. Структура комплексов тромбикулид некоторых родов животных в разных точках сбора.

ГЛАВА 6. БИОТОПИЧЕСКАЯ ПРИУРОЧЕННОСТЬ, ЧИСЛЕННОСТЬ И ВСТРЕЧАЕМОСТЬ ТРОМБИКУЛИД

6.1. Биотопическая приуроченность тромбикулид

Мы оценивали биотопическую приуроченность тромбикулид на основании материала, собранного в 2011 году, когда животных целенаправленно отлавливали в различных биотопах на юге Вьетнама. Мелкие млекопитающие были собраны в антропогенных обезлесенных биотопах: на придомовых территориях и внутри жилых построек, рисовых чеках и полях (табл. 10). Часть животных была поймана на лесных участках или на границе лесных биотопов.

Среди отловленных мелких млекопитающих доминировали синантропные виды грызунов: малая крыса (*R. exulans*), черная крыса (*R. rattus*), рыжая колючая крыса (*M. surifer*) и бирманская бандикота (*B. savilei*) (32,7%, 16%, 16% и 11,7%, соответственно). В северной части Таиланда получены сопоставимые данные по видовому составу пойманных грызунов (Rodkvamtook et al., 2013).

На придомовых территориях и в домах преобладали представители рода *Rattus*: *R. exulans*, *R. rattus* и *R. norvegicus*, а также *B. indica* (табл. 10).

R. exulans на территории Вьетнама является основным доминирующим видом среди синантропных крыс и в агроценозы заходит редко, будучи обильным в населённых пунктах. *B. savilei* преобладает на полях и в открытых антропогенных ландшафтах, в годы высокой численности может быть обычна в населённых пунктах, где устраивает норы в земляных полах (Сунцов и др., 2003). В лесных биотопах наиболее часто встречается рыжая колючая крыса *M. surifer*, которая является фоновым видом среди наземных обитателей равнинных лесов юга Вьетнама (Сунцов и др., 2003). *B. berdmorei* предпочитает мягкие грунты, поскольку для неё характерна активная норовая деятельность. Встречается в саванноподобных ландшафтах, а также может заселять сельскохозяйственные угодья.

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 придомовых территориях ($\chi^2 = 47,1$ и $\chi^2 = 68,0$, $p = 0,05$).

Вблизи жилых построек было отловлено наибольшее число видов грызунов (6), что, по-видимому, определило наибольшее число видов клещей (13) в данном биотопе. Для лесных станций были получены сопоставимые данные: 5 видов грызунов и 11 видов

клещей, но численность клещей была значительно выше по сравнению с жилыми постройками с придомовыми территориями. На полях с сельскохозяйственными культурами было отловлено меньшее число видов грызунов, на которых паразитировали 8 видов тромбикулид (табл. 11). Это согласуется с данными исследований тромбикулид в Южной Америке – в интенсивных сельскохозяйственных угодьях разнообразие тромбикулид обычно снижается (Dietsch, 2008). Разнообразие тромбикулид на сельскохозяйственных землях может быть сравнимо с таковым в природных биотопах, если там сохраняется разнородность ландшафтов и микростадий. Может иметь значение и местная специфика – в саваннах Южной Африки в подобных ландшафтах живут наземные птицы, которые также служат хозяевами тромбикулид (Matthee et al., 2020).

Численность клещей была максимальной на грызунах, отловленных на полях с сельскохозяйственными культурами, несколько ниже – в лесных биотопах и минимальная – вблизи жилых построек и внутри них (табл. 11).

По представленности в сборах можно выделить в разных биотопах следующих доминантов. В полях сельскохозяйственными культурами удельное обилие видов *L. deliense* и *W. lupella* составляло более 35%. В меньшем количестве были представлены *A. indica* (12%) и *W. micropelta* (8%). На придомовых территориях и в жилых постройках эудоминантом была *W. lupella*. *A. indica*, *A. audyi*, *L. deliense* составляли более 10%, *A. rolius* и *A. lorius* – от 5 до 10%. В лесных биотопах максимальное удельно обилие было у *W. lupella*. Доля *W. kritochaeta* и *W. micropelta* составляла 20%, *L. deliense* – 12%, *W. disparunguis* – 5% (рис. 27).

В целом по видовому составу наиболее близки комплексы тромбикулид грызунов, отловленных в агроценозах и в жилых постройках с прилегающей территорией (рис. 28).

На придомовых территориях и в жилых постройках, а также на полях наиболее часто встречались на грызунах *W. lupella* и *L. deliense*, в лесных биотопах – *W. kritochaeta* и *W. micropelta* (табл. 12).

Таблица 10. Встречаемость грызунов в разных биотопах

Вид грызунов Биотопы	<i>B. berdmorei</i>		<i>B. indica</i>		<i>B. savilei</i>		<i>R. exulans</i>		<i>R. norvegicus</i>		<i>R. type IV</i>		<i>M. surifer</i>		<i>L. revertens</i>	
	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%
Жилые постройки и прилегающая территория	1	0,7±0,7*	11	8,0±2,3	3	2,2±1,3	81	59,1±4,2	18	13,1±2,9	23	16,8±3,2	0	0	0	0
Поля с сельскохозяйственными культурами	0	0	3	6,8±3,8	23	52,3±7,5	3	6,8±3,8	0	0	15	34,1±7,1	0	0	0	0
Лесные биотопы	2	3,7±2,6	0	0	4	7,4±3,6	0	0	0	0	4	7,4±3,6	41	76,0±5,8	3	5,6±3,1

* Стандартное отклонение

Таблица 11. Зараженность мелких млекопитающих тромбиклидами в разных биотопах

Биотоп	Число видов грызунов	Число видов клещей	ИО	ИИ	Встречаемость клещей на грызунах, %
Жилые постройки и прилегающая территория	6	13	2,0±0,2*	8,1±0,7	24,8±7,0
Поля с сельскохозяйственными культурами	3	8	11,9±1,4	14,4±1,7	82,9±12,4
Лес	5	11	7,7±0,8	8,7±0,9	88,9±9,2

* Стандартное отклонение

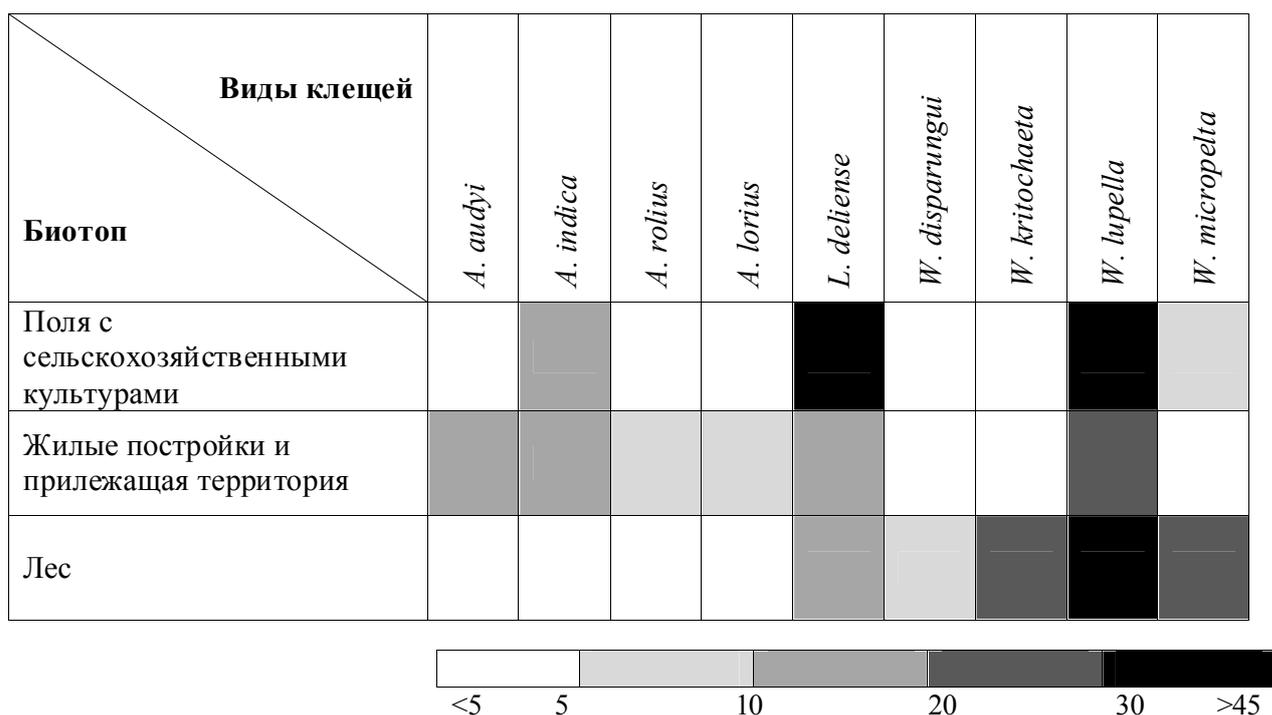


Рисунок 27. Численно доминирующие в разных биотопах виды клещей.

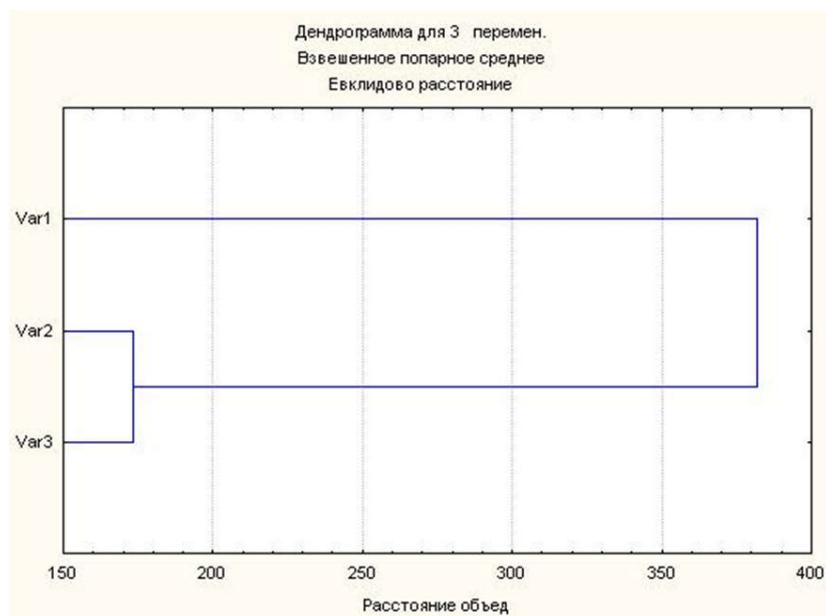


Рисунок 28. Дендрограмма фаунистического сходства комплексов тромбикулид исследованных биотопов. var1 – лес, var2 – поля с сельскохозяйственными культурами, var3 – жилые постройки и прилегающая территория

Таблица 12. Встречаемость видов клещей в разных биотопах

Биотоп	Виды клещей												
	<i>A. audyi</i>	<i>A. indica</i>	<i>A. rolius</i>	<i>A. Iorius</i>	<i>A. montana</i>	<i>B. acuscutellaris</i>	<i>G. elbeli</i>	<i>W. ewingi</i>	<i>W. disparunguis</i>	<i>W. kritochaeta</i>	<i>W. lupella</i>	<i>W. micropelta</i>	<i>L. deliense</i>
Жилые постройки и прилегающая территория	4,5	3,8	0,6	1,9	1,9	1,9	0,6	1,3	0	0	7,6	1,9	6,4
Поля с сельскохозяйственными культурами	0	14,6	2,4	9,8	4,9	0	0	0	0	0	51,2	19,5	36,6
Лес	0	3,7	1,9	3,7	1,9	0	9,3	0	20,4	55,6	14,8	20,4	9,3

Индекс приуроченности для массового вида – *L. deliense* достигал максимальных значений в агроценозах (табл. 13). Возможно, именно такие условия для этого вида тромбикулид являются оптимальными. С другой стороны вид *B. savilei* являлся наиболее

часто встречающимся (табл. 10) на полях, поэтому довольно сложно в данном случае сказать, что является определяющим фактором: высокая встречаемость оптимального хозяина или микроклиматические условия сельскохозяйственных угодий.

Таблица 13. Биотопическая приуроченность тромбикулид

Биотоп \ Виды клещей														
	<i>A. auyi</i>	<i>A. indica</i>	<i>A. rolus</i>	<i>A. lorius</i>	<i>A. montana</i>	<i>B. acuscutellaris</i>	<i>G. elbeli</i>	<i>L. deltense</i>	<i>L. umbricola</i>	<i>W. disparunguis</i>	<i>W. kritochaeta</i>	<i>W. ewingi</i>	<i>W. lupella</i>	<i>W. micropelta</i>
Жилые постройки и прилегающая территория	1*	0,4	0,9	0,4	0,0	1	0,5	-0,2	0,2	-1	-1	1	-0,1	-0,6
Поля с сельскохозяйственными культурами	-1	0,3	-0,0	-0,1	0,4	-1	-1	0,5	0,5	-1	-1	-1	0,0	-0,3
Лес	-1	-0,9	-0,8	-0,3	-0,7	-1	0,3	-0,5	-1	1	1	-1	0,1	0,6

* Индекс приуроченности рассчитан по Ю.Н. Песенко (1982)

Для *W. kritochaeta* и *W. disparunguis* свойственна биотопическая приуроченность, поскольку они встречаются только в лесных биотопах (табл. 13). Для *W. kritochaeta* сложно провести грань между биотопической приуроченностью данного вида краснотелок и хозяйинной приуроченностью. *M. surifer* – фоновый вид наземных обитателей равнинных лесов. 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*, *A. rolius* были приурочены к придомовым территориям. Несмотря на то, что индекс приуроченности *B. acuscutellaris* к жилым постройкам и прилегающей территории был равен 1, вывод о биотопической приуроченности сделать сложно, поскольку вид был представлен в сборах единичными особями.

Таким образом, среди обнаруженных нами видов краснотелок можно выделить, во-первых, виды с широкой экологической пластичностью, способные успешно заселять различные биотопы (*A. indica*, *W. micropelta*, *W. lupella*, *L. deliense*); во-вторых, виды, приуроченные к определённым 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. 29). Низкая встречаемость клещей на млекопитающих в этой точке сбора может быть связана с преобладанием обследованных антропогенных биотопов относительно других биотопов. Доминирующим видом в этой провинции была полинезийская крыса *R. exulans*, встречаемость клещей на которой обычно низкая и составляет 10–30% (Kuo et al., 2011; Wulandhari et al., 2021).

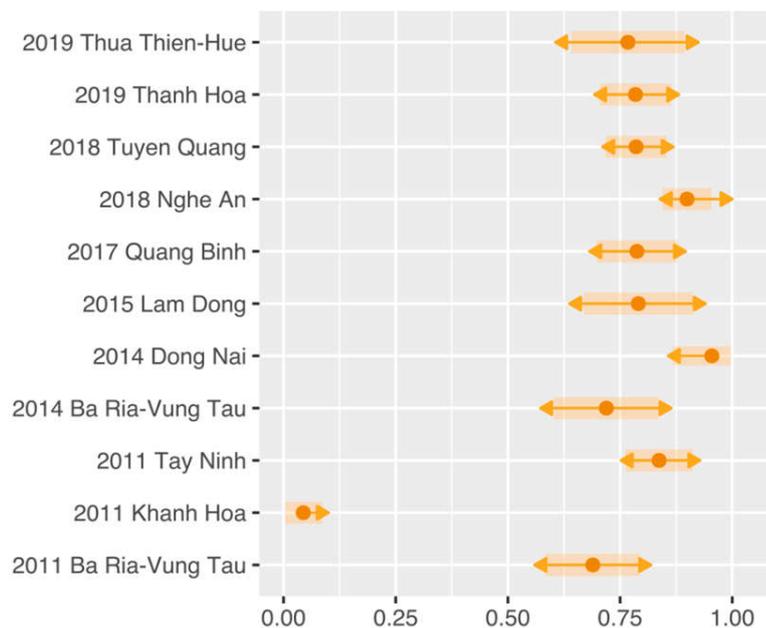


Рисунок. 29. Доля животных, зараженных личинками тромбикулид в разных провинциях Вьетнама (предсказанные значения обобщенной линейной модели (emmean: GLM)). Стрелки – визуализация попарных сравнений значений. Прямоугольники обозначают байесовские доверительные интервалы (credible intervals).

Численность клещей на животных (интенсивность инвазии) была неодинаковой в разных точках сбора. Можно выделить три группы точек: с наиболее высокой (Thanh Hoa, Tuyen Quang, Nghe An), средней (Thua Thien-Hua, Quang Binh, Ba Ria-Vung Tau, Tay Ninh) и низкой интенсивностью инвазии (Lam Dong, Dong Nai, Khanh Hoa) (рис. 30). Выводы о причинах такого распределения сделать сложно, поскольку у нас не было повторностей для каждой провинции за исключением Ba Ria-Vung Tau (2011 и 2014). Тем не менее, эти

различия могут быть обусловлены видовым разнообразием хозяев. Так индексы видового разнообразия Шеннона для первой и второй группы точек сопоставимы (в среднем 1,82 (1,33–2,59) и 1,45 (1,01–1,69)), но выше чем в третьей группе (0,8 (0,56–0,99)). Кроме того, различия могут быть связаны с преобладанием животных с определенным образом жизни. 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 (habitat complexity) (Wilson et al., 2017). *R. andamanensis* также преобладал в провинции Lam Dong, однако в этой точке сбора произрастали обедненные сосновые леса и видовое богатство мелких млекопитающих было низким, что могло выражаться в низкой численности клещей, сравнимой с таковой в провинциях Dong Nai и Khanh Hoa.

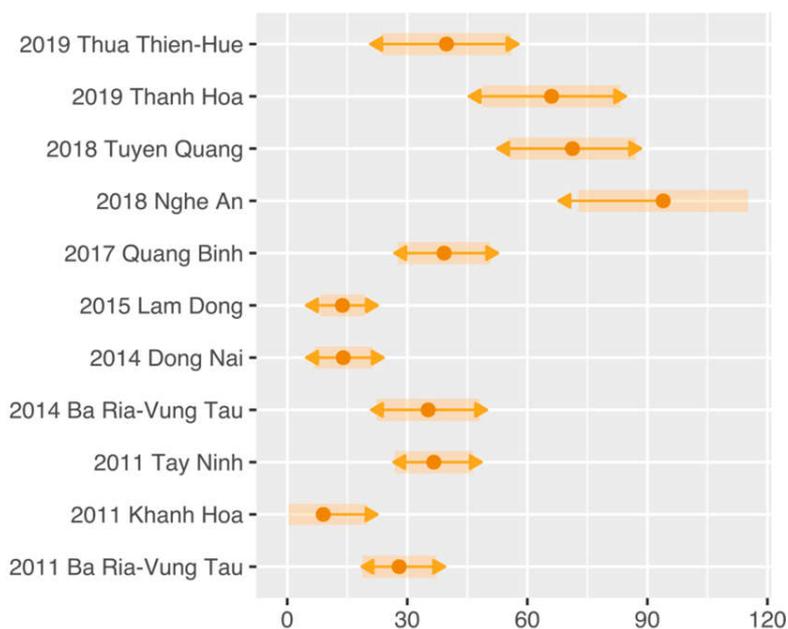


Рисунок 30. Обилие клещей, собранных на хозяевах в разных провинциях Вьетнама (предсказанные значения обобщенной линейной модели (emmean: GLM)). По оси x – логарифм числа клещей; стрелки – визуализация попарных сравнений значений. Прямоугольники обозначают байесовские доверительные интервалы.

Могут ли наблюдаемые различия в интенсивности инвазии и встречаемости быть связаны с абиотическими факторами? Мы использовали весь набор данных (собственные сборы, экспедиции А.Е. Балакирева, коллекция ЗМ МГУ) для построения обобщенных линейных моделей (GLM), чтобы изучить влияние некоторых факторов среды на численность и встречаемость клещей. 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. 14). Наиболее сильное влияние на обилие тромбикулид оказывала точка сбора, на встречаемость – сезон сбора. Встречаемость была выше в зимние месяцы.

Таблица 14. Обобщенные линейные модели зависимости встречаемости и обилия 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} – p уровень значимости для теста χ^2 для оценки, отлична ли от нуля доля девианса, связанного с параметром.

При совместной проверке факторов, включение сезона сбора, месяца сбора в модель повышало ее объяснительную способность относительно других факторов (табл. 15).

Таблица 15. Обобщенные линейные модели зависимости встречаемости и обилия от совместного влияния факторов

Переменные	Встречаемость		Обилие	
	AIC	p_{χ^2}	AIC	p_{χ^2}
вид хозяина	466,99	–	4952,2	–
+ (1 год сбора)	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} – p уровень значимости для теста χ^2 для оценки, отлична ли от нуля доля девианса, связанного с параметром.

Мы проверили, могут ли наблюдаться какие-то отклонения в результатах анализа в связи с разным происхождением данных (собственные сборы, экспедиции А.Е. Балакирева, сборы ЗМ МГУ). Добавление сборщика в модель зависимости обилия не повышало объяснительную способность модели ($p_{\chi^2} = 0,1924$, $\Delta AIC = -0.3$). Девианс частично объясняется в модели зависимости встречаемости ($p_{\chi^2} = 0,0003$, $\Delta AIC = 11.3$), в экспедициях встречаемость клещей на животных была немного выше (табл. 6). Но добавление этой переменной в модель с несколькими предикторами не уменьшает ошибки модели. А значит 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

Мы обнаружили, что 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 ($p\chi^2 = 3.958 \cdot 10^{-15}$, $\Delta AIC = 62,2$).

Различия во встречаемости и обилии на примере наиболее часто встречающихся видах хозяев проиллюстрированы ниже (рис. 31, 32). Низкую встречаемость на видах *R. norvegicus* и *R. exulans* мы связываем с образом жизни этих видов – синантропные, обитают в домах и вблизи построек в отличие от других видов, которые либо лесные, либо, если синантропные, то встречаются также в полях или в затененных биотопах. Анализ численности клещей на животных дает более сложную картину. Однозначно можно говорить об отличии численности тромбикулид для видов рода *Niviventer*, *Maxomys* от животных видов *Leopoldamys revertens*, *R. andamanensis*. Это может быть связано со сложным комплексом факторов таких как размер (*L. revertens* крупнее), образ жизни (древесный или наземный), биотопическая приуроченность животных.

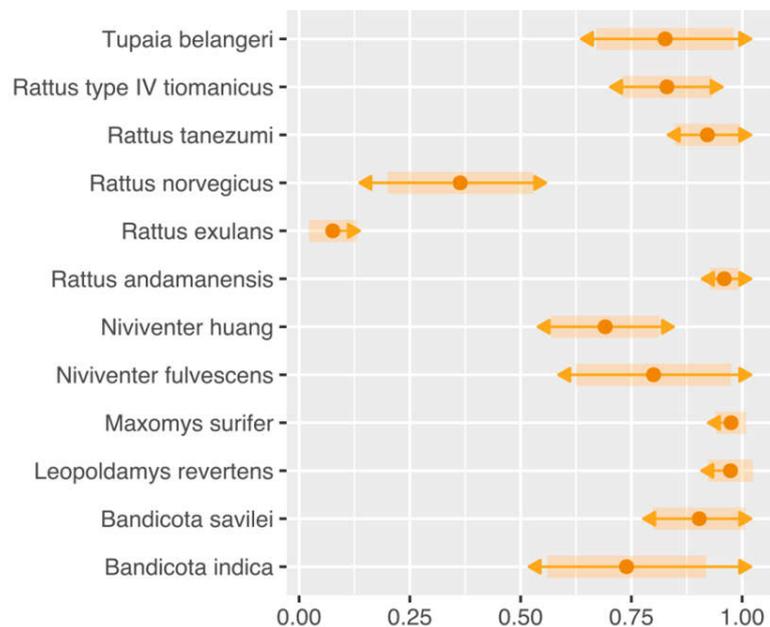


Рисунок 31. Встречаемость тромбикулид на мелких млекопитающих. Стрелки – визуализация попарных сравнений значений. Прямоугольники обозначают байесовские доверительные интервалы.

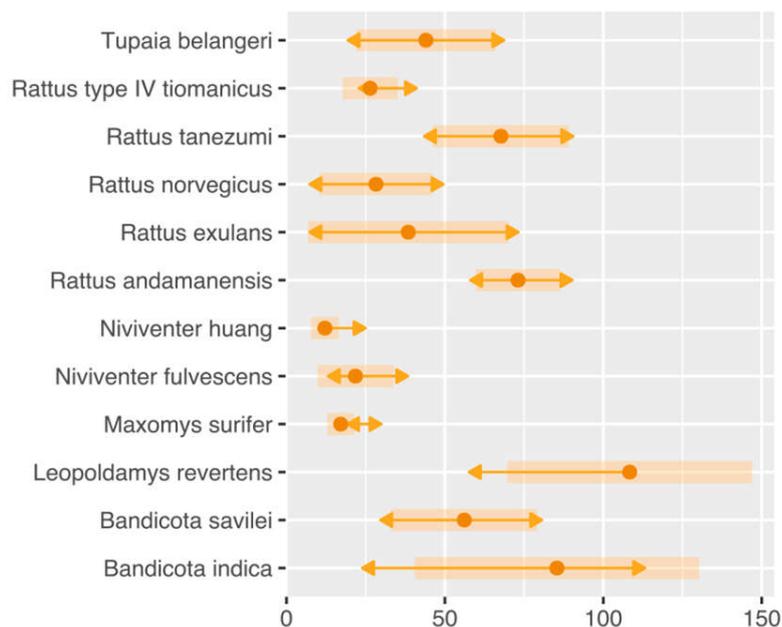


Рисунок 32. Численность клещей на мелких млекопитающих. По оси x – логарифм числа клещей; стрелки – визуализация попарных сравнений значений. Прямоугольники обозначают байесовские доверительные интервалы.

Мы обнаружили, что между популяциями хозяев есть различия в численности клещей, но нет различий в их встречаемости. Интенсивность инвазии и обилие клещей на *R. andamanensis* отличались в провинции Lam Dong (5 – обозначение точки сбора на рис. 33) по сравнению с провинциями Nghe An (7), Thanh Hoa (2), Tuyen Quang (8) ($p = 0.012$). По интенсивности инвазии клещами *M. surifer* мы обнаружили различия для зверьков собранных в разные годы в Ba Ria-Vung Tau (1) (2011 и 2014, $p = 0.012$). В провинциях Nghe An (7) и Thua Thien-Hue (10) интенсивность инвазии *Tupaia belangeri* различалась ($p = 0.038$). По индексам обилия выявлены различия между популяциями *R. exulans* в Khan Hoa (2) и Tay Ninh (3), Ba Ria-Vung Tau (1) ($p = 0,001$) (рис. 33).

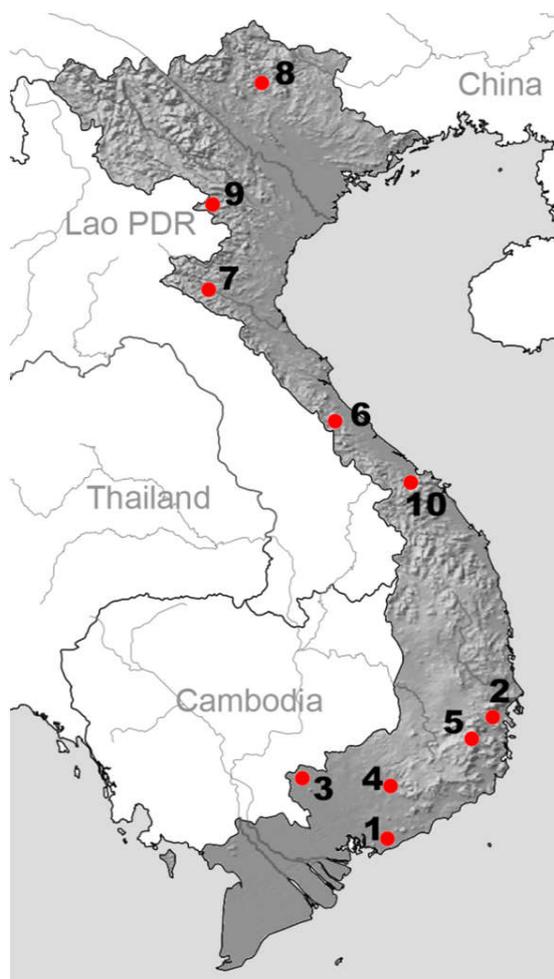


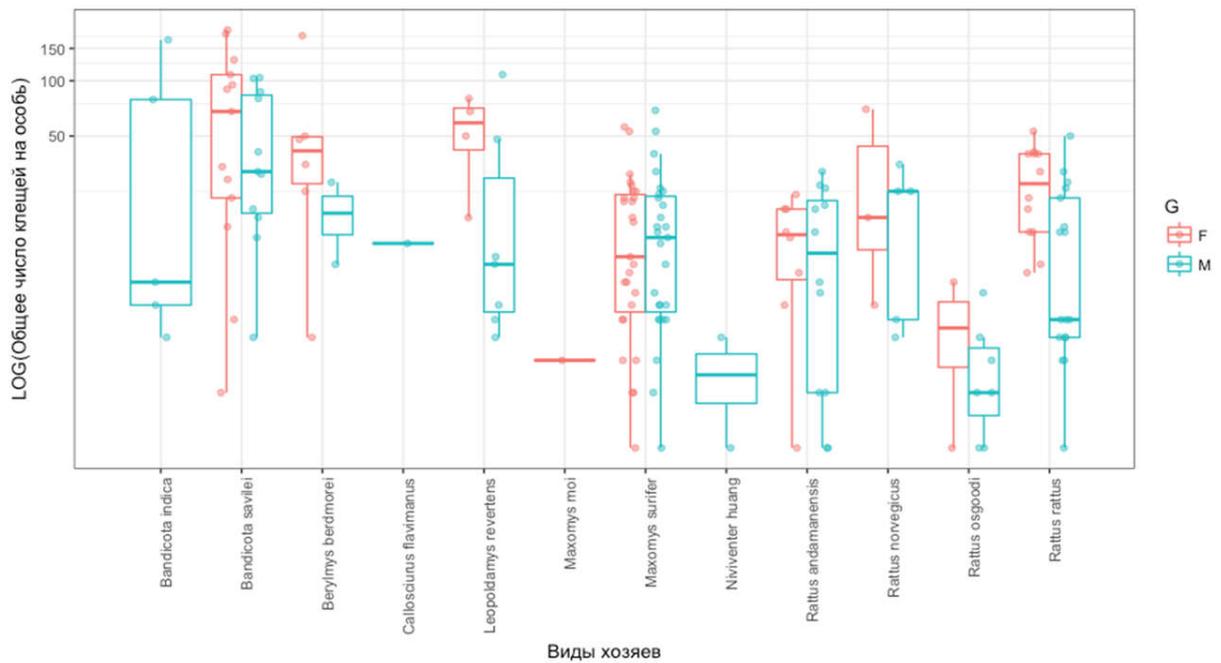
Рисунок 33. Провинции, в которых проводили сборы клещей во Вьетнаме: 1 – Ba Ria-Vung Tau, 2 – Khan Hoa, 3 – Tay Ninh, 4 – Dong Nai, 5 – Lam Dong, 6 – Quang Binh, 7 – Nghe An, 8 – Tuyen Quang, 9 – Thanh Hoa, 10 – Thua Thien-Hue.

Мы выявили влияние вида на численность и встречаемость тромбикюлид. Но встал вопрос, какие именно характеристики хозяина могут влиять на численность клещей. Для оценки влияния параметров тела хозяина и его поведения на численность и встречаемость клещей нами 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 и др.). В эти модели мы включили случайные факторы (год, место сбора), чтобы учесть их влияние. При их добавлении не происходило увеличение информационного критерия Акаике (AIC), следовательно, они не уменьшали предсказательную способность модели. Каждую из

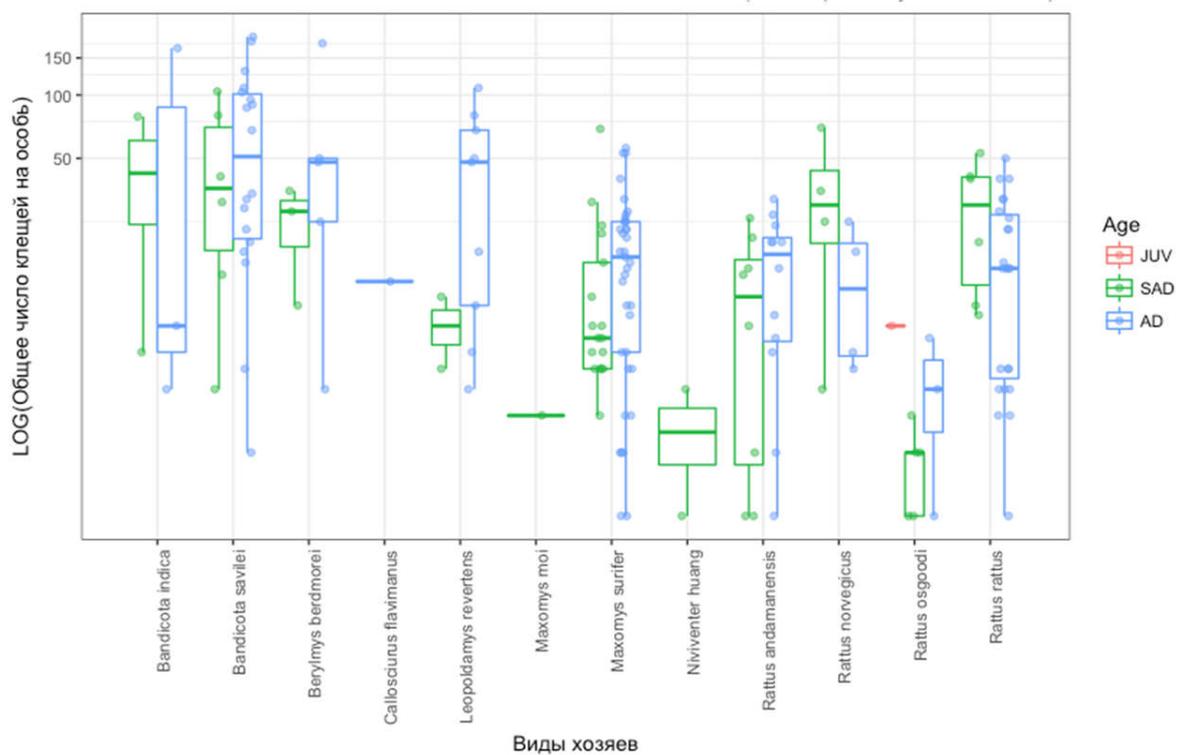
простых моделей мы сравнивали с нулевой моделью, которая включала только случайные факторы.

Возраст и пол хозяина. Мы не обнаружили значимых различий между предсказаниями для каждой возрастной группы животных. Добавление такого параметра как возраст хозяев 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 ($p_{\chi^2} = 0,179$). Нам также не удалось обнаружить статистически значимые различия численности между самцами и самками в каждой возрастной группе ($p_{\chi^2} = 0,136$), а также для каждого вида хозяина (взаимодействие факторов и множественное сравнение предсказаний). Добавление в модель дополнительных факторов: возраста и вида хозяина не увеличивало объясняющую способность модели. На рисунке ниже показано распределение числа клещей на видах хозяев разного пола и возраста (рис. 34). Сравнение самцов и самок для каждого из видов хозяев при помощи теста Вилкоксона с поправкой Холма также не показало статистически значимых различий.



а



б

Рисунок 34. Численность клещей на видах мелких млекопитающих, массовых в сборах; **а** – самки (F – показано красным) и самцы (M – показано зеленым), **б** – животные разного возраста (juv – ювенильные особи, sad – полувзрослые, ad – взрослые особи).

Вес и длина тела хозяина. Среди всех параметров, которые статистически значимо уменьшали ошибку модели с обилием тромбикулид(в сравнении с нулевой моделью, содержащей только случайные эффекты), мы выявили только вес ($p_{\chi^2} = 0,007$) и длину тела хозяина ($p_{\chi^2} = 0,003$) (табл. 16). 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 ($p_{\chi^2} = 0,107$).

Таблица 16. Обобщенные линейные модели зависимости встречаемости и численности клещей от веса и длины тела хозяина

Параметр	ΔAIC	p_{χ^2}	ΔAIC	p_{χ^2}
Вес	-0,27	0,189	5,3	0,007
Длина	1,43	0,064	6,8	0,003
Зависимая переменная:	Встречаемость		Обилие	

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

Для всех ли видов верно утверждение о том, что вес влияет на численность клещей? Мы оценили зависимость численности клещей от веса хозяев для каждого из видов хозяев (рис. 35).

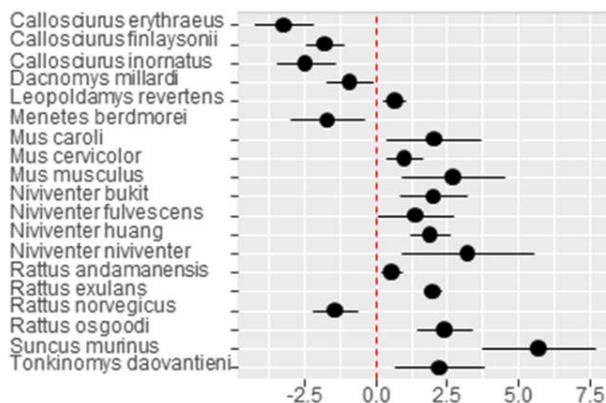


Рисунок. 35. График коэффициентов модели зависимости числа клещей от вида хозяина (показаны только виды, для которых эти коэффициенты значимо отличаются от нуля): по оси x – видоспецифичные коэффициенты при переменной логарифм веса в модели зависимости формула модели «численность клещей $\sim 1 + (0 + \text{вес}|\text{вид хозяина})$ ».

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 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 максимальной, древесный – минимальной. Биотопические приуроченности хозяев (лесной вид или вид, обитающий в незатененных биотопах) не оказывали влияние на численность клещей. Не совсем ясно, как следует рассматривать виды, ведущие синантропный образ жизни. Добавление этого параметра в модель с факторами образа жизни не уменьшает ошибки модели ($p_{\chi^2} = 0,262$).

Таблица 17. Обобщенные линейные модели зависимости встречаемости и численности клещей от факторов, связанных с хозяином, с учетом всех случайных эффектов.

Параметры	AIC	p_{χ^2}	AIC	p_{χ^2}
(1 провинция) + (1 год) + (1 вид хозяина)	638,7	–	5818,6	–
+ образ жизни	681,5	1	5803,1	<0,001
+ синантропность	695,2	1	5820,6	0,935
+ лесной вид	695,2	1	5820,2	0,562
+ полевой вид	695,03	1	5818,6	0,160
+ полевой вид + лесной вид	696,58	1	5819,8	0,249
+ полевой вид + лесной вид + синантропность	696,90	1	5820,6	0,262
Зависимая переменная:	Встречаемость		Обилие	

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

Таблица 18. Предсказанные значения численности клещей обобщенной линейной моделью зависимости численности клещей от образа жизни хозяина (GLM).

Образ жизни	Среднее число клещей	Доверительный интервал	Стандартная ошибка	Число степеней свободы
1 – древесный	0	[0; 2]	0,219	550
2 – древесный-наземный	23	[10; 54]	10,074	550
3 – наземный-древесный	10	[4; 26]	4,864	550
4 – исключительно наземный	39	[10; 147]	26,416	550

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 с численностью 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.

Таблица 19. Обобщенные линейные модели зависимости встречаемости и численности клещей от факторов, связанных с хозяином, без учета случайных эффектов.

Параметры	AIC	p_{χ^2}	AIC	p_{χ^2}
1	535,8	–	4899,3	–
+ образ жизни	601,9	1	4867,6	<0,001
+ синантропность	630,5	1	4895,6	0,018
+ лесной вид	611,0	1	4894,2	0,008
+ полевой вид	626,4	1	4899,4	0,172
+ полевой вид + лесной вид	612,7	1	4896,2	0,029
+ полевой вид + лесной вид + синантропность	609,7	1	4883,3	<0,001
Зависимая переменная:	Встречаемость		Обилие	

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

Нами доказано влияние вида хозяина на численность и встречаемость тромбикулид. Однако факторы, лежащие в основе этих различий остаются до конца не выясненными. Мы не обнаружили влияние пола хозяев на численность и встречаемость клещей, хотя для тромбикулид рукокрылых и грызунов, обитающих в умеренной зоне, известно влияние пола на численность клещей (male-biased parasitism) (Kuo et al., 2011; Zajkowska, Małkoł, 2022). Но для грызунов в Юго-Восточной Азии таких закономерностей обнаружено не было (Lin et al., 2014). Мы не обнаружили влияние возраста на численность и встречаемость тромбикулид, хотя есть исследования, где такие закономерности были отмечены (взрослые животные больше заражены личинками) (Wulandhari et al., 2021). Тем не менее, мы выявили связь размеров тела животных с численностью клещей, что ранее, на сколько нам известно, для тромбикулид доказано не было. В литературе встречаются единичные сообщения о том, что более крупные виды заражены тромбикулидами в большей степени (Kuo et al., 2011), однако существуют и противоположные данные (Moniuszko, Małkoł, 2016). Также численность клещей зависела от образа жизни животного, достигая максимальных значений у мелких млекопитающих, ведущих наземный образ жизни.

Мы проанализировали влияние разных факторов, связанных с хозяином, на зараженность мелких млекопитающих личинками тромбикулид, используя данные по массовым видам (*Leptotrombidium deliense*, *Walchia lupella*, *Walchia kritochoeta*, *Walchia micropelta*, *Gahrleipia mirabilis*, *Ascoschoengastia indica*, *Leptotrombidium* cf. *alopecciatum*). В целом пол и возраст хозяина не влияет на численность и встречаемость тромбикулид. Исключение составляют единичные виды (табл. 20). Влияние образа жизни показано для всех исследованных видов, вида хозяина – для большинства видов.

Таблица 20. Обобщенные линейные модели зависимости встречаемости и численности некоторых видов тромбикулид от факторов, связанных с хозяином.

Параметры	ΔAIC	p_{χ^2}	ΔAIC	p_{χ^2}
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>Gahrlepiea 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>Gahrlepiea 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>Gahrlepiea 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>Gahrlepiea 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	

Однозначного ответа на вопрос, что определяет выбор прокормителя, биотопическая приуроченность или физические параметры хозяина нет. Этот вопрос требует дальнейшего исследования.

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 карты с указанием всех точек во Вьетнаме, где проводили исследования различных видов биологического материала (внутренние органы животных, личинки тромбикулид и образцы крови людей), а также, карта находок *O. tsutsugamushi* (рис. 36, 37). Лихорадка цуцугамуши широко распространена по всей территории Вьетнама, однако распределение природных очагов этого заболевания мозаично.

Материал, собранный в экспедициях. На наличие *O. tsutsugamushi* было исследовано 503 особи мелких млекопитающих (Rodentia, Scandentia, Erinaceomorpha, Soricomorpha) и 350 пулов тромбикулид, собранных во время работы в экспедициях в 2011–2017 гг. в разных точках Вьетнама.

ДНК *O. tsutsugamushi* была обнаружена только в одной точке в 2014 году – в заповеднике Bình Châu – Phước Bửu (провинция Bà Rịa-Vũng Tàu, район Xuyên Mộc), в 4 образцах из 503 (0,8%), в двух видах грызунов – *Berylmys berdmorei* (2/5) и *Leopoldamys revertens* (2/9) (рис. 38). Эти животные были отловлены в лесных биотопах. 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* (рис. 39). Видовой состав тромбикулид, вошедших в пулы, был представлен видами *Leptotrombidium imphalum* и *Gahrliepia elbeli* (проба 8), а также *Walchia lupella*, *Walchia kritochaeta* и *Leptotrombidium* sp. (проба 13) (табл. 21). Ни один из этих видов не является доказанным переносчиком *O. tsutsugamushi*. Вид *L. imphalum* зачастую неправильно идентифицировали как *L. deliense* (Fernandes, Kulkarni, 2003). Некоторые исследователи считают, что *L. imphalum* может также служить переносчиком возбудителя лихорадки цуцугамуши (Tanskul, Linthicum, 1999). Этот вид довольно широко распространен (Индия, Бирма, Таиланд, Малайзия, Тайвань), однако его экология изучена плохо. Из представителей рода *Gahrliepia* выделяли *O. tsutsugamushi* (Takhampuna et al., 2018), однако способность передаче бактерии не исследовали.

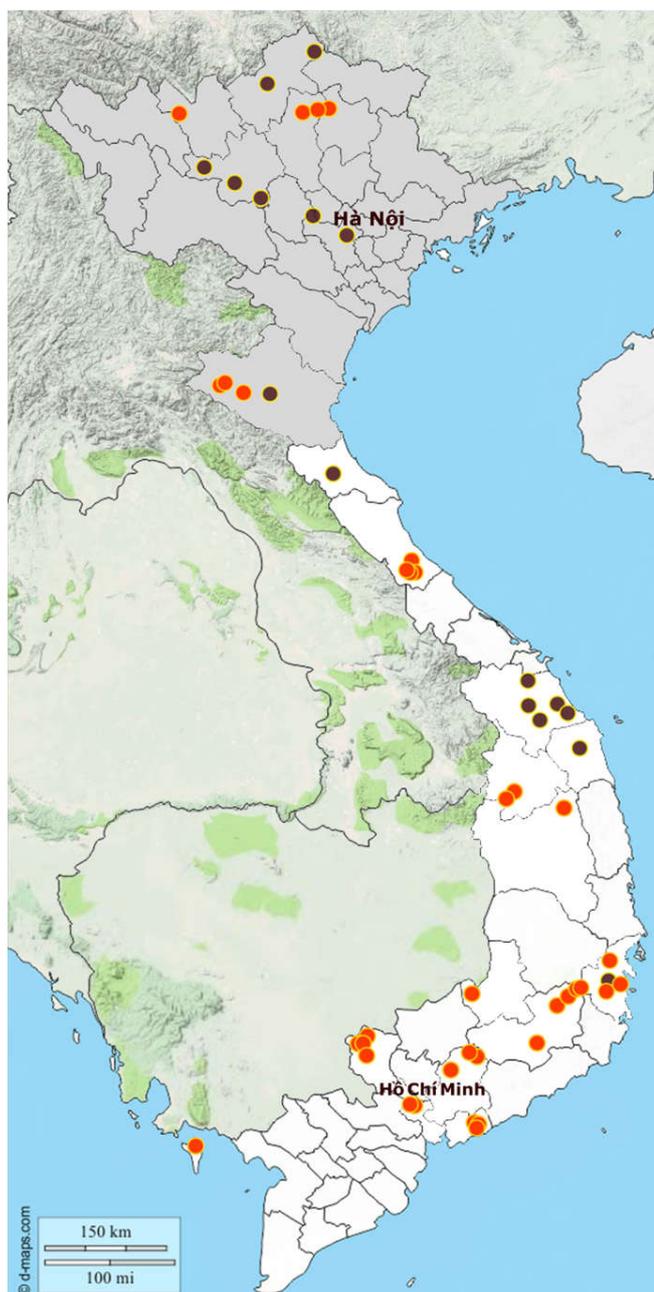


Рисунок 36. Места проведения исследований биоматериала (образцы крови людей, тромбикулиды, мелкие млекопитающие) на наличие *Orientia tsutsugamushi* во Вьетнаме.

- – собственные исследования (кровь больных, органы мелких млекопитающих, пулы личинок тромбикулид)
- – данные литературы (по: Duong et al., 2013 – Quảng Nam, Quảng Ngãi, Khánh Hòa; Le Viet et al., 2017 – Quảng Nam (Núi Thành, Phú Ninh, Đại Lộc, Trà My); Nguyen et al., 2017 – Hanoi; Trung et al., 2017 – Hanoi, Ba Vì район; Hotta et al., 2016 – Hanoi; Nguyễn et al. 2017, Hamaguchi et al., 2015 – Северный Вьетнам (отмечено серым цветом).

O. tsutsugamushi была обнаружена не во всех географических точках, где проводили исследования (рис. 37).

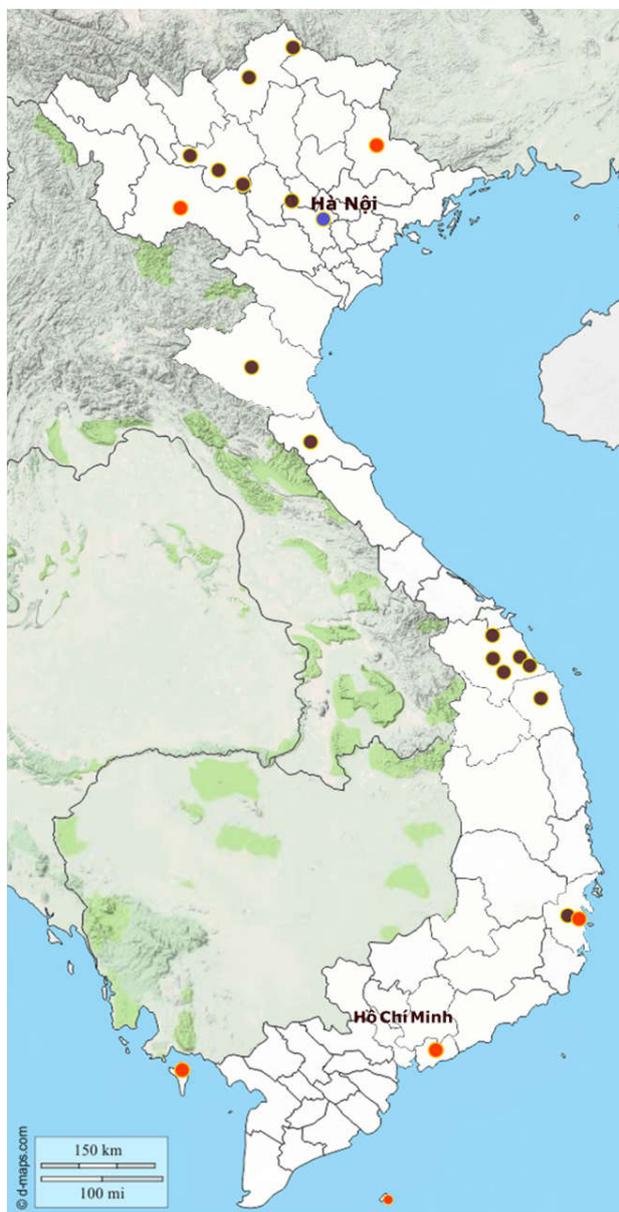


Рисунок 37. Места находок *Orientia tsutsugamushi* во Вьетнаме.

- – собственные исследования (кровь больных, органы мелких млекопитающих, пулы личинок тромбикулид)
- – данные литературы
 исследование крови лихорадящих больных: Duong et al., 2013 – Quảng Nam, Quảng Ngãi, Khánh Hòa; Le Viet et al., 2017 – Quảng Nam (Núi Thành, Phú Ninh, Đại Lộc, Trà My), Nguyễn et al. 2017 – Hanoi;
 серологические исследования людей: Hamaguchi et al., 2015 – Северный Вьетнам; Trung et al., 2017 – Hanoi, Ba Vi район;
- – исследования животных: Hotta et al., 2016 – Hanoi.

В комплекс тромбикулид, связанных с другими особями *B. berdmorei*, собранных в заповеднике Bình Châu – Phước Bửu входит вид *L. deliense*, однако *O. tsutsugamushi* из этих пулов клещей не была выделена. Этот факт свидетельствует о мозаичности распределения очагов лихорадки цуцугамуши на территории Вьетнама.

Возбудитель лихорадки цуцугамуши не был обнаружен в пулах личинок тромбикулид (*W. dismina*, *W. kritochaeta*, *W. micropelta*, *A. indica*), собранными с положительной на *O. tsutsugamushi* особи *L. revertens*. Не исключено, что отсутствие *O. tsutsugamushi* в этих пулах клещей связано либо с более низкими титрами возбудителя в *L. revertens*, чем в *B. berdmorei* (детекция *O. tsutsugamushi* на 17 и 19 цикле амплификации, соответственно) (рис. 39), либо личинки, снятые со зверьков только недавно начали питаться. Кроме того, для видов *A. indica*, *W. lupella*, *W. kritochaeta*, собранных с *L. revertens*, не известна способность воспринимать возбудителя при питании на хозяине, которая, даже у переносчиков *O. tsutsugamushi* не превышает 35% (Takahashi et al., 1994). Из личинок тромбикулид вида *A. indica* по данным литературы ранее выделяли возбудителя лихорадки, однако в лаборатории способность передачи возбудителя животным не изучали (Traub, Wisseman 1968).

Нами были получены нуклеотидные последовательности гена *56-kDa TSA* для выявленной в мелких млекопитающих ДНК *O. tsutsugamushi*. Для образца 8 (*B. berdmorei*) была получена короткая последовательность 146 п.н. Её сравнение при помощи алгоритма BLAST даёт 89% сходства с различными генотипами *O. tsutsugamushi* (например, KJ742368). Для образца 13 (*B. berdmorei*) были получены перекрывающиеся нуклеотидные последовательности, одна из которых была на 98% сходна с последовательностями *O. tsutsugamushi* [KJ094995, GU128874], другая – на 88%. Нуклеотидные последовательности гена *56-kDa TSA*, полученные из образца 13, по-видимому, принадлежали генотипам штамма Gilliam (рис. 40). На рисунке для сравнения использованы данные, полученные сотрудниками ЦНИИ Эпидемиологии: образцы крови от пациентов с подозрением на лихорадку цуцугамуши (2010, 2012–2013 гг.) из госпиталя в Начанге (Nha Trang). Секвенирование участка гена *56tsa* *O. tsutsugamushi* из этих образцов показало, что в провинции циркулируют генотипы Karp, TA763, Gilliam-related и геновариант, близкий к группе Kato (рис. 40). В грызунах обнаружены Karp и JG-related. Секвенировать материал из клещей не удалось, поскольку концентрации возбудителя были очень низкими. Суммируя все данные, можно

сделать вывод, что на севере и в центральной части Вьетнама наиболее распространен генотип Кагр.

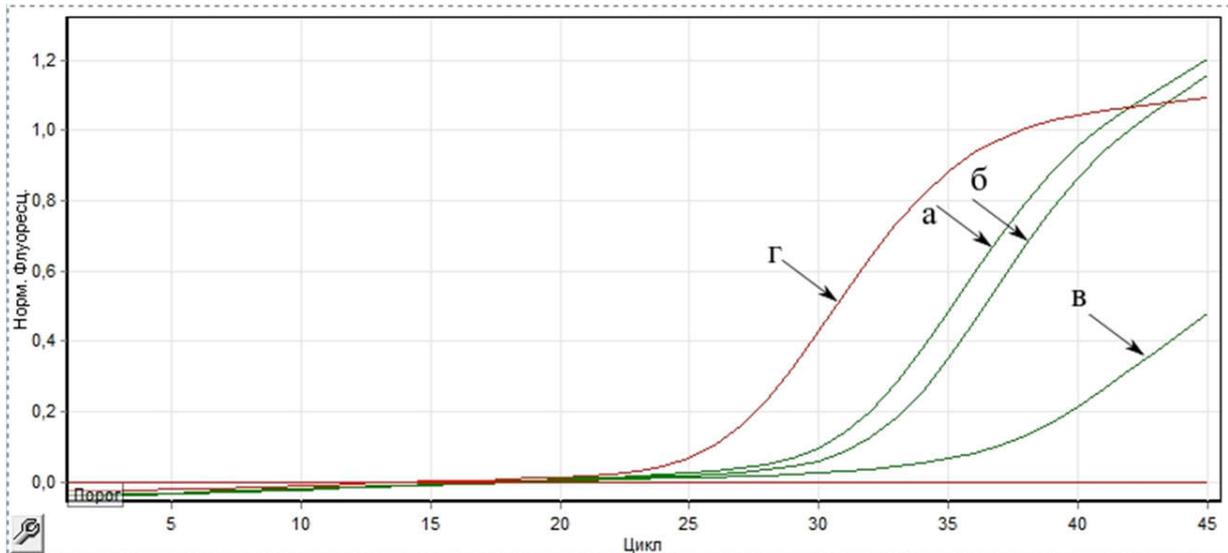


Рисунок. 38. Обнаружение *Orientia tsutsugamushi* методом ПЦР в режиме реального времени, выявленная при исследовании внутренних органов мелких млекопитающих (а, б - *Berylmus berdmorei*, в - *Leopoldamys revertens*, г – положительный контроль *O. tsutsugamushi*).

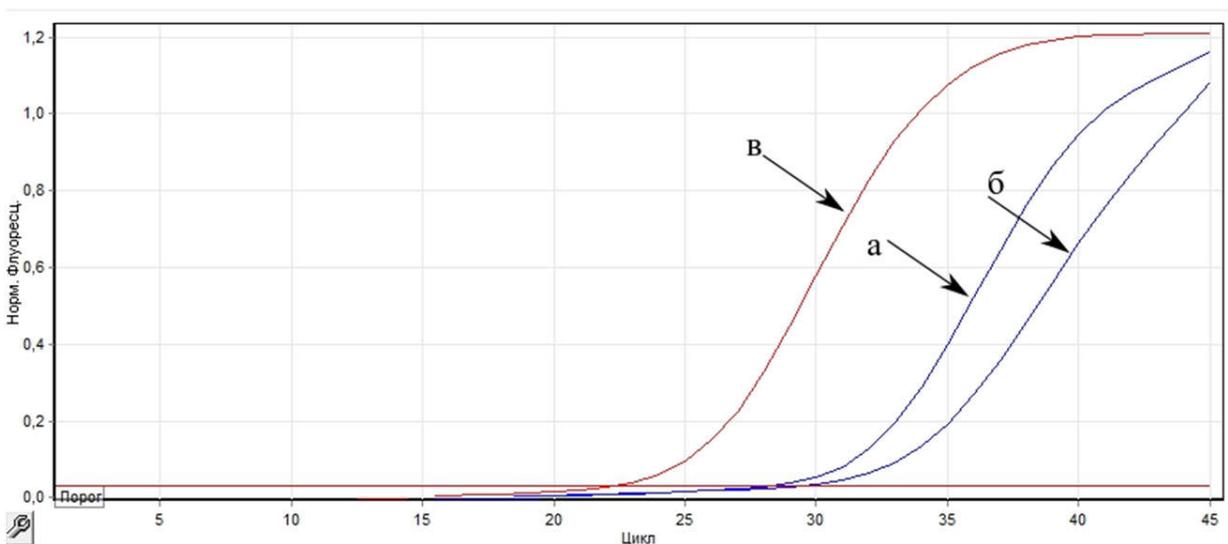


Рисунок. 39. Обнаружение *Orientia tsutsugamushi* методом ПЦР в режиме реального времени, выявленная в пулах личинок краснотелковых клещей, собранных с *Berylmus berdmorei* (а, б - пулы тромбикулид, в – положительный контроль *O. tsutsugamushi*).

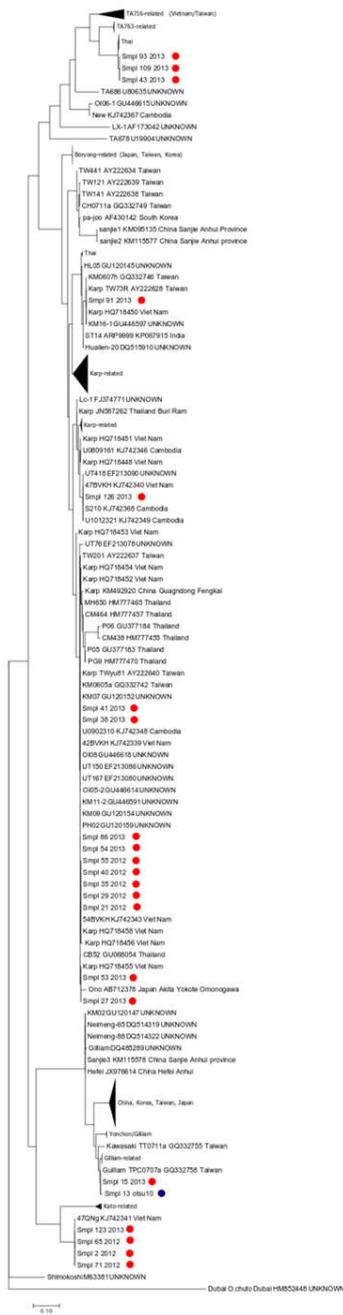


Рисунок 40. Дендрограмма генотипов *Orientia tsutsugamushi* обнаруженных на территории Вьетнама (синим цветом показана выделенная нами *O.tsutsugamushi* из внутренних органов *Berylmys berdmorei*, красным цветом – генотипы, выделенные из крови больных из госпиталя в Начанге (Nha Trang).

Материал из коллекций Зоологического музея. При исследовании тромбикулид с животных из коллекции Зоологического музея МГУ методом ПЦР в режиме реального времени 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) (табл. 21). Среди них синантропными являются два вида грызунов. Крыса *R. tanezumi* часто живет в домах людей, однако встречается и на полях, и во вторичных лесах вблизи поселков. Норовый вид *B. savilei* не является типичным синантропом, но встречается на сельско-хозяйственных полях, в том числе на рисовых чеках (Сунцов et al., 2003). Остальные виды животных являются лесными обитателями. В наших экспедиционных сборах 2011–2017 гг. виды *R. tanezumi* и *T. belangeri* были крайне редкими (1 и 3 особи, соответственно), а *T. daovantieni* и *L. herberti* не были представлены.

Три особи *R. tanezumi* были пойманы на острове Phú Quốc. Возможно, во Вьетнаме эта крыса служит резервуаром возбудителя, поскольку в Таиланде из особей этого вида была выделена ДНК *Orientia* sp. (16S) (Cosson et al., 2015). Сообщество тромбикулид, паразитирующих на *R. tanezumi*, было представлено *L. deliense*, *L. pentafurcatum*, *L. fletcheri*, *A. indica* и *Walchiella impar*, два из которых (*L. deliense* и *L. fletcheri*) – эффективные переносчики *O. tsutsugamushi*. Вид *L. pentafurcatum* является близким к *L. deliense*, его экология изучена плохо. *A. indica* – потенциальный переносчик.

B. savilei отловлена в провинции Kon Tum, находящейся в центральном Вьетнаме. Сообщество клещей было представлено *Walchia lupella* и *A. indica*.

Tupaja belangeri поймана на острове Con Son в заповеднике Côn Đảo. На этой особи были найдены личинки краснотелок *A. indica*.

Leopoldamys herberti отловлен на севере Вьетнама, в провинции Son La. Данных по зараженности этого вида *O. tsutsugamushi* нет, однако другие виды этого рода *L. sabanus*, *L. edwardsi* изредка были отмечены как резервуары инфекции в Таиланде и Малайзии (Azima et al., 2013; Chaisiri et al., 2017). Сообщество клещей было представлено видами, среди которых нет ни потенциальных, ни доказанных переносчиков возбудителя лихорадки (табл. 21). Виды из рода *Leptotrombidium* (*L. yulini*, *L. cf. turdicola*), найденные на этом животном, известны только из Китая.

Две особи *Tonkinomys daovantieni* были отловлены в провинции Lạng Sơn, граничащей с Китаем. Этот вид связан с карстовыми горами на севере Вьетнама, которые продолжаются

далее на север (юг Китая) (Musser et al., 2006). Описан из заповедника Нуу Lien, встречается довольно редко. Сообщество клещей было представлено шестью видами тромбикулид (табл. 21). Наша находка положительного пула клещей, собранных с *T. daovantieni* в провинции, граничащей с Китаем может служить поводом для опасений, поскольку в Южном Китае, в частности в Гуанчжоу, было зарегистрировано увеличение числа вспышек лихорадки цуцугамуши, в основном среди населения занятого в сельском хозяйстве (Wei et al., 2014; Sun et al., 2017).

Таблица 21. Виды краснотелковых клещей и мелких млекопитающих из Вьетнама, в которых обнаружена ДНК *Orientia tsutsugamushi* (материал Зоологического музея МГУ и собранный нами во время экспедиций)

ID	Виды мелких млекопитающих	Виды тромбикулид (пулы)	Дата сбора материала	Локалитет
8	<i>Berylmys berdmorei</i>	<i>Leptotrombidium imphalum</i> <i>Gahrliepia mirabilis</i>	ноябрь 2014	Bà Rịa-Vũng Tàu province, заповедник Bình Châu – Phước Bửu
13	<i>Berylmys berdmorei</i>	<i>Walchia lupella</i>		
18	<i>Leopoldamys revertens</i>	<i>Ascoschoengastia indica</i> <i>Walchia lupella</i> <i>Walchia kritochaeta</i>		
25	<i>Leopoldamys revertens</i>	NA		
184726	<i>Bandicota savilei</i>	<i>Walchia lupella</i> <i>Ascoschoengastia indica</i>	декабрь 2008	Kon Tum province
186786	<i>Tupaja belangeri</i>	<i>Ascoschoengastia indica</i>	июнь 2010	Con Son остров, Côn Đảo нац. парк
186858	<i>Rattus tanezumi</i>	<i>Leptotrombidium deliense</i> <i>Walchiella impar</i> <i>Leptotrombidium pentafurcatum</i> <i>Ascoschoengastia indica</i>	ноябрь 2003	Phú Quốc остров, Duong Dong-Bai Thom road
186869	<i>Rattus tanezumi</i>	<i>Leptotrombidium deliense</i> <i>Leptotrombidium fletcheri</i> <i>Ascoschoengastia indica</i>		
186874	<i>Rattus tanezumi</i>	<i>Ascoschoengastia indica</i> <i>Leptotrombidium deliense</i> <i>Leptotrombidium fletcheri</i>		
190263	<i>Leopoldamys herberti</i>	<i>Leptotrombidium yulini</i> <i>Leptotrombidium cf. turdicola</i> <i>Lorillatum tungshihensis</i> <i>Helenicula cf. simena</i>	декабрь 2011	Son La province, Muong Coi village
191156	<i>Tonkinomys daovantieni</i>	<i>Leptotrombidium cf. fletcheri</i> <i>Leptotrombidium cf. yuebeiense</i> <i>Gahrliepia eurypunctata</i> <i>Gahrliepia cf. meridionalis</i> <i>Walchia delicatula</i>	май 2012	Lạng Sơn province, Huu Lien Nature Reserve
191158	<i>Tonkinomys daovantieni</i>	<i>Leptotrombidium cf. fletcheri</i> <i>Leptotrombidium cf. yuebeiense</i> <i>Lorillatum cf. tungshihensis</i> <i>Gahrliepia cf. meridionalis</i> <i>Walchia delicatula</i>		

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 и животных *O. tsutsugamushi* составила 2,1%. Это сопоставимо с данными полученными в Таиланде (3,5%) (Takhamrunya et al., 2018), и во Вьетнаме (1,4%) (Binh et al., 2020). Различия в 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 биотопах. Во время наших экспедиций материал собирали также вблизи населенных пунктов, на придомовых территориях и меньше – в лесных биотопах.

Популяции мелких млекопитающих, являющихся источниками инфекции, могут быть заражены в разной степени. Так в северном Таиланде среди собранных за 5 лет 4281 экземпляров грызунов 20 видов, из 14% была выделена *O. tsutsugamushi*. Среди всех собранных животных преобладали (96%): *R. rattus*, *R. losea*, *B. indica*, уровень зараженности которых относительно общего числа животных составлял 10,6%, 2% и 1,5%, соответственно (Lerdthusnee et al., 2003). К сожалению, материал представленный в коллекциях Зоологического музея МГУ не дает возможности оценить зараженность отдельных видов мелких млекопитающих в разных точках, поскольку нет достаточной выборки животных.

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 (по крайней мере русско- и англоязычным источникам), не была известна зараженность *O. tsutsugamushi*: *L. herberti*, *T. daovantieni*.

Наиболее эффективный переносчик *O. tsutsugamushi* – вид *L. deliense* был обнаружен нами во всех исследованных точках, численно преобладал, по сравнению с другими видами, на синантропных мелких млекопитающих, хотя встречался также и на лесных видах, например, *T. belangeri*, *Menetes berdmorei*. В других регионах Юго-Восточной Азии, уровень зараженности *L. deliense* бактерией *O. tsutsugamushi* был невысоким (3–5%) (Frances et al., 1999; Tanskul et al., 1994). По нашим данным, *O. tsutsugamushi* была выделена из животных, на которых паразитировал *L. deliense*. Из пулов клещей, включающих несколько видов

тромбикулид, возбудитель выделен не был, поэтому оценить эпидемиологическое значение *L. deliense* пока невозможно.

Видовая идентификация краснотелковых клещей представляет проблему, обусловленную как размерами личинок, так и большим числом диагностических морфометрических признаков. В связи с этим видовая диагностика тромбикулид, в том числе представителей важного с эпидемиологической точки зрения рода *Leptotrombidium*, не всегда точная. Это объясняет обнаружение новых потенциальных переносчиков, которых ранее идентифицировали неправильно, как в случае *L. deliense* и *L. imphalum*. С другой стороны, вид-переносчик, *Leptotrombidium chiangraiensis*, ранее считавшийся отдельным видом, является синонимом вида *L. imphalum* (Stekolnikov, 2013). В связи с этим необходимо дальнейшие фаунистические и таксономические исследования тромбикулид во Вьетнаме.

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* при одновременном питании личинок тромбикулид. Этот механизм может объяснить зараженность видов тромбикулид, не принадлежащих к роду *Leptotrombidium* (Frances et al., 2000). Таким образом, виды *W. lupella* и *Walchia kritochaeta* могут служить потенциальными переносчиками инфекции. Однако клещи этих видов не были исследованы в лабораторных условиях, и способность их к передаче возбудителя не установлена. По-видимому, клещей из рода *Walchia* можно считать потенциальными переносчиками, как например, виды *W. chinensis*, *W. pacifica* в Китае (Zhan et al., 2013). Из клещей *A. indica*, *Ascoschoengastia audyi*, *B. acuscutellaris*, *L. umbricola*, *S. ligula*, *W. parapacifica*, *W. chinensis*, *Neoschoengastia* sp. выделяли *O. tsutsugamushi* (Кудряшова et al. 1968; Nadchatram & Dohany 1980; Fan et al. 1987; Tanskul et al. 1994; Frances et al. 1999; Châu et al. 2007), однако их роль в передаче возбудителя не доказана. Необходимы дополнительные исследования вида *W. lupella* как потенциального переносчика *O. tsutsugamushi*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Диссертационная работа посвящена изучению краснотелковых клещей, паразитирующих на мелких млекопитающих во Вьетнаме. В результате настоящего исследования фаунистический список тромбикулид Вьетнама был значительно, почти на треть, увеличен. Существующие описания многих видов были сделаны по большей части в 1960-е гг. и нередко имеют существенные недостатки. В ходе выполнения работы были переописаны 18 видов, но несколько видов все еще нуждаются в более подробном описании. Ряд обнаруженных видов может быть новым для науки (*Gahrlepiea* sp., *Leptotrombidium* sp., *Trombiculindus* sp.). Более широкие исследования, проведенные и в других провинциях Вьетнама, приведут к увеличению представленного в работе списка видов клещей сем. Trombiculidae, а также лягут в основу сравнительного исследования видового состава тромбикулид на юге и на севере страны.

Причина слабой изученности свободноживущих стадий – дейтонимф и взрослых клещей заключается в их резком отличии по морфологическим признакам и образу жизни от паразитической личинки. В работе были проанализированы современные молекулярные методы диагностики тромбикулид и нуклеотидные последовательности из баз данных, выделены основные гены, по которым целесообразно проводить видовую идентификацию тромбикулид. Дальнейшие исследования в этом направлении позволят относительно просто определять вид не только по личинке, но и по другим активным стадиям. Из более чем 3000 известных видов тромбикулид лишь для 5–10% имеются описания дейтонимфы и половозрелых клещей. Молекулярно-генетические исследования могут в значительной степени восполнить пробелы в этой области. Кроме того, перспективным представляется филогенетический анализ тромбикулид, основанный на молекулярных признаках.

Для большого числа видов мелких млекопитающих (порядка 50 видов из 112), обитающих на территории Вьетнама, круг паразитирующих на них членистоногих, в том числе тромбикулид, неизвестен. Проведенные исследования позволили значительно увеличить список прокормителей тромбикулид Вьетнама, однако в дальнейшем он будет, по-видимому, существенно расширен. В настоящей работе мы затрагиваем проблему локализации клещей на прокормителях. Продолжением этих исследований должно стать изучение локализации клещей конкретных видов на разных видах животных, на одном виде хозяина из разных географически разобщенных популяций и другие аспекты этой проблемы.

Знание видового состава тромбикулид является основой для дальнейших исследований экологии этой группы клещей. Нами изучена структура комплексов тромбикулид, связанных с разными видами млекопитающих, однако данные получены не для всех точек сбора и не для всех прокормителей. Для более глубокого понимания паразито-хозяйинных отношений тромбикулид с мелкими млекопитающими необходимы дальнейшие исследования. Имеются только фрагментарные данные по экологии отдельных видов тромбикулид, особенно активных постларвальных стадий. Методически эта работа очень сложна, поскольку требует культивирования тромбикулид в лабораторных условиях и/или трудоемкого сбора нимф и взрослых особей в почве в местах обнаружения личинок.

Нами показано влияние определенных параметров мелких млекопитающих (размер тела и образ жизни) на численность и встречаемость на них клещей. Сопоставимые данные получены и для птиц: образ жизни хозяев влияет на численность клещей. Согласно полученным нами данным пол и возраст хозяина не оказывали влияния на зараженность мелких млекопитающих тромбикулидами. Вместе с тем, подобные закономерности выявлены для тромбикулид, паразитирующих на отдельных видах грызунов и рукокрылых. В использованных нами математических моделях учтены многие факторы, но массив данных при довольно большом числе наблюдений может быть недостаточным для выявления вклада определенного фактора. Затрудняет анализ также недостаток сведений об особенностях биологии и экологии мелких млекопитающих – хозяев тромбикулид, в том числе об их сезоне размножения и динамике численности в течение года. Возможно, в разных регионах Вьетнама, характеризующегося большой протяженностью с севера на юг, сезонные колебания численности и состава доминирующих видов тромбикулид имеют характерные особенности. Анализ подобных различий представляется одним из перспективных направлений будущих исследований. Использованные нами математические модели могут быть применены и к другим группам паразитических членистоногих. Интересным представляется сравнение закономерностей паразито-хозяйинных взаимоотношений тромбикулид, паразитирующих только на стадии личинки, и постоянных паразитов мелких млекопитающих (например, волосяных клещей). Показана биотопическая приуроченность некоторых видов тромбикулид, однако в настоящее время невозможно разграничить влияние хозяина и биотопа (состава почвы, ее влажности и т.п.) на численность тромбикулид.

Исследования лихорадки цуцугамуши во Вьетнаме в основном сосредоточены на изучении генетического разнообразия возбудителя в крови больных. Практически нет работ, где проводятся исследования природных очагов лихорадки, переносчиков и резервуаров инфекции. Полученные нами сведения о новых потенциальных переносчиках возбудителя лихорадки цуцугамуши нуждаются в уточнении. Так, необходимы лабораторные исследования трансфазовой и трансвариальной передачи *Orientia tsutsugamushi* этими видами, оценка эффективности их как переносчиков. Не хватает комплексных исследований динамики численности этих видов тромбикулид в очагах и пиков заболеваемости людей лихорадкой цуцугамуши.

Суммируя вышесказанное, можно заключить, что проведенное исследование вносит значительный вклад в познание краснотелковых клещей семейства Trombiculidae Вьетнама. В частности, определен их фаунистический состав, локализация тромбикулид на хозяевах, оценена структура комплексов тромбикулид на разных видах животных, изучено влияние разных факторов на численность клещей на хозяевах, внесен определенный вклад в изучение паразитарной системы лихорадки цуцугамуши. Вместе с тем результаты настоящей работы помимо ответа на поставленные задачи, 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).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абрамов А.В. Насекомоядные млекопитающие Вьетнама (систематика, фауна, зоогеография): автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 2017.
2. Балашов Ю.С. Паразитизм клещей и насекомых на наземных позвоночных. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 2009. 358 с.
3. Балашов Ю.С. Паразито-хозяйинные отношения членистоногих с наземными позвоночными. Л.: Наука, 1982. 318 с.
4. Балашов Ю.С., Дайтер, А.Б. Кровососущие членистоногие и риккетсии. Л.: Наука. Ленингр. отделение, 1973. 249 с.
5. Беклемишев В.Н. Паразитизм членистоногих на наземных позвоночных. II. Основные направления его развития // Мед. паразитол. и паразит. болезни. 1954. Т. 1. С. 3–20.
6. Брегетова Н.Г. Гамазовые клещи (Gamasoidea). Краткий определитель. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 246 с.
7. Гроховская И.М. Кровососущие насекомые и клещи Вьетнама – переносчики болезней человека: автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1967.
8. Гроховская И.М., Хоэ Н.С. Особенности экологии и распространения клещей-краснотелок (Trombiculidae) Вьетнама // Мед. паразитол. и паразитарн. болезни. 1969. Т. 38. С. 72–78.
9. Кудряшова Н.И. Клещи краснотелки (Acariformes, Trombiculidae) восточной Палеарктики. М.: КМК Scientific Press Ltd, 1998. 342 с.
10. Кудряшова Н.И. Типы клещей краснотелок (Trombiculidae) в Зоологическом музее Московского университета // Зоологические исследования. 2004. № 7. 56 с.
11. Кузнецов Г.В. Млекопитающие Вьетнама. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. 420 с.
12. Кузнецов А.Н., Свитич А.А. Практические рекомендации по адаптации российских специалистов к тропическим условиям Вьетнама. Ханой, 2015. 174 с.
13. Кулагин С.М., Тарасевич И.В. Лихорадка цуцугамуши. М.: Медицина, 1972. 232 с.
14. Лавров М.Т. Леса и животный мир демократической республики Вьетнам. М.: Лесная промышленность, 1965. 133 с.
15. Наглов В., Загороднюк И. Статистический анализ приуроченности видов и структуры сообществ // Proceedings of Theriological School. 2006. V. 7. С. 291–300.

16. Песенко Ю. Н. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.
17. Стекольников А.А. Изменчивость и структура вида у клещей-краснотелок (Acariiformes: Trombiculidae): автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 2017.
18. Стекольников А.А. Внутривидовая изменчивость и симпатрия близкородственных видов клещей-краснотелок рода *Hirsutiella* (Acari: Trombiculidae) // Паразитология. Т. 37. №4. С. 69–86.
19. Стекольников А.А. (2004) Изменчивость *Leptotrombidium europaeum* и двух близких к нему новых видов клещей-краснотелок (Acari: Trombiculidae) с Кавказа // Паразитология. Т. 38. №5. С. 388–405.
20. Сунцов В.В., Сунцова Н.И., Фьонг Н.А., 2003. Экологическая характеристика хозяев и переносчиков в очагах чумы Вьетнама // Экологические и эпизоотологические аспекты очаговости чумы во Вьетнаме. Сборник научных трудов сотрудников Российско-Вьетнамского Тропического центра за 1989-2002 гг. М.: ГЕОС, С. 27–32.
21. Тарасевич И.В. Современные представления о риккетсиозах // Клин. микробиол. и антимикроб. химиотер. 2005. Т.7. С. 119-129.
22. Харадов, А. В. Морфологическая изменчивость клещей краснотелок трибы Trombiculini (Acariiformes, Trombiculidae) в Кыргызстане // Наука и новые технологии. 2006. Т. 1. С. 80–88.
23. Шатров А.Б. Возможные эволюционные сценарии у клещей-паразитенгон (Acariiformes: Parasitengona) на основе анатомических особенностей их пищеварительной системы // Паразитология. 2010. Т. 44. №6. С. 557–571.
24. Шатров А.Б. Краснотелковые клещи и их паразитизм на позвоночных животных // Труды зоологического института РАН, Т. 285– СПб: ЗИН РАН, 2000а. – 331 с.
25. Шатров, А. Б. Покоящиеся нимфальные стадии и характер индивидуального развития краснотелковых клещей (Acariiformes: Trombiculidae) // Паразитология. 2000б. Т. 34. № 2. С. 92–101.
26. Шлугер Е.Г., Гроховская, И.М., Нгы, Д.В. и др. Виды подрода *Leptotrombidium* (Acariiformes, Trombiculidae) из Северного Вьетнама // Зоологический журнал. 1960а. Т. 39. №12. С.1790-1801.
27. Шлугер Е.Г., Гроховская, И.М., Нгы, Д.В. и др. Клещи-краснотелки рода *Gahrleri* (Acariiformes, Trombiculidae) из Северного Вьетнама // Энтомологическое обозрение. 1960б. Т. 39б. №2. С.462-476.

28. Шлугер Е.Г., Гроховская, И.М., Нгы, Д.В. и др. Клеши-краснотелки родов *Dolosisia* Oudemans, 1910 и *Traubacarus* Audy et Nadchatram, 1957 (Acariformes, Trombiculidae) из Северного Вьетнама // Энтомологическое обозрение. 1961. Т.40, №2. С.448-453.
29. Шлугер Е.Г., Гроховская, И.М., Нгы, Д.В. и др. Клеши-краснотелки рода *Trombicula* (Acariformes, Trombiculidae) из Демократической Республики Вьетнам // Энтомологическое обозрение. 1963. Т.42. №3. С.691-701.
30. Шлугер Е.Г., Гроховская, И.М., Нгы, Д.В. и др. Фауна клещей-краснотелок (Acariformes, Trombiculidae) Северного Вьетнама // Паразитологический сборник Зоологического ин-та АН СССР. 1960в. Т.19. С. 169–193.
31. Abramov A.V. et al. An annotated checklist of the insectivores (Mammalia, Lipotyphla) of Vietnam // Russian Journal of Theriology. 2013. V. 12. № 2. P. 57–70.
32. Antonovskaia A.A. and Stekolnikov A.A. Redescriptions of ten chigger mite species (Acariformes: Trombiculidae) from Vietnam // Zootaxa. 2021. V. 4969. № 1. P. 1–53.
33. Antonovskaia A.A., Lopatina Y.V., Nguen V.H. The infestation of small mammals in South-Eastern Vietnam with harvest mites // Meditsinskaya Parazitologiya i Parazitarnye Bolezni. 2017. V. 1. № 1. P. 36–43.
34. Arabi J., Judson M.L., Deharveng L., Lourenço W.R., Cruaud C., Hassanin A., 2012. Nucleotide composition of CO1 sequences in Chelicerata (Arthropoda): detecting new mitogenomic rearrangements // Journal of Molecular Evolution. V. 74. № 1–2. P. 81–95.
35. Argaez V., Solano-Zavaleta I., Zúñiga-Vega J.J. Another potential cost of tail autotomy: tail loss may result in high ectoparasite loads in *Sceloporus* lizards // Amphibia-Reptilia. 2018. V. 39. № 2. P. 191–202.
36. Argaez V., Solano-Zavaleta I., Zúñiga-Vega J.J. Do ectoparasites affect survival of three species of lizards of the genus *Sceloporus*? // Zoology. V. 138. № 125723.
37. Arnold, E. N. Mite pockets of lizards, a possible means of reducing damage by ectoparasites // Biological Journal of the Linnean Society. 1986. V. 29. №1. P. 1–21.
38. Asia Köppen Climate Classification Map [Электронный ресурс]. URL: <https://www.plantmaps.com/koppen-climate-classification-map-asia.php> (дата обращения: 31.08.2022)
39. Audy, J. R. Scrub typhus as a study in ecology // Nature. 1947. V. 159. № 4035. P. 295–296.
40. Azima L.H. Detection of *Orientia Tsutsugamushi* in Chiggers and Tissues of Small Mammals Using Polymerase Chain Reactions // The Experiment. 2013. V. 11. №2. P. 683–689.

41. Balakirev A.E., Abramov A.V., Rozhnov V.V. Taxonomic revision of *Niviventer* (Rodentia, Muridae) from Vietnam: A morphological and molecular approach // Russian Journal of Theriology. 2011. V. 10. № 1, P. 1–26.
42. Balakirev, A. E., Abramov, A. V. and Rozhnov, V. V. Revision of the genus *Leopoldamys* (Rodentia, Muridae) as inferred from morphological and molecular data, with a special emphasis on the species composition in continental Indochina // Zootaxa. 2013. V. 3640. № 4, P. 521–549.
43. Barnard K., Krasnov B.R., Goff L., Matthee S. Infracommunity dynamics of chiggers (Trombiculidae) parasitic on a rodent // Parasitology. 2015. V. 142. № 13. P.1605–1611.
44. Benson D.A. GenBank // Nucleic Acids Research. 2004. V. 33. Database issue. P. 34–38.
45. Bhopdhornangkul B., Meeyai A.C., Wongwit W., Limpanont Y., Iamsirithaworn S., Tantrakarnapa K. Non-linear effect of different humidity types on scrub typhus occurrence in endemic provinces, Thailand // Heliyon. 2021. V. 7. № 2, P. e06095.
46. Binh M.D., Truong S.C., Le Thanh D., Ba L.C., Le Van N., Do Nhu B. Identification of Trombiculid Chigger Mites Collected on Rodents from Southern Vietnam and Molecular Detection of Rickettsiaceae Pathogen // The Korean Journal of Parasitology. 2020. V. 58. № 4, P. 445–450.
47. Blaker H. Confidence curves and improved exact confidence intervals for discrete distributions // Canadian Journal of Statistics. 2000. V. 28. № 4, P. 783–798. doi: 10.2307/3315916.
48. Bonell A., Lubell Y., Newton P.N., Crump J.A., Paris D.H. Estimating the burden of scrub typhus: A systematic review // J. Foley, ed. PLOS Neglected Tropical Diseases. 2017. 11№ 9: e0005838.
49. Bonell A., Lubell Y., Newton P.N., Crump J.A., Paris D.H. Estimating the burden of scrub typhus: A systematic review // PLOS Neglected Tropical Diseases. 2017. V. 11. № 9, P. e0005838.
50. Brennan J.M. Endoparasitic chiggers: VI. *Neoschoengastia esorhina* sp. n. (Acarina: Trombiculidae), a second intranasal chigger of birds // The Journal of Parasitology. 1971. V. 57. № 3. P. 666–667.
51. Brennan J.M., Goff M.L., 1977. Keys to the genera of chiggers of the Western Hemisphere (Acarina: Trombiculidae) // Journal of Parasitology. V. 63. № 3. P. 554–566.
52. Brennan J.M., Yunker C.E. Endoparasitic chiggers : III. *Euschoengastia velata*, n. sp. (Acarina), an intradermal parasite of boreal rodents in Montana // Journal of Medical Entomology. 1966. V. 3. № 3–4. P.338–339.

53. Brennan J.M. Endoparasitic chiggers: VI. *Neoschoengastia esorhina* sp. n. (Acarina: Trombiculidae), a second intranasal chigger of birds // *The Journal of Parasitology*. 1971. V. 57. № 3. P. 666–667.
54. Bush A.O., Lafferty K.D., Lotz J.M., Shostak A.W. Parasitology Meets Ecology on Its Own Terms: Margolis et al. Revisited // *The Journal of Parasitology*. 1997. V. 83. № 4. P. 575.
55. Castresana J. Selection of conserved blocks from multiple alignments for their use in phylogenetic analysis // *Molecular Biology and Evolution*. 2000. V. 17. № 4. P. 540–52.
56. Chaisiri K., Stekolnikov A.A., Makepeace B.L., Morand S. A revised checklist of chigger mites (Acari: Trombiculidae) from Thailand, with the description of three new species // *Journal of Medical Entomology*. 2016. V. 53. № 2. P.321–342.
57. Chaisiri K., Cosson J.-F., Morand S. Infection of Rodents by *Orientia tsutsugamushi*, the Agent of Scrub Typhus in Relation to Land Use in Thailand // *Tropical Medicine and Infectious Disease*. 2017. V. 2. № 4, P.53.
58. Chattopadhyay S., Richards A.L. Scrub typhus vaccines // *Human Vaccines*. 2007. V. 3. № 3. P.47–54.
59. Châu N.V. Khu hệ Mò – họ Trombiculidae (Acariformes) ở Việt Nam. Hà Nội, 1994. 206 tr.
60. Châu N.V. Bảng Định Loại Mò (Trombiculidae). [Электронный ресурс]. URL: http://220.231.117.26/CD_Kysinhtrung_K61/Text/Phan%204%20-%20Bang%20DL-DVCD-Y%20Hoc/Mot%20so%20Bang%20DL%20-%20DVCD/DLmo1.htm (дата обращения 2.10.2020)
61. Châu N.V., Hiền Đ.S., Văn N.T., Động Vật chí Việt Nam. Fauna of Vietnam. Trombiculidae - Acarina. Siphonaptera. Hà Nội, 2007. P.114-182.
62. Chau N. Van Three new chigger species (Acariformes: Trombiculidae) collected on mammal, bird and reptile from Vietnam // *Tạp Chí Sinh Học*. 2005. V. 27. № 2. P. 8–15.
63. Clopton R.E., Gold R.E. Distribution and Seasonal and Diurnal Activity Patterns of *Eutrombicula alfreddugesi* (Acari, Trombiculidae) in a Forest Edge Ecosystem // *Journal of Medical Entomology*. 1993. V. 30. № 1. P. 47–53.
64. Coleman R.E. et al. Occurrence of *Orientia tsutsugamushi* in small mammals from Thailand // *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*. 2003. V. 69. № 5. P. 519–524.
65. Collins R.A., Cruickshank R.H. The seven deadly sins of DNA barcoding // *Molecular Ecology Resources*. 2013. V. 13. № 6. P. 969–975.

66. Cosson J.F., Galan M., Bard E., Razzauti M., Bernard M., Morand S., Brouat C., Dalecky A., Bâ K., Charbonnel N., Vayssier-Taussat M. Detection of *Orientia* sp. DNA in rodents from Asia, West Africa and Europe // *Parasites & Vectors*. 2015. V. 8. № 1. P. 172.
67. Cruickshank R.H. Molecular markers for the phylogenetics of mites and ticks // *Systematic and Applied Acarology*. 2002. V. 7. P. 3–14.
68. Curtis J.L., Baird T.A. Within-population Variation in Free-Living Adult and Ectoparasitic Larval Trombiculid Mites on Collared Lizards // *Herpetologica*. 2008. V. 64. № 2. P. 189–199.
69. Daniel M. The bionomics and developmental cycle of some chiggers (Acariformes, Trombiculidae) in the Slovak carpathians // *Ceskoslovenska Parasitologie*. 1961. V. 8. № 1948. P.31–118.
70. Daniel M., Stekolnikov A.A. New data on chigger mites of the subfamily Leeuwenhoekiiinae (Acari: Trombiculidae) parasitizing bats in Cuba // *Acarina*. 2002. V. 10. № 2. P. 149–154.
71. Daniel M. Some questions of the dispersal of adult trombiculid mites in the soil, *Acarologia*. 1965. V. 7. № 3. P. 527–531.
72. Daniel M., Stekolnikov A.A. Chigger Mites (Acari: Trombiculidae) From Makalu Region in Nepal Himalaya, With a Description of Three New Species // *Journal of Medical Entomology*. 2009. V. 46. № 4. P. 753–765.
73. Đạt Đ.T., Châu, N.V. Các loài ngoại ký sinh (Ectoparasites) ở Tây Nguyên và vai trò dịch tễ của chúng. Hà Nội: Nhà Xuất Bản y Học, 2007. p. 262.
74. Upham, N. Mammal Diversity Database (Version 1.7) [Data set]. [Электронный ресурс]. URL: <https://zenodo.org/record/6407053> (дата обращения 21.12.2021).
75. Deller J.J., Russel P.K. An Analysis of Fevers of Unknown Origin in American Soldiers in Vietnam, *Annals of Internal Medicine*. 1967. V. 66. № 6. P. 1129.
76. Dietsch T.V. Seasonal Variation of Infestation By Ectoparasitic Chigger Mite Larvae (Acarina: Trombiculidae) on Resident and Migratory Birds in Coffee Agroecosystems of Chiapas, Mexico // *Journal of Parasitology*. 2005. V. 91. № 6. P. 1294–1303.
77. Dietsch T.V. A relationship between avian foraging behavior and infestation by trombiculid larvae (Acari) in Chiapas, Mexico // *Biotropica*. 2008. V. 40. № 2. P. 196–202. doi: 10.1111/j.1744-7429.2007.00370.x.
78. Domrow R., 1962a. Four new species of *Laurentella* from S.E. Asia (Acarina, Trombiculidae) // *Acarologia*. V. 4. № 4. P. 586–594.

79. Domrow R., 1962b. Seven new Oriental-Australian chiggers (Acrina, Trombiculidae) // *Treubia*. V. 26. № 1. P. 39–56.
80. Domrow R., 1962c. The Genus *Schoutedenichia* in SE Asia (Acarina, Trombiculidae) // *Acarologia*. V. 4. № 3. P. 357-361.
81. Domrow R., Nadchatram M. Three new species of *Doloesia* from S. E. Asia (Acarina, Trombiculidae) // *Acarologia*. 1962. V. 4. № 4. P. 577–585.
82. Dong W.G., Guo, X.G., Men, X.Y. Diversity of chigger mites on small mammals in the surrounding areas of Erhai Lake in Yunnan, China // *Acta Entomologica Sinica*. 2008. V. 51. № 12. P. 1279-1288.
83. Dorai-Raj S. binom: Binomial Confidence Intervals For Several Parameterizations. 2014. <https://CRAN.R-project.org/package=binom>.
84. Dukier W. J. et al. (2021) Vietnam, *Encyclopedia Britannica*. Available at: <https://www.britannica.com/place/Vietnam>.
85. Duong V., Mai T.T., Blasdell K. et al. Molecular epidemiology of *Orientia tsutsugamushi* in Cambodia and Central Vietnam reveals a broad region-wide genetic diversity // *Infection, Genetics and Evolution*. 2013. 15. P.35-42.
86. Ehounoud C.B., Fenollar F., Dahmani M., NGuessan J.D., Raoult D., Mediannikov O., 2017. Bacterial arthropod-borne diseases in West Africa // *Acta Tropica*. V. 171. Issue 3. P. 124–137.
87. Elliott I. et al. (2019) Scrub typhus ecology: A systematic review of *Orientia* in vectors and hosts, *Parasites and Vectors* // *BioMed Central*. V. 12. № 1. P. 1–36.
88. Elliott I. et al. (2021) *Orientia tsutsugamushi* dynamics in vectors and hosts: ecology and risk factors for foci of scrub typhus transmission in northern Thailand // *Parasites & Vectors*. V. 14. № 1. P. 540.
89. Espino Del Castillo A., Paredes-León R. and Morales-Malacara J. B. (2011) Presence of intradermal chigger mite *Hannemania hylae* (Ewing, 1925) (Acari: Leeuwenhoekiidae) in the troglophile frog *Eleutherodactylus longipes* (Anura: Brachycephalidae) at Los Riscos Cave, Queretaro, Mexico // *International Journal of Acarology*. V. 37. № 5. P. 427–440.
90. Felska M., Małkol J. and Shatrov A. B. (2020) Stylostome formation by parasitic larvae of *Allothrombium fuliginosum* (Trombidiformes: Trombidiidae): morphology of feeding tubes and factors affecting their size // *Experimental and Applied Acarology*. V. 82. № 3. P. 359–378.
91. Fernandes S., Kulkarni, S.M., 2003. Studies on the trombiculid mite fauna of India // *Rec. zool. Surv. India, Occ. № 212*. P. 1–539.

92. Foley J., Branston T., Woods L., Clifford D., 2013. Severe ulceronecrotic dermatitis associated with mite infestation in the critically endangered amargosa vole (*Microtus californicus scirpensis*) // *Journal of Parasitology*. V. 99. № 4. P. 595–598.
93. Frances S., Watcharapichat P., Phulsuksombati D., Tanskul P. Transmission of *Orientia tsutsugamushi*, the aetiological agent for scrub typhus, to co-feeding mites // *Parasitology*. 2000. № 120. P. 601–607.
94. Frances S., Watcharapichat P., Phulsuksombati D. Vertical Transmission of *Orientia tsutsugamushi* in Two Lines of Naturally Infected *Leptotrombidium deliense* (Acari: Trombiculidae) // *Journal of Medical Entomology*. 2001. V. 38. № 1. P. 17–21
95. Frances S.P., Watcharapichat P., Phulsuksombati D., Tanskul P., Linthicum K.J. Seasonal occurrence of *Leptotrombidium deliense* (Acari: Trombiculidae) attached to sentinel rodents in an orchard near Bangkok, Thailand // *Journal of Medical Entomology*. 1999. 36№ 6, P.869–874.
96. Frances S.P., Watcharapichat, P., Phulsuksombati, D., Development and persistence of antibodies to *Orientia tsutsugamushi* in the roof rat, *Rattus rattus* and laboratory mice following attachment of naturally infected *Leptotrombidium deliense* // *Acta Tropica*. 2000. 77. P. 279–285.
97. Garrido M., Adler V.H., Pnini M., Abramsky Z., Krasnov B.R., Gutman R., Kronfeld-Schor N., Hawlena H. Time budget, oxygen consumption and body mass responses to parasites in juvenile and adult wild rodents // *Parasites & Vectors*. 2016. V. 9. № 1. P. 120.
98. Gentry I.W., Yueh, C.S., Wah, P.O. Preliminary observations on *Leptotrombidium (Leptotrombidium) akamushi* and *Leptotrombidium (Leptotrombidium) deliensis* in their natural habitat in Malaya (Acarina: Trombiculidae) // *American Journal of Hygiene*. 1963. V. 78. № 2, P. 181–190.
99. Goff M.L., Loomis R.B., Welbourn W.C., Wrenn W.J. A glossary of chigger terminology (Acari: Trombiculidae) // *Journal of Medical Entomology*. 1982. 19. № 3. P. 221–238.
100. Goksu K., Wharton G.W., Yunker C.E. Variation in populations of laboratory-reared *Trombicula (Leptotrombidium) akamushi* (Acarina: Trombiculidae) // *Acarologia*. 1960. V. 2. № 2. P. 199–209.
101. Guindon S., Dufayard J.F., Lefort V., Anisimova M., Hordijk W., Gascuel O. New Algorithms and Methods to Estimate Maximum-Likelihood Phylogenies: Assessing the Performance of PhyML 3.0 // *Systematic Biology*. 2010. V. 59. № 3. P. 307–321.
102. Hadi T.R., Carney, W.P. Two New Trombiculid Mites from Mammals of South Vietnam, With Locality Records for Six Additional Species (Acarina: Trombiculidae) // *Journal of Medical Entomology*. 1977. V. 14. № 4. P.455–460.

103. Hamaguchi S., Cuong N.C., Tra D.T., Doan Y.H., Shimizu K., Tuan N.Q., Yoshida L.M., Mai le Q., Duc-Anh D., Ando S., Arikawa J., Parry C.M., Ariyoshi K., Thuy P.T. Clinical and epidemiological characteristics of scrub typhus and murine typhus among hospitalized patients with acute undifferentiated fever in Northern Vietnam // *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*. 2015. V. 92. № 5. P. 972–978.
104. Hastriter M.W., Kelly D.J., Chan T.C. Evaluation of *Leptotrombidium (Leptotrombidium) fletcheri* (Acari: Trombiculidae) as a potential vector of *Ehrlichia sennetsu* // *Journal of Medical Entomology*. 1987. V. 24. № 5. P. 542–546.
105. Hendershot E.F., Sexton, D.J. Scrub typhus and rickettsial diseases in international travelers: A review // *Current Infectious Disease Reports*. 2009. V. 11. № 1. P. 66–72.
106. Hillis D.M., Bull J.J., 1993. An empirical test of bootstrapping as a method for assessing confidence in phylogenetic analysis // *Systematic Biology*. V. 42. Issue 2. P. 182–192.
107. Hoffmann S., Horak I.G., Bennett N.C., Lutermann H. Evidence for interspecific interactions in the ectoparasite infracommunity of a wild mammal // *Parasites & Vectors*. 2016. V. 9. № 1, P. 1–11.
108. Horton, K.C., Jiang J., Maina A., Dueger E., Zayed A., Ahmed A.A., Pimentel G., Richards A.L. Evidence of *Rickettsia* and *Orientia* Infections Among Abattoir Workers in Djibouti // *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*. 2016. V. 95. № 2. P. 462–465.
109. Hotta K., Pham H.T., Hoang H.T, Trang TC, Vu TN, Ung TT, Shimizu K, Arikawa J, Yamada A1, Nguyen HT, Nguyen HL, Le MT, Hayasaka D. Prevalence and Phylogenetic Analysis of *Orientia tsutsugamushi* in Small Mammals in Hanoi, Vietnam // *Vector-Borne and Zoonotic Diseases*. 2016. V. 16. № 2. P. 96–102.
110. Jackson L.N., Bateman H.L. Differing ectoparasite loads, sexual modes, and abundances of whiptail lizards from native and non-native habitats // *Herpetological Conservation and Biology*. 2018. V. 13. № 1. P. 294–301.
111. Jamil M., Hussain M., Lyngdoh M., Sharma S., Barman B., Bhattacharya P.K. Scrub typhus meningoencephalitis, a diagnostic challenge for clinicians: A hospital based study from North-East India // *Journal of Neurosciences in Rural Practice*. 2015. V. 6. № 4. P. 488.
112. Jeong Y.J., Kim S., Wook Y.D., Lee J.W., Kim K.I., Lee S.H. Scrub Typhus: Clinical, Pathologic, and Imaging Findings // *RadioGraphics*. 2007. V. 27. № 1. P. 161–172.
113. Jiang J., Richards A. Scrub Typhus: No Longer Restricted to the Tsutsugamushi Triangle // *Tropical Medicine and Infectious Disease*. 2018. V. 3. № 1, P. 11.

114. Kadosaka T., Kimura E., Electron Microscopic Observations of *Orientia tsutsugamushi* in Salivary Gland Cells of Naturally Infected *Leptotrombidium pallidum* Larvae during Feeding // Microbiology and Immunology. 2003. V. 47. № 10. P.727–733.
115. Kadosaka T., Fujiwara M., Kimura E., Kaneko K. Hybridization experiments using 3 species of the scrub typhus vectors, *Leptotrombidium akamushi*, *L. deliense* and *L. fletcheri* // Jpn. J. Sanit. Zool. 1994. V. 45. № 1. P. 37–42.
116. Kala D., Gupta S., Nagraik R., Verma V., Thakur A., Kaushal A. Diagnosis of scrub typhus: recent advancements and challenges // 3 Biotech. 2020. V. 10. № 9. P. 396.
117. Kaluz S., Hung N.M., Capek M., Literak I. Two new species and new records of chiggers (Acari: Leeuwenhoekiidae, Trombiculidae) from birds in Vietnam // Zootaxa. 2016. V. 4061. № 5, P. 483–503.
118. Kelly D.J., Fuerst, P.A., Ching, W.M., Richards, A.L. Scrub Typhus: The Geographic Distribution of Phenotypic and Genotypic Variants of *Orientia tsutsugamushi* // Clinical Infectious Diseases. 2009. V. 48. №3. P. S203–S230.
119. Kim G., Ha N.Y., Min C.K., Kim H.I., Yen N.T., Lee K.H., Oh I. Kang J.S, Choi M.S., Kim I.S., Cho N.H. Diversification of *Orientia tsutsugamushi* genotypes by intragenic recombination and their potential expansion in endemic areas // PLoS Neglected Tropical Diseases. 2017. V. 11. № 3. P. 1–21.
120. Kimura M. A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences // Journal of Molecular Evolution. 1980. V. 16. № 2. P. 111–120.
121. Klaschka, J. BlakerCI: Blakers Binomial and Poisson Confidence Limits. R package version 1.0-6. 2019. <https://CRAN.R-project.org/package=BlakerCI>.
122. Klukowski M., Nelson C. E. Ectoparasite loads in free-ranging northern fence lizards, *Sceloporus undulatus hyacinthinus*: effects of testosterone and sex // Behavioral Ecology and Sociobiology. 2001. V. 49. № 4. P. 289–295.
123. Kocher C., Jiang J., Morrison A.C., Castillo R., Leguia M., Loyola S., Ampuero J.S., Cespedes M., Halsey E.S., Bausch D.G., Richards A.L. Serologic Evidence of Scrub Typhus in the Peruvian Amazon // Emerging Infectious Diseases. 2017. V. 23. № 8. P. 1389–1391.
124. Korkusol A., Takhampunya R., Monkanna T., Khlaimanee N., Evans E., Richardson J. Development of a molecular taxonomic key for the identification of scrub typhus vectors. mites within the genus *Leptotrombidium*. // The 59th Annual Meeting of American Society of Tropical Medicine and Hygiene. 2010. P. 61.

125. Kramme S., An le V, Khoa ND, Trin le V, Tannich E, Rybniker J, Fleischer B, Drosten C, Panning M. *Orientia tsutsugamushi* bacteremia and cytokine levels in Vietnamese scrub typhus patients // Journal of Clinical Microbiology. 2009. V. 47. № 3. P. 586–589.
126. Krasnov B.R., Bordes F., Khokhlova I.S., Morand S. Gender-biased parasitism in small mammals: patterns, mechanisms, consequences // Mammalia. 2012. V. 76. № 1. P. 1–13.
127. Kumar S., Stecher G., Tamura K., MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 7.0 for Bigger Datasets // Molecular biology and evolution. 2016. V. 33. № 7. P. 1870–1874.
128. Kumlert R., Chaisiri K., Anantatat T., Stekolnikov A.A., Morand S., Prasartvit A., Makepeace B.L., Sungvornyothin S., Paris D.H. Autofluorescence microscopy for paired-matched morphological and molecular identification of individual chigger mites (Acari: Trombiculidae), the vectors of scrub typhus // PLOS ONE. 2018. V. 13. № 3, P. e0193163.
129. Kuo C.C., Wang, H.C., Huang, C.L. Variation within and among host species in engorgement of larval trombiculid mites // Parasitology. 2011. V. 138. № 3. P. 344–353.
130. Kuo C.C., Wang H.C., Huang C.L. The potential effect of exotic Pacific rats *Rattus exulans* on vectors of scrub typhus // Journal of Applied Ecology. 2011. V. 48. № 1. P. 192–198.
131. Lakshana P. A new species of trombiculid mite infesting scorpions in Thailand (Acarina, Trombiculidae) // Journal of Medical Entomology. 1966. V. 3. № 3–4. P. 258–260.
132. Lan Anh L.T., Minh N.V., Toàn T.V., Thanh Nga B.T., Cường V.V. Cloning and expression of determinant region of 56 Kda type-specific antigen of *Orientia tsutsugamushi* in *Escherichia coli* // Tạp chí Khoa học và Công nghệ nhiệt đới. 2017. V. 11. № 13. P. 67–74.
133. Lan Anh L.T., Cường V.V., Toàn T.V., Hong Nhung T.H., Van Anh L.T., Thuy C.T.T., Ha Giang P.T., Tnhanh Nga B.T., Lan Anh B.T., Chau N.V. Detection Of DNA Of *Rickettsia* And *Orientia tsutsugamushi* In Rodents And Ectoparasites In Ha Giang Province // Tạp chí Công nghệ Sinh học. 2020. V. 18. № 3. P. 543–552.
134. Le Viet N., Laroche M., Thi Pham H.L., Viet N.L., Mediannikov O., Raoult D., Parola P. Use of eschar swabbing for the molecular diagnosis and genotyping of *Orientia tsutsugamushi* causing scrub typhus in Quang Nam province, Vietnam // PLoS Neglected Tropical Diseases. 2017. V. 11. № 2. P. 1–16.
135. Lee S.H., Lee, Y.S., Lee, I.Y. et al. Monthly Occurrence of Vectors and Reservoir Rodents of Scrub Typhus in an Endemic Area of Jeollanam-do, Korea // Korean Journal of Parasitology. 2012. V. 50. № 4. P.327-331.

136. Lefort V., Longueville J.-E., Gascuel O. SMS: Smart Model Selection in PhyML // *Molecular Biology and Evolution*. 2017. V. 34. № 9. P. 2422–2424.
137. Lehmitz R., Decker P. The nuclear 28S gene fragment D3 as species marker in oribatid mites (Acari, Oribatida) from German peatlands // *Experimental and Applied Acarology*. 2017. V. 71. № 3. P. 259–276.
138. Lerdthusnee K., Khlaimanee N., Monkanna T. et al. Efficiency of *Leptotrombidium* chiggers (Acari: Trombiculidae) at transmitting *Orientia tsutsugamushi* to laboratory mice // *Journal of medical entomology*. 2002. 39. P.521–525.
139. Lerdthusnee K., Khuntirat B., Leepitakrat W. Scrub typhus: vector competence of *Leptotrombidium chiangraiensis* chiggers and transmission efficacy and isolation of *Orientia tsutsugamushi* // *Annals of the New York Academy of Sciences*. 2003. V. 990. P.25–35.
140. Le-Viet N., Le V.N., Chung H., Phan D.T., Phan Q.D., Cao T.V., Abat C., Raoult D., Parola P. Prospective case-control analysis of the aetiologies of acute undifferentiated fever in Vietnam // *Emerging Microbes & Infections*. 2019. V. 8. № 1. P. 339–352.
141. Li J., Wang D., Chen X. Trombiculid mites of China. Studies on vector and pathogen of tsutsugamushi disease. Guangzhou: Guangdong Science and Technology Press, 1997. 570 p.
142. Lin, J. et al. The effects of mite parasitism on the reproduction and survival of the Taiwan field mice (*Apodemus semotus*) // *Zoological Studies*. 2014. V. 53. № 79. P. 1–11.
143. Dhimal M., Dumre S.P., Sharma G.N., Khanal P., Ranabhat K., Shah L.P., Lal B.K., Jha R., Upadhyaya B.P., Acharya B., Shrestha S.K.. An outbreak investigation of scrub typhus in Nepal: confirmation of local transmission // *BMC infectious diseases*. 2021. V. 21. № 1. P. 1–11.
144. Panda S., Swain S.K., Sarangi R. An epidemiological outbreak of scrub typhus caused by *Orientia tsutsugamushi* – A comprehensive review // *Journal of Applied Biology and Biotechnology*. 2022. V. 10. № 5. P. 76–83.
145. Lindquist E.E., Krantz G.W., Walter D.E., Classification / A Manual of Acarology. Krantz G.W. Walter D.E. (Eds). 2009. Texas Tech University Press. P. 97–103.
146. Lis J.A., Lis B., Ziaja D.J. In BOLD we trust? A commentary on the reliability of specimen identification for DNA barcoding: A case study on burrower bugs (Hemiptera: Heteroptera: Cydnidae) // *Zootaxa*. 2016. V. 4114. Issue 1. P. 83–86.
147. Low V.L., Tan T.K., Khoo J.J., Lim F.S., AbuBakar S. An overview of rickettsiae in Southeast Asia: Vector-animal-human interface // *Acta Tropica*. 2020. V. 202. P. 105282.

148. Luce-Fedrow A., Lehman M.L., Kelly D.J., Mullins K., Maina A.N., Stewart R.L., Ge H., John H.S., Jiang J., Richards A.L. A Review of Scrub Typhus (*Orientia tsutsugamushi* and Related Organisms): Then, Now, and Tomorrow // *Tropical Medicine and Infectious Disease*. 2018. 3№ 1. P.8.
149. Luong T.M. Актуальные проблемы трансмиссивных болезней во Вьетнаме // Сборник Трудов VIII Всероссийской научно-практической конференции с международным участием «Молекулярная Диагностика-2014». М., 2014. С. 533.
150. Lv J., Wu S., Zhang Y., Chen Y., Feng C., Yuan X., Jia G., Deng J., Wang C., Wang Q., Mei L. Assessment of four DNA fragments (COI, 16S rDNA, ITS2, 12S rDNA) for species identification of the Ixodida (Acari: Ixodida) // *Parasites and Vectors*. 2014. V. 7. № 1. P. 1–11.
151. Maina A.N., Farris C.M., Odhiambo A., Jiang J., Laktabai J., Armstrong J., Holland T., Richards A.L., O'Meara W.P.Q. Fever, Scrub Typhus, and Rickettsial Diseases in Children, Kenya, 2011–2012 // *Emerging Infectious Diseases*. 2016. V. 22. № 5. P. 883–886.
152. Małkol J., Cichocki J., Felska M., Kłosińska A., Łaydanowicz J., Łupicki D., Gabryś G. A New Data on Biology and Taxonomy of *Neotrombicula inopinata* (Oudemans, 1909) and *Leptotrombidium rassicum* (Oudemans, 1902) (Acari: Actinotrichida: Trombiculidae) // *Annales Zoologici*. 2010. V. 60. № 3. P. 419–427.
153. Matthee S., Stekolnikov A.A., van der Mescht L., Froeschke G., Morand S. The diversity and distribution of chigger mites associated with rodents in the South African savanna // *Parasitology*. 2020. V. 147. № 9. P. 1038–1047.
154. Minh N.V., Tinh N.V., Hà Giang P.T., Toàn T.V., Linh D.T., Cường V.V. Molecular Characterization Of *Orientia tsutsugamushi* Causing Scrub Typhus In Some Northern Provinces // *Tạp chí Khoa học và Công nghệ nhiệt đới*. 2017. V. 11 № 13. P. 59–66.
155. Misumi H., Takahashi M., Urakami H., Matsumoto I. Distributions of infective spots composed of unfed larvae infected with *Orientia tsutsugamushi* in *Leptotrombidium* mites and their annual fluctuations on the soil surface in an endemic area of tsutsugamushi disease (Acari: Trombiculidae) // *Medical Entomology and Zoology*. 2002. 53№ 4, P. 227–247. doi: 10.7601/mez.53.227.
156. Mohr, C. O. Relation of Ectoparasite Load to Host Size and Standard Range // *The Journal of Parasitology*. 1961. V. 47. № 6. P. 978–984.
157. Moniuszko H., Shatrov A.B., Małkol J. Description of active post-larval forms of *Neotrombicula vulgaris* (Schluger, 1955) (Prostigmata: Trombiculidae), with notes on biology and ecology of the species // *Annales Zoologici*. 2017. V. 67. № 2. P. 243–251.

158. Moniuszko H., Zalesny G., Mąkol J. Host-associated differences in morphometric traits of parasitic larvae *Hirsutiella zachvatkini* (Actinotrichida: Trombiculidae) // Experimental and Applied Acarology. V. 67. № 1. P. 123–133.
159. Moniuszko, H. and Mąkol, J. (2016) Host-parasite association in trombiculid mites (Actinotrichida: Trombiculidae) of temperate zone - The case of *Hirsutiella zachvatkini* (Schluger, 1948); Are we dealing with prolonged contact with the host? // Parasites and Vectors. V. 9. № 1. P. 1–9.
160. Musser, G.G., Lunde, D.P., Son, N.T. Description of a New Genus and Species of Rodent (Murinae, Muridae, Rodentia) from the Tower Karst Region of Northeastern Vietnam // American Museum Novitates. 2006. V. 3517. P. 1–41.
161. Nadchatram M., Traub R. Three new species of *Leptotrombidium* (*Lorillatum*) from Southeast Asia (Acarina, Trombiculidae) // Journal of Medical Entomology. 1964. V. 1. № 3. P. 268–276.
162. Nadchatram M. A review of intranasal chiggers with descriptions of twelve species from East New Guinea (Acarina, Trombiculidae) // Journal of Medical Entomology. 1970. V. 7. № 1. P. 1–29.
163. Nadchatram M. The genus *Iguanacarus*, new status (Acari: Prostigmata: Trombiculidae), with description of a new species from the tracheae of amphibious sea snakes // Journal of Medical Entomology. 1980. V. 17. № 6. P. 529–532.
164. Nadchatram, M. Correlation of habitat, environment and color of chiggers, and their potential significance in the epidemiology of scrub typhus in Malaya (Prostigmata: Trombiculidae) // Journal of Medical Entomology. 1970. V. 7. № 2. P. 131–144.
165. Nadchatram M. A review of endoparasitic acarines of Malaysia with special reference to novel endoparasitism of mites in amphibious sea snakes and supplementary notes on ecology of chiggers // Tropical biomedicine. 2006. V. 23. № 1. P. 1–22.
166. Nadjm B., Thuy P.T., Trang V.D., Ha le D., Kinh N.V., Wertheim H.F. Scrub typhus in the northern provinces of Vietnam: An observational study of admissions to a national referral hospital // Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene. 2014. V. 108. № 11. P.739–740.
167. Neal T.J., Barnett, H.C. The Life Cycle of the Scrub Typhus Chigger Mite, *Trombicula akamushi* // Annals of the Entomological Society of America. 1961. V. 54. № 2. P.196–203.
168. Nguyen H.L., Pham H.T., Nguyen T.V., Hoang P.V., Le M.T., Takemura T., Hasebe F., Hayasaka D., Yamada A., Hotta K. The genotypes of *Orientia tsutsugamushi*, identified in scrub typhus patients in northern Vietnam // Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene. 2017. V. 111. № 3. P.137–139.

169. Nguyễn V.M. Đa Dạng Di Truyền của *Orientia tsutsugamushi* gây bệnh sốt mò tại một số tỉnh phía bắc. Genotype diversity of *Orientia tsutsugamushi* in scrub typhus patients in the north Vietnam provinces // Infection, genetics and evolution: journal of molecular epidemiology and evolutionary genetics in infectious diseases. 2017. V. 36.
170. Nielsen D.H., Robbins R.G., Rueda L.M. Annotated world checklist of the Trombiculidae and Leeuwenhoekiidae (1758–2021) (Acari: Trombiculoidea), with notes on nomenclature, taxonomy, and distribution // Zootaxa. 2021. V. 4967. № 1. P. 1–243.
171. Oksanen J., Simpson G.L., Blanchet F.G., Kindt R. et al. vegan: Community Ecology Package. R package version 2.6-2. 2022. URL: <https://CRAN.R-project.org/package=vegan> (дата обращения 1.08.2022)
172. Pagès M., Bazin E., Galan M., Chaval Y., Claude J., Herbreteau V., Michaux J., Piry S., Morand S., Cosson J.F. Cytonuclear discordance among Southeast Asian black rats (*Rattus rattus* complex) // Molecular Ecology. 2013. V. 22. № 4. P. 1019–1034.
173. Paris D.H., Shelite T.R., Day N.P., Walker D.H. Review article: Unresolved problems related to scrub typhus: A seriously neglected life-threatening disease // American Journal of Tropical Medicine and Hygiene. 2013. V. 89. № 2. P.301–307.
174. Park S.W., Ha N.Y., Ryu B., Bang J.H., Song H., et al. Urbanization of scrub typhus disease in South Korea // PLOS Neglected Tropical Diseases. 2015. V. 9. № 5. P. e0003814.
175. Parola P., Raoult D. Tropical rickettsioses // Clinics in Dermatology. 2006. V. 24. № 3. P. 191–200.
176. Peña C. G., Castañeda G. Infestation by chigger mites in two lizard species from a dune habitat of Northern Mexico // The Texas Journal of Science. 2007. V. 59. № 1. P. 23–32.
177. Peng P.Y., Guo X.G., Ren T.G., Song W.Y. Faunal analysis of chigger mites (Acari: Prostigmata) on small mammals in Yunnan province, southwest China // Parasitology Research. 2015. V. 114. № 8. P. 2815–2833.
178. Pepato A.R., da Rocha C.E., Dunlop J.A. Phylogenetic position of the acariform mites: sensitivity to homology assessment under total evidence // BMC Evolutionary Biology. 2010. V. 10. P. 1–23.
179. Pešić V., Asadi M., Cimpean M., Dabert M., Esen Y., et al. Six species in one: evidence of cryptic speciation in the *Hygrobatas fluviatilis* complex (Acariformes, Hydrachnidia, Hygrobatidae) // Systematic and Applied Acarology. 2017. V. 22. Issue 9. P. 1327–1337.
180. Phasomkusolsil S., Tanskul P., Ratanatham S., Watcharapichat P., Phulsuksombati D., Frances S.P., Lerdthusnee K., Linthicum K.J. Influence of *Orientia tsutsugamushi* Infection on the Developmental

- Biology of *Leptotrombidium imphalum* and *Leptotrombidium chiangraiensis* (Acari: Trombiculidae) // Journal of Medical Entomology. 2012. V. 49. № 6. P.1270–1275.
181. Phasomkusolsil S., Tanskul P., Ratanatham S. et al. Transstadial and transovarial transmission of *Orientia tsutsugamushi* in *Leptotrombidium imphalum* and *Leptotrombidium chiangraiensis* (Acari: Trombiculidae) // Journal of Medical Entomology. 2009. 46№ 6. P.1442-1445.
182. Pollock N.B., John-Alder H.B. Sex- and Age-Specific Effects are Superimposed on Seasonal Variation in Mite Parasitism in Eastern Fence Lizards (*Sceloporus undulatus*) // Journal of Herpetology. 2020. V. 54. № 3.
183. Puillandre N., Lambert A, Brouillet S, Achaz G. ABGD, Automatic Barcode Gap Discovery for primary species delimitation // Molecular Ecology. 2012. V. 21. № 8. P.1864–1877.
184. R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2021. [Электронный ресурс] URL <https://www.R-project.org/>.
185. Ranwez V., Harispe S., Delsuc F., Douzery E.J. MACSE: Multiple Alignment of Coding Sequences accounting for frameshifts and stop codons // PLOS One. 2011. V. 6. № 9. P. e22594.
186. Rapmund G., Upham R.W. Jr, Kundin W.D., Manikumar C., Chan T.C. Transovarial development of scrub typhus rickettsiae in a colony of vector mites // Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene. 1969. V. 63. № 2. P.251–258.
187. Ree H.I., Lee I.Y., Cho M.K. Study on vector mites of tsutsugamushi disease in Cheju Остров, Korea // Korean Journal of Parasitology, 1992. 30№ 4. P.341–348.
188. Ree, H.-I., Lee H.S., Lee I.Y., Yoshida Y. Epidemiological studies on host animals of tsutsugamushi disease in Korea // The Korean journal of parasitology. 1991. V. 29. № 2. P. 181–188.
189. Reiczigel J, Marozzi M, Fabian I, Rozsa L. Biostatistics for parasitologists – a primer to Quantitative Parasitology // Trends in Parasitology. 2019. V. 35. № 4. P. 277-281.
190. Richards A.L., Jiang, J. Scrub Typhus: Historic Perspective and Current Status of the Worldwide Presence of *Orientia* Species // Tropical Medicine and Infectious Disease. 2020. V. 5. № 2. P. 49.
191. Roberts L.W., Robinson D.M., Rapmund G., Walker J.S., Gan E., Ram S. Distribution of *Rickettsia tsutsugamushi* in organs of *Leptotrombidium (Leptotrombidium) fletcheri* (Prostigmata: Trombiculidae) // Journal of Medical Entomology. 1975. V. 12. № 3. P. 345–348.
192. Roberts L.W., Rapmund G., Cadigan F.C. Sex ratios in *Rickettsia tsutsugamushi*-infected and noninfected colonies of *Leptotrombidium* (Acari: Trombiculidae) // Journal of Medical Entomology. 1977. V. 14. № 1. P. 89–92.

193. Rodkvamtook W., Gaywee J., Kanjanavanit S., Ruangareerate T., Richards A.L., Sangjun N., Jeamwattanalert P., Sirisopana N. Scrub Typhus Outbreak, Northern Thailand, 2006–2007 // *Emerging Infectious Diseases*. 2013. V. 19. № 5. P. 774–777.
194. Ronquist F., Teslenko M., Van Der Mark P., Ayres D.L., Darling A., et al. MrBayes 3.2: Efficient bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space // *Systematic Biology*. 2012. V. 61. № 3. P. 539–542.
195. Rózsa L., Reiczigel J., Majoros G. Quantifying parasites in samples of hosts // *The Journal of parasitology*, 2000. V. 86. № 2. P. 228–232.
196. Santibáñez-Sáenz P. Tropicúlidos y trombiculiasis en La Rioja. (Doctoral dissertation, Universidad de La Rioja). 2015. [Электронный ресурс] URL: <https://dialnet.unirioja.es/servlet/tesis?codigo=46014> (дата обращения 2.09.2018)
197. Sasa M. Biology of ciggers // *Annu. Rev. Ent.* 1961. V. 6. P. 221–244.
198. Schindelin J., Arganda-Carreras I., Frise E. et al. Fiji: an open-source platform for biological-image analysis // *Nature Methods*, 2012. V. 9. № 7. P. 676–682.
199. Schöler, A., Maier, W. A. and Kampen, H. Multiple environmental factor analysis in habitats of the harvest mite *Neotrombicula autumnalis* (Acari: Trombiculidae) suggests extraordinarily high euryoecious biology // *Experimental and Applied Acarology*. 2006. V. 39. № 1. P. 41–62.
200. Servat, G. P. et al. Ectoparasitism by Chigger Mite Larvae (Acari: Trombiculidae) in a Wintering Population of *Catharus ustulatus* (Turdidae) in Southeastern Peru // *Journal of Parasitology*, 2018. V. 104. № 3. P. 313–318.
201. Shao R., Barker S.C., Mitani H., Takahashi M., Fukunaga M. Molecular mechanisms for the variation of mitochondrial gene content and gene arrangement among chigger mites of the genus *Leptotrombidium* (Acari: Acariformes) // *Journal of Molecular Evolution*. 2006. V. 63. № 2. P. 251–261.
202. Shao R., Mitani H., Barker S.C., Takahashi M., Fukunaga M. Novel mitochondrial gene content and gene arrangement indicate illegitimate inter-mtDNA recombination in the chigger mite, *Leptotrombidium pallidum* // *Journal of Molecular Evolution*. 2005.V. 60.№ 6. P. 764–773.
203. Shatrov A.B. Stylostome formation in trombiculid mites (Acariformes: Trombiculidae) // *Experimental and Applied Acarology*. 2009. V. 49. № 4. P. 261–280.
204. Shatrov A.B., Kudryashova, N.I. Taxonomy, life cycles and the origin of parasitism in trombiculid mites / In *Micromammals and Macroparasites: From Evolutionary Ecology to Management*. 2006. P.119–140.

205. Shatrov A.B., Kudryashova N.I. Taxonomic Ranking of Major Trombiculid Subtaxa with Remarks on the Evolution of Host-Parasite Relationships (Acariformes: Parasitengona: Trombiculidae) // *Annales Zoologici*. 2008. V. 58. № 2. P. 279-287.
206. Shatrov A.B., Takahashi M, Noda S, Misumi H. Stylostome organization in feeding *Leptotrombidium* larvae (Acariformes: Trombiculidae) // *Experimental and Applied Acarology*. 2014. V. 64. № 1. P.33–47.
207. Shatrov, A. B. On the life cycle and parasitism of the trombiculid mite *Hirsutiella hexasternalis* (Kudryashova, 1998) (Acariformes, Trombiculidae) // *Soil organisms*. 2018. V. 90. № 3. P. 157–170.
208. Shatrov A.B., Antonovskaia A.A. Stylostome of the trombiculid mite larvae *Neotrombicula talmiensis* (Schluger, 1955) (Acariformes, Trombiculidae) feeding on two host species in the Russian Far East // *Acarologia*. 2021. V. 61. № 2. P. 412–431.
209. Shaw M. Post-larval stages of *Ascospoengastia (Laurentella) lorius* (Gunther) (Acariformes: Trombiculidae) provide evidence for a nest-based life history // *Zootaxa*. 2010. V. 64. № 2680. P. 55–64.
210. Shirai A., Saunders J.P., Dohany A.L., Huxsoll D.L., Groves M.G. Transmission of scrub typhus to human volunteers by laboratory-reared chiggers, *Japanese Journal of Medical Science and Biology*. 1982. V. 35. № 1. P. 9–16.
211. Stekolnikov A.A. A new genus and two new species of chigger mites (Acari: Trombiculidae) from the Laotian rock-rat *Laonastes aenigmamus* Jenkins, Kilpatrick, Robinson, Timmins (Rodentia: Diatomyidae) // *Systematic Parasitology*. 2014. V. 87. № 1. P. 21–31.
212. Stekolnikov A.A. *Leptotrombidium* (Acari: Trombiculidae) of the world // *Zootaxa*. 2013. V. 3728. № 1. P. 1–173.
213. Stekolnikov A.A., Santibáñez P, Palomar AM, Oteo JA. *Neotrombicula inopinata* (Acari: Trombiculidae) – a possible causative agent of trombiculiasis in Europe // *Parasites & Vectors*. 2014. V. 7. № 1. P.1–9.
214. Stekolnikov, A. A. Taxonomy and distribution of African chiggers (Acariformes, Trombiculidae) // *European Journal of Taxonomy*. 2018. V. 395. P. 1–233.
215. Stekolnikov, A. A. A checklist of chigger mites (Acariformes: Trombiculidae) of Southeast Asia // *Zootaxa*. 2021. V. 4913. № 1. P. 1–163.
216. Stekolnikov, A. A. and 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. 29–63.

217. Stekolnikov, A. A. and Klimov, P. B. A revision of chiggers of the minuta species-group (Acari: Trombiculidae: Neotrombicula Hirst, 1925) using multivariate morphometrics // Systematic Parasitology. 2010. V. 77. № 1. P. 55–69.
218. Stekolnikov, A. A. et al. Distribution of chigger mites (Acari: Trombiculidae) over hosts, parasitopes, collection localities, and seasons in northern Iran, Experimental and Applied Acarology. 2022. V. 86. № 1. P. 21–47.
219. Sun Y., Wei Y.H., Yang Y., Ma Y., de Vlas S.J., Yao H.W., Huang Y., Ma M.J., Liu K., Li X.N., Li X.L. Rapid increase of scrub typhus incidence in Guangzhou, southern China, 2006—2014 // BMC Infectious Diseases. 2017. V. 17. № 1, P1–8.
220. Sungvornyothin S., Kumlert R., Paris D.H., Prasartvit A., Sonthayanon P., Apiwathnasorn C., Morand S., Stekolnikov A.A., Sumruayphol S. Geometric morphometrics of the scutum for differentiation of trombiculid mites within the genus *Walchia* (Acariformes: Prostigmata: Trombiculidae), a probable vector of scrub typhus // Ticks and Tick-borne Diseases. 2019. V. 10. № 2. P. 495–503.
221. Suputtamongkol Y., Suttinont C., Niwatayakul K., Hoontrakul S., Limpai boon R., Chierakul W., Losuwanaluk K., Saisongkork W. Epidemiology and clinical aspects of rickettsioses in Thailand // Annals of the New York Academy of Sciences. 2009. V. 1166. P.172–179.
222. Takahashi M., Murata M., Misumi H., Hori E., Kawamura Jr A., Tanaka H. Failed vertical transmission of *Rickettsia tsutsugamushi* (Rickettsiales: Rickettsiaceae) acquired from rickettsemic mice by *Leptotrombidium pallidum* (Acari: Trombiculidae) // Journal of Medical Entomology, 1994. 31№ 2, P.212–216.
223. Takahashi M., Misumi H., Takahashi Y. *Toritrombicula lerdthusneeii* (Acari, Trombiculidae): A New Species of Chigger Mite Collected by Suzuki's Method from Iriomotejima, Okinawa, Japan, with Host and Distribution Records of the Genus *Toritrombicula* Sasa, 1954 // Bulletin of the National Museum of Nature and Science, Serie A. 2012. V. 38. № 2. P.53–64.
224. Takhampunya R., Tippayachai B., Korkusol A., Promsathaporn S. et al. Transovarial Transmission of Co-Existing *Orientia tsutsugamushi* Genotypes in Laboratory-Reared *Leptotrombidium imphalum* // Vector-Borne and Zoonotic Diseases. 2016. V. 16. № 1. P. 33–41.
225. Takhampunya R., Korkusol A., Promsathaporn S., Tippayachai B., Leepitakrat S., Richards A.L., Davidson S.A. Heterogeneity of *Orientia tsutsugamushi* genotypes in field-collected trombiculid mites from wild-caught small mammals in Thailand // PLoS neglected tropical diseases. 2018. V. 12. № 7. P. 1–23.

226. Tamura A. N., Ohashi, H., Urakami, S., Miyamura. Classification of *Rickettsia tsutsugamushi* in a new genus, *Orientia* gen. nov., as *Orientia tsutsugamushi* comb. nov // International Journal of Systematic Bacteriology. 1995. V. 45. № 3. P. 589–591.
227. Tanskul P., Linthicum, K.J. Redescription of *Leptotrombidium (Leptotrombidium) imphalum* (Acari: Trombiculidae), with observations on bionomics and medical importance in Northern Thailand // Journal of Medical Entomology. 1999. V. 36. № 1. P. 88–91.
228. Tanskul P., Strickman D., Eamsila C., Kelly D.J. *Rickettsia tsutsugamushi* in Chiggers (Acari: Trombiculidae) Associated with Rodents in Central Thailand, Journal of Medical Entomology. 1994. V. 31. № 2. P. 225–230.
229. Tavaré S. Some probabilistic and statistical problems in the analysis of DNA sequences // Lectures on mathematics in the life Sciences. 1986. V. 17. № 2. P. 57–86.
230. Taylor A.J., Paris, D.H., Newton, P.N. A Systematic Review of Mortality from Untreated Scrub Typhus (*Orientia tsutsugamushi*) // PLOS Neglected Tropical Diseases. 2015. V. 9. № 8. P.e0003971.
231. Tixier M.S., Hernandez F.A., Guichou S., Kreiter S. The puzzle of DNA sequences of Phytoseiidae (Acari: Mesostigmata) in the public GenBank database // Invertebrate Systematics. 2011. V. 25. № 5. P. 389–406.
232. Traub R., Evans T.M. Records and descriptions of chiggers of the subgenus *Walchia* Ewing, 1931, from Southeast Asia (Acarina, Trombiculidae) // Malaysian Parasites. 1957. V. 28. P. 297–358.
233. Traub R., Lakshana P. Some chiggers of the subgenus *Leptotrombidium* from Thailand, with descriptions of new species // Journal of Medical Entomology. 1966. V. 3. №3-4. P. 271–292.
234. Traub R., Morrow M.L. A revision of the chiggers of the subgenus *Gharliepia* (Acarina: Trombiculidae) // Smithsonian miscellaneous collections. 1955. V. 128. № 6. P. 1–89.
235. Traub R., Morrow M.L. Descriptions and records of some Southeast Asian chiggers of the genus *Gahrlipeia* (Acarina, Trombiculidae) // Malaysian Parasites. 1957. V. 25. P. 169–186.
236. Traub R., Nadchatram, M. Three New Species of *Leptotrombidium* from Southeast Asia (Acarina: Trombiculidae) // Journal of Medical Entomology. 1967. V. 4. № 4. P. 483–489.
237. Traub R., Wisseman, C.L.J. Ecological Considerations in Scrub Typhus. 2. Vector Species. Bull. Org. mond. Sante // Bull. Wld Hlth Org. 1968. V. 39. P. 219–230.
238. Traub R., Wisseman C.L. Jr, Jones M.R., O'Keefe J.J. The acquisition of *Rickettsia tsutsugamushi* by chiggers (trombiculid mites) during the feeding process // Annals New York Academy of Sciences. 1975. V. 266. P. 91–114.

239. Traub R., Wisseman C.L.J. The ecology of chigger-borne rickettsiosis (Scrub Typhus) // *Journal of Medical Entomology*. 1974. V. 11. P. 237–303.
240. Trung N., Thuong N.T., Toan T.K., Huong T.T., Hoa T.M., Fox A., van Kinh N., van Doorn H.R., Wertheim H.F., Bryant J.E., Nadjm B. Seroprevalence of Scrub Typhus, Typhus, and Spotted Fever Among Rural and Urban Populations of Northern Vietnam // *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*. 2017. V. 96. № 5. P.1084–1087.
241. Trung N.V., Dien V.M., Huong D.T., Hoa T.M., Lien V.N., Van Luan P., Lewycka S.O., Choisy M., Bryant J.E., Nadjm B., van Doorn H.R. Clinical Manifestations and Molecular Diagnosis of Scrub Typhus and Murine Typhus, Vietnam, 2015–2017 // *Emerging Infectious Diseases*. 2019. V. 25. № 4. P. 633.
242. Tsunoda T., Takahashi, M. Host-seeking behavior of trombiculid mites on vegetation in relation to sika deer // *Journal of Medical Entomology*. 2015. V. 52. № 2. P.283–288.
243. Urakami H., Tamura A., Tarasevich I.V., Kadosaka T., Shubin F.N. Decreased prevalence of *Orientia tsutsugamushi* in trombiculid mites and wild rodents in the Primorye region, Far East Russia // *Microbiology and Immunology*. 1999. V. 43. № 10. P. 975–978.
244. Vercammen-Grandjean P.H. Revision of the species *Walchia disparunguis* (Oudemans, 1929) and its group (Acarina, Trombiculidae) // *Opuscula Zoologica (Muenchen)*. 1971. V. 115. P. 1–12.
245. Vercammen-Grandjean P.H. Trombiculinae of the World. Synopsis with generic, subgeneric, and group diagnoses (Acarina, Trombiculidae); George Williams Hooper Foundation - San Francisco, 1965. 156 pp.
246. Vercammen-Grandjean, P.H., Langston, R.L. The chigger mites of the World (Acarina: Trombiculidae et Leeuwenhoekiidae). III. Leptotrombidium complex., San Francisco: George Williams Hooper Foundation, University of California, 1976. 1061 pp.
247. Walker J.S., Chan C.T., Manikumar C. Attempts to infect and demonstrate transovarial transmission of *R. tsutsugamushi* in three species of *Leptotrombidium* mites // *Annals New York Academy of Sciences*. 1975. V. 266. P. 80–90.
248. Walter, D. E. Order Trombidiformes, in Walter, D. E. and Krantz, G. W. (eds) *A Manual of Acarology*. 3rd edn. Labbock: Texas Tech University Press, 2009. P. 233–420.
249. Wang D.Q., Yu Z.Z.. Chigger mites of the genus *Leptotrombidium*: key to species and their distribution in China // *Medical and Veterinary Entomology*. 1992. V. 6. P. 389–395.
250. Warburton, E. M., Khokhlova I.S., Dlugosz E.M., Der Mescht L.V., Krasnov B.R. Effects of

- parasitism on host reproductive investment in a rodent–flea system: host litter size matters // *Parasitology Research*. 2017. V. 116. № 2, P. 703–710.
251. Watt G., Parola P. Scrub typhus and tropical rickettsiose // *Infectious Diseases*. 2003. V. 16. № 5. P. 429–436.
252. Wei Y. Huang Y, Luo L, Xiao X, Liu L, Yang Z.. Rapid increase of scrub typhus: An epidemiology and spatial-temporal cluster analysis in Guangzhou City, Southern China, 2006-2012 // *PLoS ONE*. 2014. V. 9. № 7. P. 2006–2012.
253. Weitzel T., Dittrich S., López J., Phuklia W., Martinez-Valdebenito C., et al. Endemic scrub typhus in South America // *The New England Journal of Medicine*. 2016. V. 375. № 10. P. 954–961.
254. Weitzel T., Dittrich S., López J., Phuklia W., Martinez-Valdebenito C., Velásquez K., Blacksell S.D., Paris D.H., Abarca K. Endemic Scrub Typhus in South America // *New England Journal of Medicine*. 2016. V. 375. № 10. P. 954–961.
255. Wen T. Classification of the sand-mite family Walchiidae (Acariformes: Trombiculoidea) // *Chinese Journal of Parasitology and Parasitic Diseases*. 2004. V. 22. № 2. P. 113–118.
256. Wilson D.E., Reeder D.M. (editors). *Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference* (3rd ed), Johns Hopkins University Press, 2005. 142 pp.
257. Wilson D.E., Mittermeier R.A., Lacher T.E.J. Muridae, in *Handbook of the Mammals of the World – Volume 7 Rodents II*. Barcelona: Lynx Edicions, 2017. P. 536–884.
258. Wohltmann, A., du Preez L., Rödel M.O., Köhler J., Vences M. Endoparasitic mites of the genus *Endotrombicula* Ewing, 1931 (Acari: Prostigmata: Parasitengona: Trombiculidae) from African and Madagascan anurans, with description of a new species // *Folia Parasitologica*. 2007. V. 54. № 3. P. 225–235.
259. Wohltmann A., Köhler J., Martin P. (2006) Endoparasitic mite infections of anuran amphibians from Bolivian montane rain forests, with descriptions of two new *Hannemania species* (Acari: Parasitengona: Trombiculidae: Leeuwenhoekiiinae) // *Organisms Diversity and Evolution*. V. 6. № 2. P. 141–150.
260. Womersley H. The scrub-typhus and scrub-itch mites (Trombiculidae, Acarina) of the Asiatic-Pacific region. *Records of the South Australian Museum*, 1952. V. 10. P. 1–435.
261. Wongprompitak P., Duong V., Anukool W. *Orientia tsutsugamushi*, agent of scrub typhus, displays a single metapopulation with maintenance of ancestral haplotypes throughout continental South East Asia // *Infection, Genetics and Evolution*. 2015. V. 31, P.1–8.

262. Wright J.D., Hastriter, M.W., Robinson D. M. Observations on the ultrastructure and distribution of *Rickettsia tsutsugamushi* in naturally infected *Leptotrombidium (Leptotrombidium) arenicola* (Acari: Trombiculidae) // Journal of Medical Entomology. 1984. V. 21. № 1. P.17–27.
263. Wu Y.-C., Qian Q., Soares Magalhaes R.J., Han Z.H., Hu W.B., Haque U., Weppelmann T.A., Wang Y., Liu Y.X., Li X.L., Sun H.L. Spatiotemporal Dynamics of Scrub Typhus Transmission in Mainland China, 2006-2014 // PLOS Neglected Tropical Diseases. 2016. V. 10. № 8. P. e0004875.
264. Wulandhari, S. A. et al. High prevalence and low diversity of chigger infestation in small mammals found in Bangkok Metropolitan parks // Medical and Veterinary Entomology. 2021. V. 35. № 4. P. 534–546.
265. Xu G., Walker D.H., Jupiter D., Melby P.C., Arcari C.M. A review of the global epidemiology of scrub typhus // PLoS Neglected Tropical Diseases. 2017. V. 11. № 11, P.e0006062.
266. Yao H., Wang Y., Mi X., Sun Y., Liu K., Li X., Ren X., Geng M., Yang Y., Wang L., Liu W. The scrub typhus in mainland China: spatiotemporal expansion and risk prediction underpinned by complex factors // Emerging Microbes & Infections, 2019. V. 8. № 1, P. 909–919.
267. Young M.R., Hebert P.D. Patterns of protein evolution in cytochrome c oxidase 1 (COI) from the class Arachnida // PLOS One. 2015. V. 10. № 8. P. e0135053.
268. Yu Z.-Z., Tu Y.-F. Three new species of chigger mites from China (Acarina:Trombiculidae) // Acta Zootaxonomica Sinica. 1980. V. 5. № 3. P. 259–263.
269. Zajkowska P., Mąkol J. Parasitism, seasonality, and diversity of trombiculid mites (Trombidiformes: Parasitengona, Trombiculidae) infesting bats (Chiroptera) in Poland // Experimental and Applied Acarology. 2022. V. 86. № 1. P. 1–20.
270. Zajkowska, P., Moniuszko, H. and Mąkol, J. Host-Parasite Associations between Bats (Mammalia: Chiroptera) and Chiggers (Trombidiformes: Trombiculidae) — A Review and Checklist // Annales Zoologici. 2018. V. 68. № 1. P. 97–178.
271. Zhan Y.-Z., Guo X.-G., Speakman J.R. et al. Abundances and host relationships of chigger mites in Yunnan Province, China // Medical and Veterinary Entomology. 2013. V. 27. № 2. P. 194–202.
272. Zhang M., Zhao, Z.T., Yang, H.-L. et al. Molecular epidemiology of *Orientia tsutsugamushi* in chiggers and ticks from domestic rodents in Shandong, northern China // Parasites & Vectors, 2013. V. 6. № 312. P.1–9.

273. Zhang Z.Q., Fan Q.H., Pesic V., Smit H., Bochkov A.V. Order Trombidiformes Reuter, 1909 // Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness. Zhang Z.Q. (Ed.). Magnolia press. 2011. P.129-138.
274. Zhang, M., Zhao, Z.-T., Wang X.J., Li Z., Ding L., Ding S.J., Yang H.L. Genetic Variants of *Orientia tsutsugamushi* in Domestic Rodents, Northern China // Emerging Infectious Diseases. 2013. V. 19. № 7, P.1135–1137.

Таблица III. Точки сбора мелких млекопитающих из коллекций Зоологического музея МГУ

Bà Rịa-Vũng Tàu, Côn Đảo islands, Bay Canh island	1987
Bà Rịa-Vũng Tàu, Côn Đảo islands, Con Son island	1987
Bà Rịa-Vũng Tàu, Côn Đảo islands, Con Son island, Con Dao NP	2010
Bà Rịa-Vũng Tàu, Xuyên Mộc, Bình Châu-Phước Bửu NR	2005
Bái Tử Long arch., Dangho isl.	1987
Bình Phước, Bù Gia Mập NP	2009
Đồng Nai, Cát Tiên NP	2002
Đồng Nai, Cát Tiên NP	2001
Đồng Nai, Cát Tiên NP	2005
Đồng Nai, Cát Tiên NP	2006
Đồng Nai, Cát Tiên NP	2009
Đồng Nai, Cát Tiên NP	2008
Đồng Nai, Cát Tiên NP	2011
Đồng Nai, Cát Tiên NP	2004
Đồng Nai, Cát Tiên NP, Bau Sau	2007
Dong Nai, Mada forestry	1994
Dong Nai, Mada forestry	1989
Dong Nai, Mada forestry	2002
Dong Nai, Vinh Cuu reserve, Ma Da forestry	2009
Gia Lai, K'Bang, 46 km from Buon Luoi	1988
Gia Lai, K'Bang, Buon Luoi	1988
Hai Phong, Cat Ba isl., Cat Ba national reserve	2011
Khánh Hòa, Nha Trang, Hon Ba mountain, near top 1550 m	2003
Kiên Giang, Phu Quoc island, Duong Dong-Bai Thom road	2003
Kiên Giang, Thom Island	1987
Kon Tum, Tan Binh	2008
Lâm Đồng, Bi Dup-Nui Ba, 5 km from Long Lanh	2009
Lâm Đồng, Bidoup Núi Bà NP	2011
Lâm Đồng, Bidoup Núi Bà NP	2010
Lam Dong, Da Lat plateau, Bi Dup 4 km from Long Lanh village	2002
Lam Dong, Da Lat plateau, Cong Troi, 30 km from or Da Lat	1995
Lâm Đồng, Đà Lạt, Lang Biang	1998
Lâm Đồng, Loc Bao	2013
Lâm Đồng, Long Lanh	2010
Lào Cai, Sa Pa	1993
Nghe An, Quỳnh Châu	2014

Nghe An, Quỳnh Châu	2015
Nghe An, Quỳnh Châu	2016
Ninh Bình, Cúc Phương NP	1987
Ninh Bình, Cúc Phương NP	1986
Quảng Nam, Chàm island	1987
Saigon	1978
Saigon, pet-shop	2008
South Vietnam	1990
South Vietnam	1991
South Vietnam	1992
South Vietnam	1994
Tây Ninh	2008
Tây Ninh, Lò Gò-Xả Mát NP	2001
Tây Ninh, Lò Gò-Xả Mát NP area	2001
Tây Ninh, Lò Gò-Xả Mát NP, near	2008
Vietnam	1994

Таблица П2. Список видов тромбикулид, обитающих на территории Вьетнама

№	Виды тромбикулид	Данные литературы	Собственные данные
1	2	3	4
1.	<i>Ascoschoengastia audyi</i>	+	+
2.	<i>Ascoschoengastia canus</i>	+	-
3.	<i>Ascoschoengastia indica</i>	+	+
4.	<i>Ascoschoengastia lorius</i>	+	+
5.	<i>Ascoschoengastia montana</i>	-	+
6.	<i>Ascoschoengastia octavia</i>	+	-
7.	<i>Ascoschoengastia roluis</i>	+	-
8.	<i>Blankaartia acuscutellaris</i>	+	+
9.	<i>Cheladonta neda</i>	+	+
10.	<i>Doloesia alata</i>	+	+
11.	<i>Doloesia brachypus</i>	+	+
12.	<i>Doloesia fulminans</i>	+	-
13.	<i>Doloesia gigantea</i>	+	-
14.	<i>Eutrombicula hirsti</i>	+	-
15.	<i>Eutrombicula rara</i>	-	+
16.	<i>Eutrombicula wichmanni</i>	+	-
17.	<i>Farrellioides striatum</i>	+	-
18.	<i>Gahrlepiea elbeli</i>	+	-
19.	<i>Gahrlepiea eurypunctata</i>	-	+
20.	<i>Gahrlepiea fenestrulata</i>	-	+
21.	<i>Gahrlepiea lui</i>	+	-
22.	<i>Gahrlepiea mirabilis</i>	+	+
23.	<i>Gahrlepiea pintanensis</i>	+	-
24.	<i>Gahrlepiea tenella</i>	+	+
25.	<i>Gahrlepiea yangchenensis</i>	+	-
26.	<i>Gahrlepiea cf. marshi</i>	-	+
27.	<i>Gahrlepiea cf. meridionalis</i>	-	+
28.	<i>Gahrlepiea sp. 1</i>	-	+
29.	<i>Helenicula consonensis</i>	+	-
30.	<i>Helenicula globularis</i>	+	-
31.	<i>Helenicula kohlsi</i>	+	-
32.	<i>Helenicula lanius</i>	+	-
33.	<i>Helenicula mutabilis</i>	+	-
34.	<i>Helenicula scanloni</i>	+	+

1	2	3	4
35.	<i>Helenicula selvana</i>	+	-
36.	<i>Helenicula simena</i>	+	+
37.	<i>Helenicula</i> cf. <i>edibakeri</i>	-	+
38.	<i>Helenicula</i> cf. <i>signata</i>	-	+
39.	<i>Intermedialia guangxiensis</i>	-	+
40.	<i>Leptotrombidium abramovi</i>	-	+
41.	<i>Leptotrombidium akamushi</i>	+	-
42.	<i>Leptotrombidium allosetum</i>	+	-
43.	<i>Leptotrombidium alopeciatum</i>	+	+
44.	<i>Leptotrombidium arenicola</i>	-	+
45.	<i>Leptotrombidium arvinum</i>	+	+
46.	<i>Leptotrombidium binbium</i>	-	+
47.	<i>Leptotrombidium cricethrionis</i>	-	+
48.	<i>Leptotrombidium deliense</i>	+	+
49.	<i>Leptotrombidium fulleri</i>	+	+
50.	<i>Leptotrombidium globosum</i>	+	-
51.	<i>Leptotrombidium gracipalpe</i>	+	+
52.	<i>Leptotrombidium hanseni</i>	+	-
53.	<i>Leptotrombidium horridum</i>	+	+
54.	<i>Leptotrombidium imphalum</i>	-	+
55.	<i>Leptotrombidium kunshui</i>	+	-
56.	<i>Leptotrombidium linjeromae</i>	+	-
57.	<i>Leptotrombidium magnum</i>	+	-
58.	<i>Leptotrombidium minului</i>	+	-
59.	<i>Leptotrombidium monstrosum</i>	+	+
60.	<i>Leptotrombidium nguyenvanaii</i>	+	-
61.	<i>Leptotrombidium paradux</i>	+	-
62.	<i>Leptotrombidium pentafurcatum</i>	-	+
63.	<i>Leptotrombidium rectanguloscutum</i>	+	-
64.	<i>Leptotrombidium saigoni</i>	+	-
65.	<i>Leptotrombidium scanloni</i>	+	-
66.	<i>Leptotrombidium scutellare</i>	+	-
67.	<i>Leptotrombidium shuqui</i>	-	+
68.	<i>Leptotrombidium taiyuanense</i>	+	-
69.	<i>Leptotrombidium turdicola</i>	+	+
70.	<i>Leptotrombidium umbricola</i>	+	+
71.	<i>Leptotrombidium yulini</i>	-	+
72.	<i>Leptotrombidium</i> cf. <i>arvinum</i>	-	+

1	2	3	4
73.	<i>Leptotrombidium</i> cf. <i>bawangense</i>	-	+
74.	<i>Leptotrombidium</i> cf. <i>cebephium</i>	-	+
75.	<i>Leptotrombidium</i> cf. <i>chuanxi</i>	-	+
76.	<i>Leptotrombidium</i> cf. <i>fletcheri</i>	-	+
77.	<i>Leptotrombidium</i> cf. <i>fulleri</i>	-	-
78.	<i>Leptotrombidium</i> cf. <i>megabodense</i>	-	+
79.	<i>Leptotrombidium</i> cf. <i>miculum</i>	-	+
80.	<i>Leptotrombidium</i> cf. <i>nanchangense</i>	-	+
81.	<i>Leptotrombidium</i> cf. <i>spicanisetum</i>	-	+
82.	<i>Leptotrombidium</i> cf. <i>tenipilum</i>	-	+
83.	<i>Leptotrombidium</i> cf. <i>yuebeiense</i>	-	+
84.	<i>Leptotrombidium</i> cf. <i>yui</i>	-	+
85.	<i>Leptotrombidium</i> sp. 1	-	+
86.	<i>Leptotrombidium</i> sp. 2	-	+
87.	<i>Lorillatum</i> <i>attapinum</i>	+	+
88.	<i>Lorillatum</i> <i>kianjoei</i>	+	-
89.	<i>Lorillatum</i> <i>oreophilum</i>	+	+
90.	<i>Lorillatum</i> <i>tungshihensis</i>	-	+
91.	<i>Microtrombicula</i> <i>fulgida</i>	+	-
92.	<i>Microtrombicula</i> <i>munda</i>	+	+
93.	<i>Microtrombicula</i> <i>vitosa</i>	+	-
94.	<i>Neoschoengastia</i> <i>gallarum</i>	+	-
95.	<i>Neoschoengastia</i> <i>posekanyi</i>	+	-
96.	<i>Neotrombicula</i> <i>anax</i>	+	-
97.	<i>Neotrombicula</i> <i>elegans</i>	+	-
98.	<i>Neotrombicula</i> <i>weni</i>	+	-
99.	<i>Odontacarus</i> <i>yosanoi</i>	-	+
100.	<i>Paraschoengastia</i> <i>monticola</i>	+	-
101.	<i>Schoengastia</i> <i>pseudoschuffneri</i>	+	-
102.	<i>Schoengastiella</i> <i>ligula</i>	-	+
103.	<i>Schoengastiella</i> cf. <i>homunguis</i>	-	+
104.	<i>Schoutedenichia</i> <i>centralkwangtungana</i>	+	-
105.	<i>Trombiculindus</i> <i>gateri</i>	+	+
106.	<i>Trombiculindus</i> <i>griselda</i>	+	+
107.	<i>Trombiculindus</i> <i>hastatum</i>	+	+
108.	<i>Trombiculindus</i> <i>paniculatum</i>	+	+
109.	<i>Trombiculindus</i> <i>traubi</i>	-	+
110.	<i>Trombiculindus</i> <i>vanpeeneni</i>	+	-

1	2	3	4
111.	<i>Trombiculindus cf. chilie</i>	-	+
112.	<i>Trombiculindus sp.1</i>	-	+
113.	<i>Walchia (Ripiaspichia) chinensis</i>	+	-
114.	<i>Walchia (Walchia) alpestris</i>	-	+
115.	<i>Walchia (Walchia) delicatula</i>	+	+
116.	<i>Walchia (Walchia) dismina</i>	+	+
117.	<i>Walchia (Walchia) disparunguis</i>	+	+
118.	<i>Walchia (Walchia) ewingi</i>	+	+
119.	<i>Walchia (Walchia) isonychia</i>	+	+
120.	<i>Walchia (Walchia) kritochoeta</i>	+	+
121.	<i>Walchia (Walchia) lupella</i>	+	+
122.	<i>Walchia (Walchia) micropelta</i>	+	+
123.	<i>Walchia (Walchia) neosinensis</i>	+	-
124.	<i>Walchia (Walchia) pacifica</i>	+	+
125.	<i>Walchia (Walchia) parapacifica</i>	+	-
126.	<i>Walchia (Walchia) rustica</i>	+	+
127.	<i>Walchia (Walchia) zangnanica</i>	-	+
128.	<i>Walchia (Walchia) cf. brennani</i>	-	+
129.	<i>Walchia (Walchia) cf. enode</i>	-	+
130.	<i>Walchiella hansenii</i>	-	+
131.	<i>Walchiella impar</i>	+	+
132.	<i>Walchiella traubi</i>	+	+

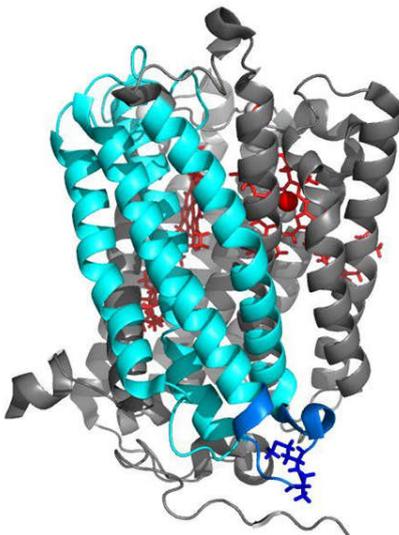


Рисунок П1. Структура белка COI (на примере трехмерной модели бычьей цитохромоксидазы). Голубым показан участок, которому соответствует нуклеотидные последовательности тромбикулид, депонированные в базах данных. Синим отмечена петля, где произошли делеции аминокислот.



Рисунок П2. Фрагмент аминокислотного выравнивания методом Масе и байесовского дерева GTR последовательностей COI семейства Trombiculidae. Каждому таксону на дереве соответствует строка в выравнивании. Видны сайты, где произошла делеция в роде *Leptotrombidium*, и варибельные участки у других тромбикулид и внешней группы.

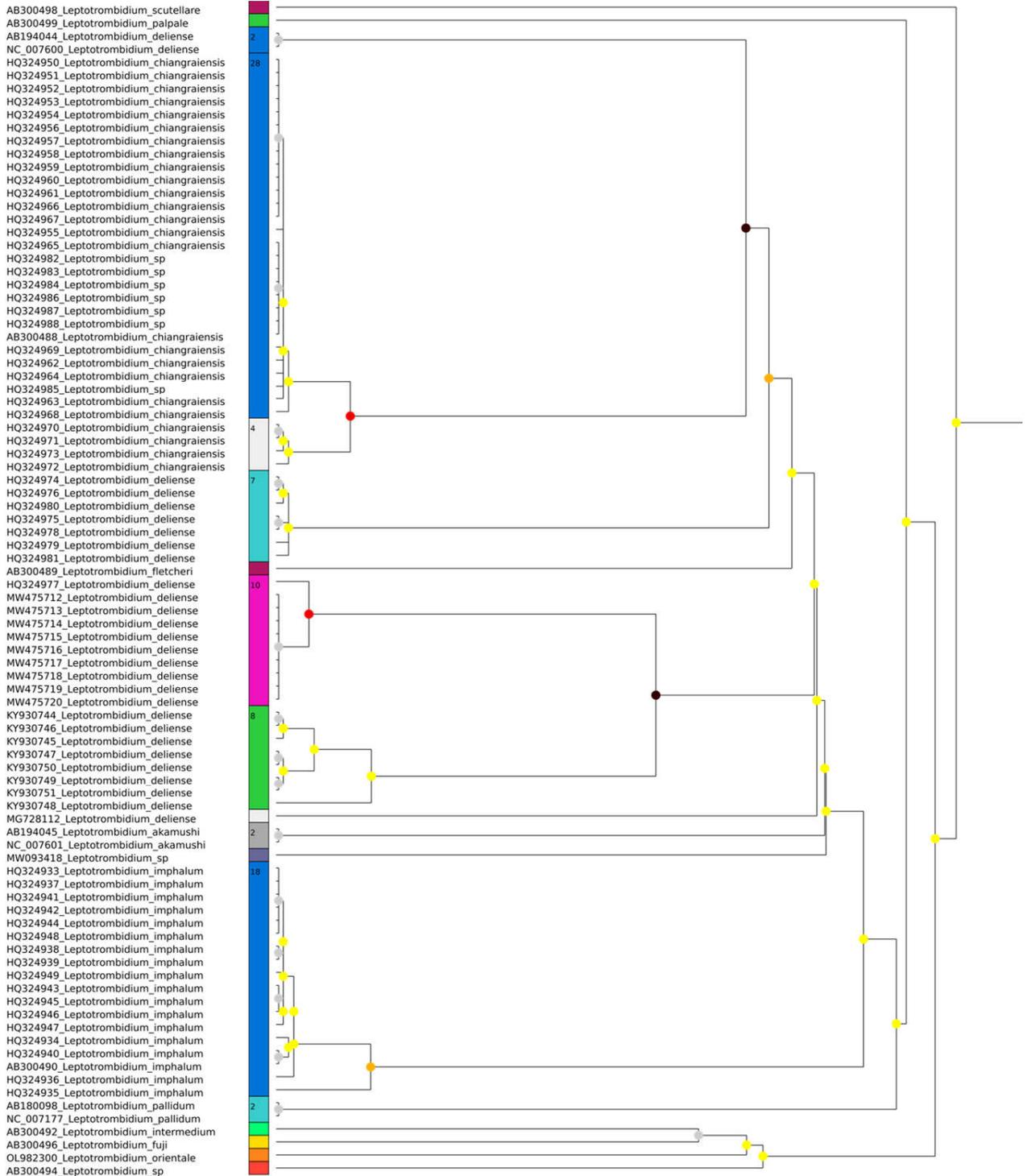
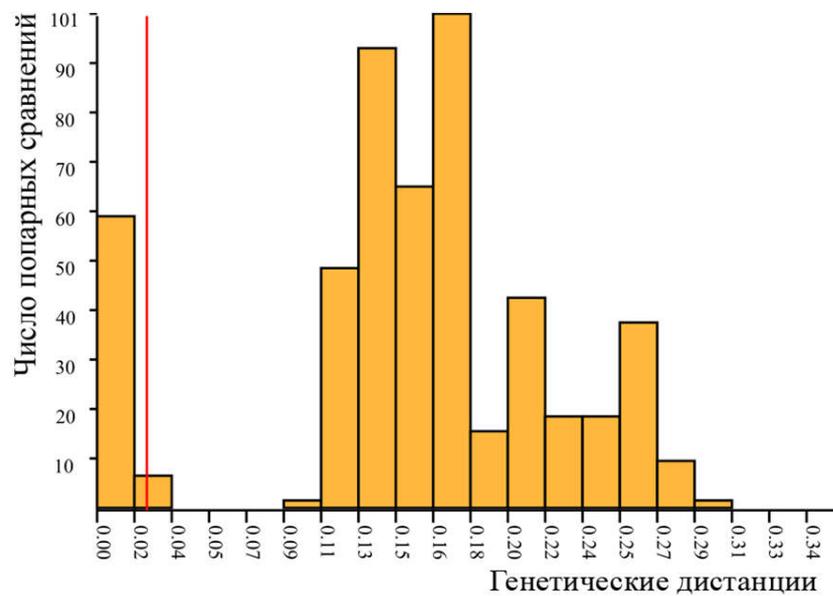
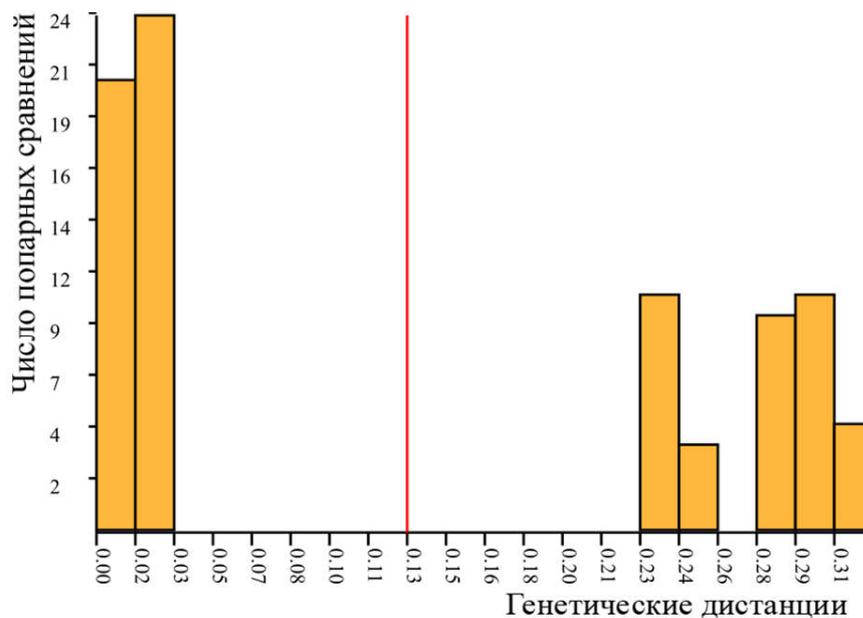


Рисунок ПЗ. Кладограмма видов рода *Leptotrombidium*, построенная методом ASAP. Цветной столбец обозначает группы (виды), выделенные алгоритмом. Число групп соответствует наилучшему значению алгоритма. Разными цветами и цифрами на столбце показаны номера предполагаемых групп (видов), к которым могут принадлежать исследованные особи.



А.



Б.

Рисунок П4. Распределение попарных генетических дистанций (K2P) для последовательностей *COI* тромбикулид рода (А.) *Walchia* и (Б.) *Neotrombicula*. Виден «barcoding gap» – разрыв между внутривидовыми и межвидовыми генетическими расстояниями. Красной линией отмечен уровень различий (trashold). По оси X отложены генетические дистанции между последовательностями. По оси Y – число пар образцов (нуклеотидных последовательностей тромбикулид).

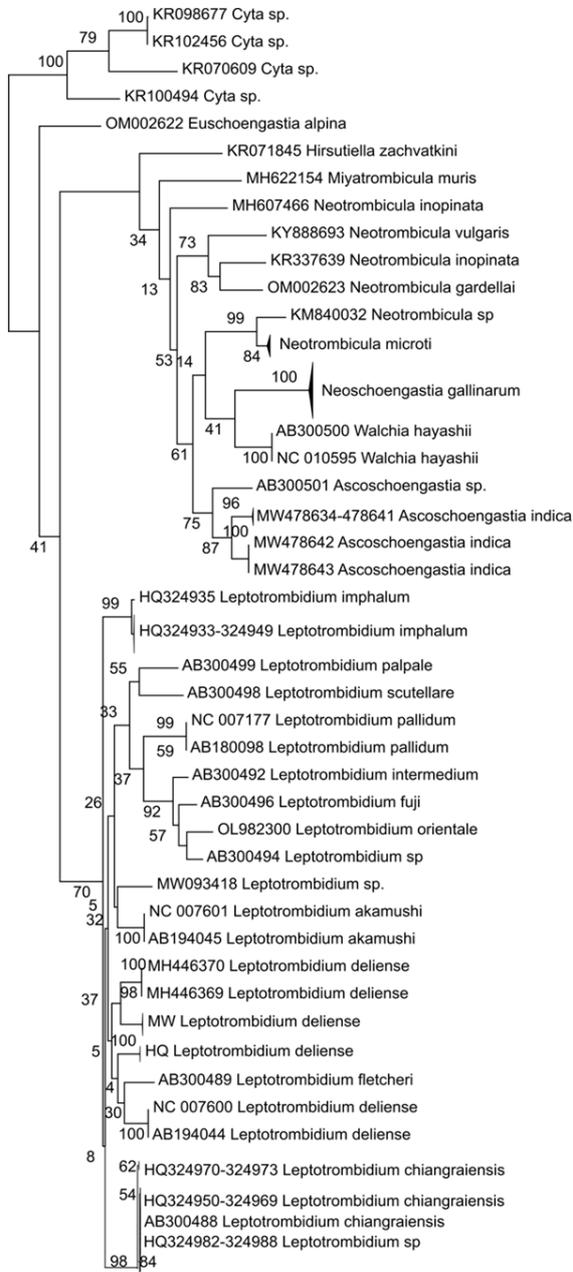


Рисунок П5. Дерево ML (Maximum-Likelihood) последовательностей *COI* семейства Trombiculidae. Бутстрэп-значения указаны цифрами около узлов. Виды рода рода *Cyta* (Bdellidae, Prostigmata) используются в качестве внешней группы.

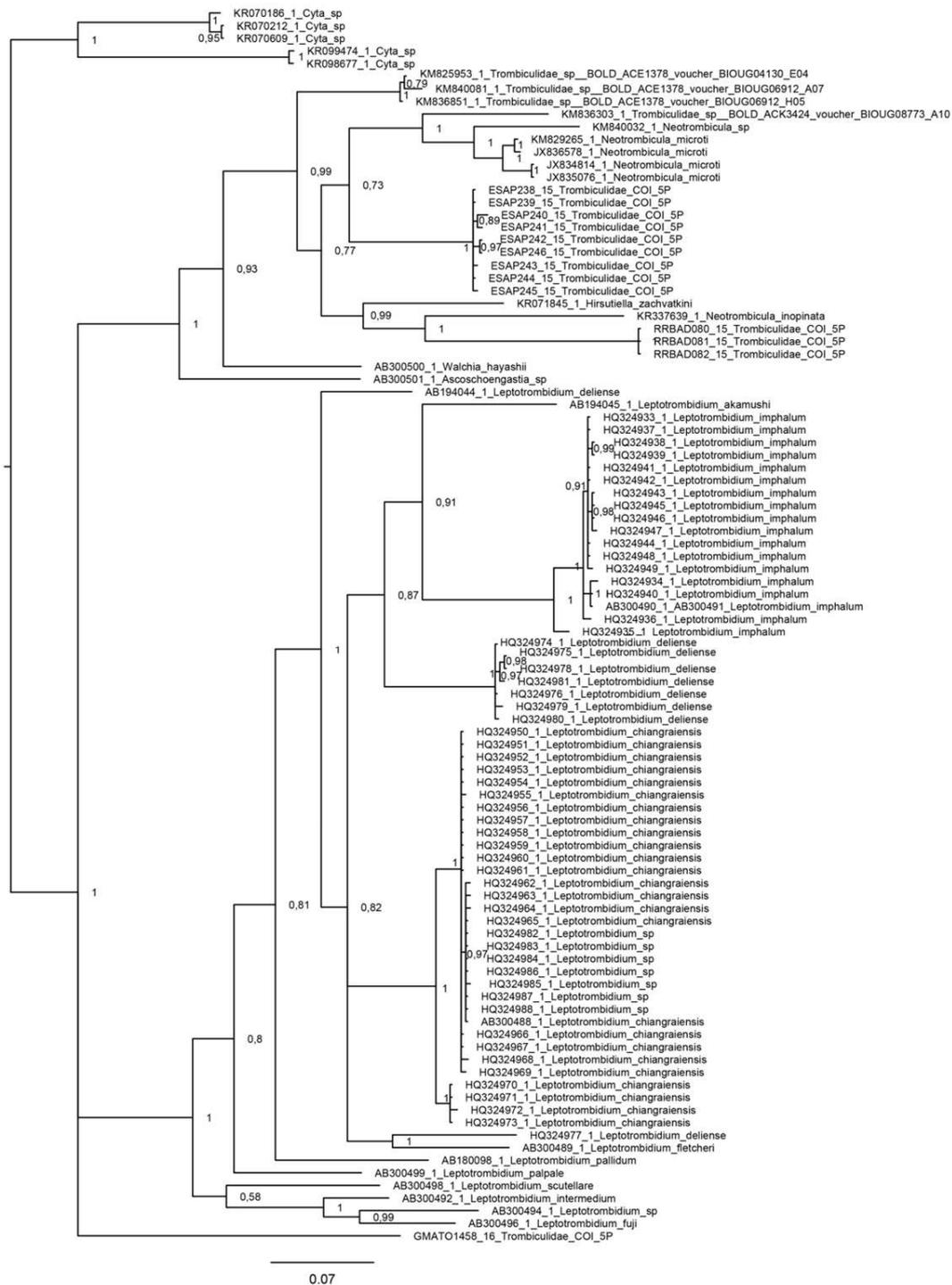


Рисунок П6. Байесовское дерево последовательностей COI клещей семейства Trombiculidae, построенное на основании модели Джукса – Кантора. Вероятностные поддержки (posterior probabilities) указаны цифрами около узлов. Виды рода *Cyta* (Prostigmata: Bdellidae) используются в качестве внешней группы.

Таблица ПЗ. Встречаемость и обилие личинок краснотелковых клещей на мелких млекопитающих Вьетнама

Виды мелких млекопитающих*	Число осмотренных особей	Число особей, зараженных клещами	Встречаемость клещей, %	Число собранных клещей
Отряд Erinaceomorpha				
Семейство Erinaceidae				
1. <i>Hylomys suillus</i> Müller, 1840	5	3	60	105
2. <i>Neotetracus sinensis</i> Trouessart, 1909	9	5	56	800
Отряд Soricomorpha				
Семейство Soricidae				
3. <i>Anourosorex squamipes</i> Milne-Edwards, 1872	1	1	100	12
4. <i>Crocidura attenuata</i> Milne-Edwards, 1872	5	1	20	32
5. <i>Crocidura</i> cf. <i>horsfieldii</i> (Tomes, 1856)	2	0	0	0
6. <i>Crocidura zaitsevi</i> Jenkins et al., 2007	4	0	0	0
7. <i>Suncus murinus</i> L., 1766	23	0	0	0
Семейство Talpidae				
8. <i>Euroscaptor parvidens</i> Miller, 1940	2	0	0	0
Отряд Rodentia				
Семейство Muridae				
9. <i>Bandicota indica</i> (Bechstein, 1800)	24	18	75	1709
10. <i>Bandicota savilei</i> Thomas, 1916	33	30	91	1702
11. <i>Berylmys berdmorei</i> (Blyth, 1851)	19	14	74	753
12. <i>Berylmys bowersi</i> (Anderson, 1879)	13	12	92	1018
13. <i>Chiromyscus chiropus</i> (Thomas, 1891)	5	4	80	81
14. <i>Chiromyscus langbianis</i> (Robinson et Kloss, 1922)	8	8	100	351
15. <i>Chiromyscus thomasi</i> Balakirev et al., 2014	5	3	60	8
16. <i>Chiropodomys gliroides</i> (Blyth, 1856)	8	1	13	1
17. <i>Dacnomys millardi</i> Thomas, 1916	5	5	100	33
18. <i>Leopoldamys edwardsi</i> (Thomas, 1882)	22	16	73	1515

19.	<i>Leopoldamys herberti</i> Kloss, 1916	13	10	77	1361
20.	<i>Leopoldamys revertens</i> Robinson et Kloss, 1922	47	43	91	4102
21.	<i>Maxomys moi</i> (Robinson et Kloss, 1922)	22	21	95	923
22.	<i>Maxomys surifer</i> (Miller, 1900)	99	91	92	1552
23.	<i>Mus caroli</i> Bonhote, 1902	2	0	0	0
24.	<i>Mus cervicolor</i> Hodgson, 1845	5	2	40	12
25.	<i>Mus</i> cf. <i>cookii</i> Ryley, 1914	2	1	50	11
26.	<i>Mus musculus</i> L., 1758	3	0	0	0
27.	<i>Mus pahari</i> Thomas, 1916	5	3	60	16
28.	<i>Niviventer bukit</i> (Bonhote, 1903)	17	15	88	76
29.	<i>Niviventer fulvescens</i> (Gray, 1847)	28	19	68	364
30.	<i>Niviventer huang</i> (Bonhote, 1905)	74	44	59	622
31.	<i>Niviventer lotipes</i> (Milne-Edwards, 1871)	6	2	33	25
32.	<i>Niviventer niviventer</i> (Hodgson, 1836)	15	9	60	79
33.	<i>Niviventer tenaster</i> (Thomas, 1916)	18	14	78	454
34.	<i>Rattus andamanensis</i> (Blyth, 1860)	168	158	95	11129
35.	<i>Rattus exulans</i> (Peale, 1848)	98	11	11	284
36.	<i>Rattus losea</i> Swinhoe, 1870	9	8	89	931
37.	<i>Rattus nitidus</i> (Hodgson, 1845)	7	4	57	376
38.	<i>Rattus norvegicus</i> (Berkenhout, 1769)	33	12	36	339
39.	<i>Rattus osgoodi</i> Musser et Newcomb, 1985	14	9	64	30
40.	<i>Rattus tanezumi</i> Temminck, 1844	74	57	77	3926
41.	<i>Rattus</i> type IV Miller, 1900	82	68	83	1741
42.	<i>Tonkinomys daovantieni</i> Musser, Lunde et Son, 2006	8	6	75	1597
43.	<i>Vandeleuria oleracea</i> (Bennett, 1832)	4	0	0	0
Семейство Spalacidae					
44.	<i>Rhizomys pruinosus</i> Blyth, 1851	6	5	83	931
45.	<i>Rhizomys sinensis</i> Gray, 1831	3	0	0	0

Семейство Sciuridae					
46.	<i>Dremomys ornatus</i> Thomas, 1914	4	4	100	39
47.	<i>Dremomys rufigenis</i> (Blanford, 1878)	9	5	56	106
48.	<i>Hylopetes alboniger</i> (Hodgson, 1836)	2	1	50	1
49.	<i>Hylopetes spadiceus</i> (Blyth, 1847)	2	0	0	0
50.	<i>Callosciurus erythraeus</i> (Pallas, 1779)	14	3	21	14
51.	<i>Callosciurus finlaysonii</i> (Horsfield, 1823)	24	8	33	62
52.	<i>Callosciurus inornatus</i> (Gray, 1867)	12	5	42	31
53.	<i>Menetes berdmorei</i> Blyth, 1849	14	6	43	113
54.	<i>Tamiops maritimus</i> (Bonhote, 1900)	1	1	100	1
55.	<i>Tamiops mccllellandii</i> (Horsfield, 1840)	3	0	0	0
56.	<i>Tamiops rodolphii</i> (Milne-Edwards, 1867)	5	4	80	13
57.	<i>Tamiops swinhoei</i> (Milne-Edwards, 1874)	6	1	17	170
Отряд Scandentia					
Семейство Tupaiidae					
58.	<i>Dendrogale murinae</i> (Schlegel et Muller, 1843)	1	0	0	0
59.	<i>Tupaia belangeri</i> (Wagner, 1841)	51	41	80	1814

* Из таблицы исключены экземпляры, определенные только до рода.

Таблица П4. Локализация тромбикулид на некоторых видах мелких млекопитающих

Вид клещей	Анальн. обл.	Вентр. обл.	Генит. обл.	Глаза	Нос	Уши	Хвост
1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Berylmys berdmorei</i>							
<i>Ascoschoengastia indica</i>	0	0	0	0	0	+	0
<i>Gahrliepia mirabilis</i>	+	0	0	0	0	+	+
<i>Leptotrombidium alopeciatum</i>	0	0	0	0	0	+	0
<i>Leptotrombidium deliense</i>	+	+	0	0	0	+	0
<i>Leptotrombidium pentafurcatum</i>	0	0	0	0	0	+	0
<i>Leptotrombidium imphalum</i>	+	0	0	0	0	+	0
<i>Leptotrombidium miculum</i>	0	0	0	0	0	+	0
<i>Leptotrombidium umbricola</i>	0	0	0	0	0	+	0
<i>Trombiculindus paniculatum</i>	0	0	+	0	0	0	0
<i>Trombiculindus traubi</i>	+	0	+	0	0	+	0
<i>Walchia isonychia</i>	0	0	0	0	0	+	0
<i>Walchia kritochaeta</i>	0	0	0	0	0	+	0
<i>Walchia lupella</i>	0	0	0	0	0	+	0
<i>Walchia rustica</i>	0	0	0		0	+	0
<i>Bandicota indica</i>							
<i>Blankaartia acuscutellaris</i>	0	0	0	0	0	+	0
<i>Doliosis brachypus</i>	0	0	0	0	+	0	0
<i>Gahrliepia mirabilis</i>	0	0	+	0	0	+	+
<i>Leptotrombidium alopeciatum</i>	0	0	0	0	0	+	0
<i>Leptotrombidium arvinum</i>	0	0	+	0	0	0	0
<i>Leptotrombidium deliense</i>	0	0	0	0	+	+	0
<i>Leptotrombidium pentafurcatum</i>	0	0	0	0	0	+	0
<i>Walchia ewingi</i>	0	0	0	0	0	+	0
<i>Walchia isonychia</i>	0	0	0	0	0	+	+
<i>Walchia kritochaeta</i>	0	0	0	0	0	+	0

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Walchia lupella</i>	0	0	0	0	0	+	+
<i>Walchia micropelta</i>	0	0	0	0	0	+	0
<i>Walchia rustica</i>	0	0	0	0	0	+	0
<i>Callosciurus inornatus</i>							
<i>Ascoschoengastia indica</i>	0	0	0	0	0	+	0
<i>Leptotrombidium bawangense</i>	0	0	0	+	0	0	0
<i>Leptotrombidium qujingense</i>	0	0	0	0	0	+	0
<i>Walchia delicatula</i>	0	0	0	0	0	+	0
<i>Leopoldamys revertens</i>							
<i>Ascoschoengastia indica</i>	0	0	0	0	0	+	0
<i>Ascoschoengastia lorius</i>	0	0	0	0	0	+	0
<i>Gahrlipeia mirabilis</i>	+	0	+	0	0	0	0
<i>Leptotrombidium imphalum</i>	0	+	0	0	0	0	0
<i>Schoengastiella ligula</i>	0	0	0	0	0	+	0
<i>Walchia kritochoeta</i>	0	0	0	0	0	+	0
<i>Walchia lupella</i>	0	0	0	0	0	+	0
<i>Walchia micropelta</i>	0	0	0	0	0	+	0
<i>Leopoldamys herberti</i>							
<i>Doliosis brachypus</i>	0	0	0	0	+	0	0
<i>Gahrlipeia mirabilis</i>	0	0	+	0	0	+	0
<i>Helenicula simena</i>	0	0	+	0	0	0	0
<i>Leptotrombidium alopeciatum</i>	0	0	+	0	0	+	0
<i>Leptotrombidium imphalum</i>	0	0	+	0	0	+	0
<i>Leptotrombidium</i> sp. 1	0	0	0	0	0	+	0
<i>Leptotrombidium turdicola</i>	0	0	0	0	0	+	0
<i>Leptotrombidium yulini</i>	0	0	+	0	0	+	0
<i>Lorillatun tungshihensis</i>	0	0	+	0	0	0	0
<i>Walchia dismina</i>	0	0	0	0	0	+	0
<i>Walchia ewingi</i>	0	0	0	0	0	+	0
<i>Walchia isonychia</i>	0	0	+	0	0	+	0
<i>Walchia lupella</i>	0	0	0	0	0	+	0
<i>Walchiella traubi</i>	0	0	+	0	0	0	0
<i>Maxomys surifer</i>							

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Ascoschoengastia indica</i>	0	0	0	0	0	+	0
<i>Ascoschoengastia lorius</i>	0	0	0	0	0	+	0
<i>Ascoschoengastia montana</i>	0	0	0	0	0	+	0
<i>Cheladonta neda</i>	0	0	0	0	0	+	0
<i>Dolosisia brachypus</i>	0	0	0	0	+	0	0
<i>Eutrombicula rara</i>	0	0	0	0	0	+	0
<i>Gahrliopia mirabilis</i>	0	0	+	0	0	+	0
<i>Leptotrombidium abramovi</i>	0	0	0	0	0	+	0
<i>Leptotrombidium alopeciutum</i>	0	0	0	0	0	+	0
<i>Walchia dismina</i>	0	0	0	0	0	+	0
<i>Walchia disparunguis</i>	0	0	0	0	0	+	0
<i>Walchia kritochoeta</i>	0	0	0	0	+	+	0
<i>Walchia lupella</i>	0	0	0	0	0	+	0
<i>Walchia micropelta</i>	0	0	0	0	0	+	0
<i>Walchiella traubi</i>	0	0	0	0	0	+	0
<i>Niviventer tenaster</i>							
<i>Dolosisia brachypus</i>	0	0	0	0	+	0	0
<i>Gahrliopia mirabilis</i>	0	0	+	0	0	0	0
<i>Leptotrombidium alopeciutum 8-4-6</i>	0	0	+	0	0	+	+
<i>Leptotrombidium deliense</i>	0	0	0	0	0	+	0
<i>Leptotrombidium sp. 1</i>	0	0	0	0	0	+	0
<i>Walchia dismina</i>	0	0	0	0	0	+	0
<i>Walchia lupella</i>	0	0	0	0	+	0	0
<i>Niviventer huang</i>							
<i>Ascoschoengastia indica</i>	0	0	0	0	0	+	0
<i>Dolosisia brachypus</i>	0	0	0	0	+	0	0
<i>Gahrliopia mirabilis</i>	0	0	+	0	0	0	0
<i>Leptotrombidium alopeciutum</i>	0	0	+	0	0	+	+
<i>Leptotrombidium deliense</i>	0	0	+	0	0	+	0
<i>Leptotrombidium chuanxi</i>	0	0	0	0	0	+	0
<i>Leptotrombidium imphalum</i>	0	0	0	0	0	+	0

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Leptotrombidium umbricola</i>	0	0	0	0	+	0	0
<i>Trombiculindus griseldae</i>	0	0	+	0	0	0	0
<i>Walchia kritochoeta</i>	0	0	0	0	0	+	0
<i>Walchia lupella</i>	0	0	0	0	0	+	0
<i>Walchiella impar</i>	0	0	+	0	0	0	0
<i>Walchiella traubi</i>	0	0	+	0	0	0	0
<i>Rattus</i> type IV							
<i>Ascoschoengastia audyi</i>	0	0	0	0	0	+	0
<i>Ascoschoengastia indica</i>	0	0	0	0	0	+	0
<i>Ascoschoengastia lorius</i>	0	0	0	0	0	+	0
<i>Ascoschoengastia montana</i>	0	0	0	0	0	+	0
<i>Blankaartia acuscutellaris</i>	0	0	0	0	0	+	0
<i>Gahrliepia mirabilis</i>	+	0	+	0	0	+	0
<i>Leptotrombidium alopeciatum</i>	0	0	+	0	0	0	+
<i>Leptotrombidium arenicola</i>	0	0	0	0	0	+	0
<i>Leptotrombidium deliense</i>	0	0	+	0	+	0	0
<i>Leptotrombidium nanchangense</i>	0	0	0	0	0	+	0
<i>Leptotrombidium pentafurcatum</i>	0	0	0	0	0	+	0
<i>Lorillatum oreophilum</i>	0	0	0	0	0	+	0
<i>Microtrombicula munda</i>	0	0	0	0	0	+	0
<i>Trombiculindus gateri</i>	0	0	0	0	0	+	0
<i>Walchia isonychia</i>	0	0	0	0	0	+	0
<i>Walchia kritochoeta</i>	0	0	0	0	0	+	0
<i>Walchia lupella</i>	0	0	0	0	0	+	0
<i>Walchia micropelta</i>	0	0	0	0	0	+	0

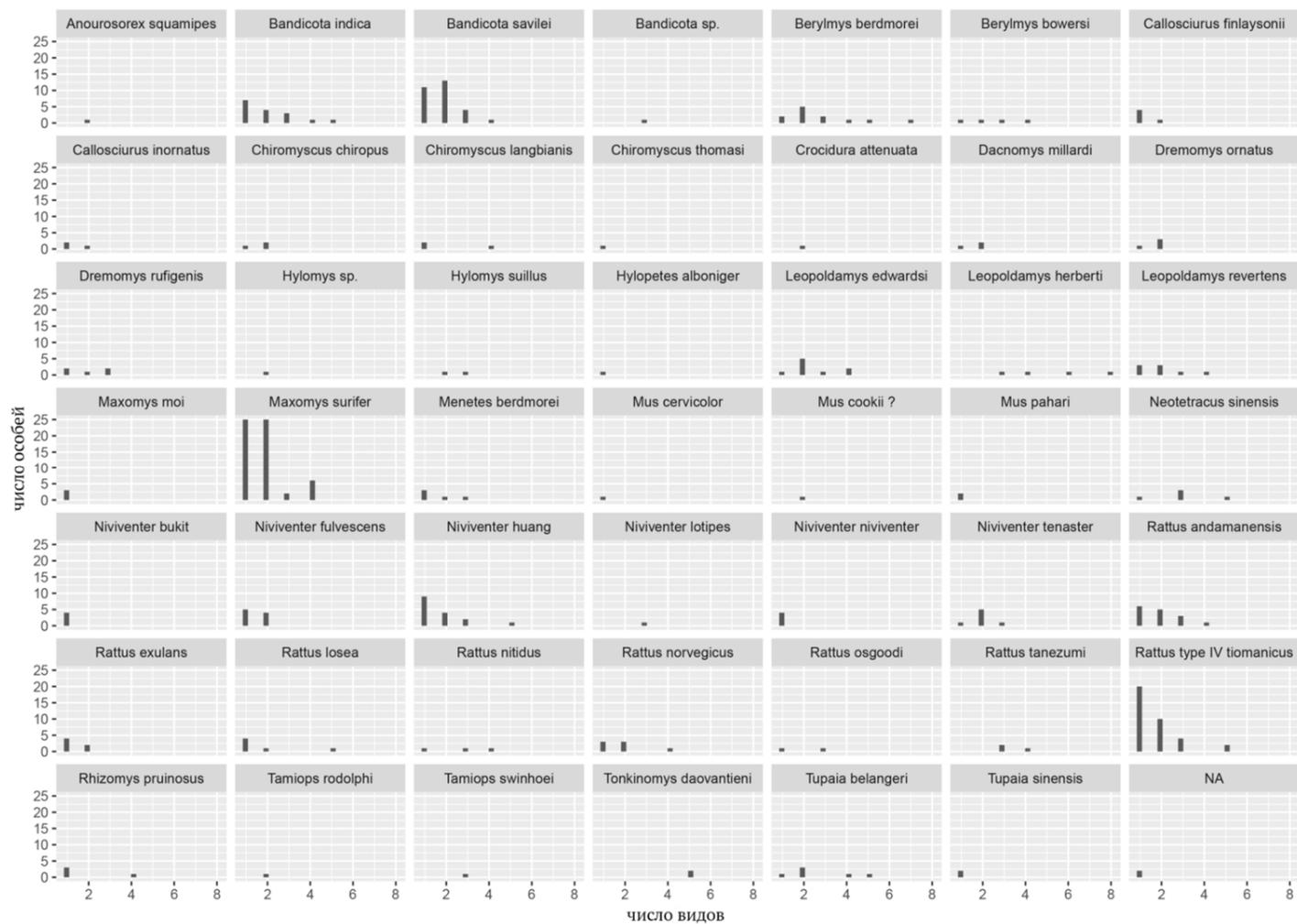


Рисунок П7. Число видов тромбикулид, одновременно паразитирующих на одном прокормителе.