

УДК 576.895.425

© А. А. Стекольников

ИЗМЕНЧИВОСТЬ КЛЕЩЕЙ-КРАСНОТЕЛОК ГРУППЫ TALMIENSIS РОДА NEOTROMBICULA HIRST, 1925 (ACARI, TROMBICULIDAE) В ОБЛАСТЯХ СИМПАТРИИ НА ЗАПАДНОМ КAVKAZE

[A. A. STEKOLNIKOV. VARIABILITY OF CHIGGER-MITES OF THE TALMIENSIS GROUP, GENUS NEOTROMBICULA HIRST, 1925 (ACARI, TROMBICULIDAE) IN THE AREAS OF SYMPATRY IN THE WEST CAUCASUS]

Клещи-красотелки имеют ряд особенностей, затрудняющих исследование их систематики. Сбор и лабораторное культивирование постларвальных фаз тромбикулид чрезвычайно сложны и трудоемки (Daniel, 1961; Шатров, 2000). Вследствие этого систематика данной группы построена практически только на признаках личинок. Но набор личиночных признаков достаточно беден. В результате при описании разнообразия на видовом уровне он быстро исчерпывается. Исследователь при этом сталкивается с ситуацией, когда отмечаемые им многочисленные формы краснотелок различаются только по морфометрическим показателям. Такие размерные формы могут быть обнаружены в одном месте сбора на одной особи хозяина (Vercammen-Grandjean et al., 1965; Davis, Loomis, 1971). Специалист по систематике тромбикулид в настоящее время не может абсолютно точно определить, имеет ли он дело в подобном случае с симпатрией близкородственных видов или внутривидовым диморфизмом. Следует, впрочем, отметить, что исследование полового диморфизма краснотелок не выявило морфологических различий между разнополыми личинками (Wrenn, Tegel, 1990). Нами случаи сосуществования разных размерных форм трактовались как симпатрия (Стекольников, 1996, 1999, 2001а, 2001б). В любом случае требуется тщательное описание таких форм, хотя бы в интересах практической диагностики.

В настоящей работе представлены результаты изучения симпатрических форм, относящихся к группе видов *talmiensis* рода *Neotrombicula* Hirst, 1925. Впервые о симпатрии в этой группе сообщалось несколько лет назад (Стекольников, 1996). Впоследствии на основании изучения дополнительного материала результаты указанной работы были во многом пересмотрены. В частности, были опубликованы описания новых видов, сведения об изменчивости разных видов на протяжении большей части известного ареала, проведены ревизия диагностических признаков с использованием дискриминантных функций и анализ морфологических различий между видами в местах симпатрии (Стекольников, 2001а). В статье 1996 г. приводились также данные о экогеографических тенденциях в группе *talmiensis*. Они были получены при сравнении между собой отдельных видов, а также географических форм в пределах вида *Neotrombicula talmiensis* (Schluger, 1955). В настоящей работе эти данные дополнены

сведениями по экогеографической изменчивости *N. pontica* Stekolnikov, 2001 и *N. sympatricus* Stekolnikov, 2001. С одной стороны, анализ особенностей распространения, приуроченности к хозяевам и морфологической изменчивости видов группы *talmiensis* выявляет все больше свидетельств в пользу того, что в данном случае мы имеем дело именно с симпатрией, а не с внутривидовым диморфизмом. С другой стороны, повышается очевидность того, что это виды близкородственные, а не просто разные и лишь из-за недостаточной детальности в изучении морфологии именуемые «симпатрическими».

Исследование поддержано Российским фондом фундаментальных исследований (грант 00-04-48881, «Симпатрия близкородственных видов кровососущих клещей — переносчиков возбудителей природно-очаговых болезней» и грант 00-15-97742, «Научные школы» — «Школа Е. Н. Павловского»).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Подробное описание материала приведено в нашей предыдущей статье, посвященной группе *talmiensis* (Стекольников, 2001а). Здесь указаны только места сбора, высота над уровнем моря (в метрах) и число промеренных экземпляров.

***Neotrombicula pontica*.** Краснодарский край: Краснодар, р. Кубань, Гидрострой, 20 м — 50; юж. с. Убинская, 4 км сев. горы Пшада, 100 м — 10; южн. с. Убинская, 4 км зап. горы Собер-Оашх, 100 м — 21; Горячий Ключ, ст. Долина Очарования, 150 м — 14; железная дорога Горячий Ключ—Туапсе, ст. Афапостик, р. Малая Собачка, 200 м — 13; железная дорога Горячий Ключ—Туапсе, ст. Чинары, 200 м — 16; Главный Кавказский хребет, 6 км вост. железной дороги Белореченск—Туапсе, гора Семашко, 1030 м — 65; 15 км сев.-вост. Туапсе, д. Анастасиевка, 100 м — 7; верховья р. Пшиш, 30 км сев. пос. Лазаревское, д. Алтубинал, 400 м — 50; 5 км сев.-зап. горы Шесси, 800 м — 1; р. Псезуапсе, р. Хаджуко, д. 30-й километр, 300 м — 2; вост. горы Аутль, 1200 м — 13; южн. Майкопа, агробиостанция Адыгейского государственного педагогического института, 300 м — 2; Кавказский заповедник, д. Гузерибль, 1000 м — 1.

***N. sympatricus*.** Краснодарский край: Пшада — 5; Собер-Оашх — 2; Долина Очарования — 1; Малая Собачка — 12; Чинары — 2; Семашко — 24; Анастасиевка — 18; Алтубинал — 1; Шесси — 6; 30-й километр — 2; р. Псезуапсе, зап. горы Стагоки, 550 м — 15; Аутль — 8; р. Сочи, д. Орехово, 100 м — 15; сев.-вост. Сочи, хр. Прохладный, 900 м — 12; массив Фишт-Оштен, зап. горы Туба, 1100 м — 16; массив Фишт-Оштен, оз. Псенодах, 1900 м — 12; р. Ачипсе, хр. Ассара, 1000 м — 50; Красная Поляна, р. Ачипсе, кордон Лаура, 700 м — 13; Красная Поляна, вост. горы Ачишхо, 1000 м — 7; Красная Поляна, хр. Аибга, 1000 м — 18; там же, 1500 м — 29. Дагестан: 4. Тува: Монгун-Тайгинский р-н, р. Барлык — 33. Армения: Севанский р-н, Лчашен — 10. Киргизия: Джалал-Абадская обл., Аксынский р-н, Сары-Челекский заповедник, 2000 и 2100 м — 16; Киргизский хр., ущелье Ала-Арча, щель Малиновая, 1700 м — 16; Киргизский хр., ущелье Аламедин, 2400 м — 8; Киргизский хр., ущелье Сухулук — 3. Турция: вилает Ризе, тропа Гюль—Фындыклы, 500 м — 8.

***N. carpathica*.** Schluger et Vysotzka, 1970. Украина: Закарпатская обл., с. Ясиня — 10. Краснодарский край: Геленджик—Кабардинка, Маркотхский хр., 500 и 700 м — 5; 15 км юго-зап. с. Даховская, дорога на турбазу «Лаго-Наки», 700 м — 30; массив Фишт-Оштен, турбаза «Лаго-Наки», 1500 м — 19; Псенодах — 44; Туба — 5; Гузерибль — 1; гора Ачишхо, 1850 м — 17; вост. горы Ачишхо — 7; Аибга, 1000 м — 18; Аибга, 1500 м — 3. Карачаево-Черкесия: верховья р. Уруп, гора Уруп, 2000 м — 15; р. Большая Лаба, д. Загедан, 1700 м — 7. Кабардино-Балкария: с. Безенги, 1500 м — 2. Северная Осетия: Стур-Дигора, д. Куссу, 1620 и 1800 м — 15.

Изученные экземпляры характеризовались посредством следующих мерных или счетных признаков. Расстояние: AW — между переднебоковыми щетинками щита, PW — между заднебоковыми щетинками щита, SB — между основаниями сенсилл, ASB — от оснований сенсилл до переднего края щита, PSB — от оснований сенсилл до заднего края щита, P-PL — от заднебоковых щетинок до заднего края щита, AP — от передне- до заднебоковых щетинок. Длина: SD — щита, AM — переднецентральной щетинки щита, AL — переднебоковых щетинок щита, PL — заднебоковых щетинок щита, H — плечевых щетинок, D_{min} и D_{max} — спинных

щетинок (минимальная и максимальная), TaIII — лапки III. Ip — сумма длин ног. NDV — число щетинок идиосомы. m-t — относительное расстояние mastitarsala от основания лапки III. Мы следуем общепринятой в систематике клещей-красотелок системе условных обозначений для записи различных признаков (Goff et al., 1982), дополненной некоторыми оригинальными аббревиатурами (TaIII и m-t), значения которых указаны выше. Все промеры в статье даны в микрометрах (мкм, μm).

Для выявления экогеографических закономерностей вычислялись корреляции между высотой над уровнем моря и значениями разных признаков. Использовались два различных показателя корреляции. Прежде всего вычислялся коэффициент Пирсона для выборки, включающей все промеренные экземпляры. Однако этот показатель нельзя считать достаточным. Во-первых, он зависит от предположения о нормальности распределения (StatSoft, 1999). Во-вторых, сопоставление высоты и значений промеров для отдельных экземпляров не вполне адекватно, так как высота считается одинаковой для всех экземпляров, собранных в одном пункте. Но объемы выборок из разных пунктов в нашем материале значительно различались. Поэтому нельзя исключить возможное влияние на значение (или достоверность) корреляции такого случайного по своей сути фактора, как объем сборов в том или ином месте.

В связи с этим на следующем этапе исследования вместо значений промеров у отдельных особей брались средние значения для выборок, а высота над уровнем моря заменялась на порядковую шкалу. Такая шкала строилась либо путем замены каждого представленного в нашем материале значения высоты на порядковый код (20 м — A, 100 м — B, 150 м — C и т. д.), либо путем сведения разных высот к нескольким категориям («равнинные», «низкогорные» и т. д.). Для редуцированного таким образом материала вычислялась корреляция Спирмена — показатель, который применим при малых размерах выборок и для признаков, измеренных в порядковой шкале (StatSoft, 1999). Корреляции вычислялись с помощью программы STATISTICA, версии 5.0. Средствами этой программы также проверялась достоверность приуроченности видов к тем или иным хозяевам. Преимущественную роль при этом играл критерий Колмогорова—Смирнова.

Для получения картины сходств между выборками разных видов использовалось многомерное шкалирование. Оно выполнялось по методу, представляющему собой комбинацию методов Гутмана и Краскела, и применялось к матрице евклидовых расстояний между выборками. Каждая выборка была представлена средними значениями признаков. Перед применением шкалирования производилась стандартизация данных. Средние значения вычислялись с помощью оригинальной программы для первичной обработки морфометрических баз данных по клещам-красотелкам в среде FoxPro. Матрица евклидовых расстояний строилась с помощью блока кластерного анализа программы STATISTICA. Наконец, само многомерное шкалирование осуществлялось с помощью соответствующего блока той же программы. Обсуждение значения этого метода в систематике красотелок приведено в нашей работе, посвященной ревизии рода *Hirsutiella* Schluger et Vysotzkaya, 1970 (Стекольников, 20016).

ЭКОГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Корреляция количественных признаков клещей-красотелок с климатическими условиями в местах сбора неоднократно отмечалась нами у представителей родов *Neotrombicula* и *Hirsutiella* (Стекольников, 1996, 1998, 1999, 20016). О климате в том или ином пункте обычно приходится судить по косвенным показателям. В настоящем случае исследовалась связь значений различных промеров с высотой над уровнем моря. Чем выше расположено место сбора, тем более холодным и влажным должен быть климат в этом пункте. Кроме того, на Западном Кавказе климат определяет еще один важный фактор: расстояние от Таманского полуострова, поскольку при движении от Таманского полуострова на юго-восток вдоль Главного хребта и Черноморского побережья происходит постепенное усиление горного характера ландшафта. В частности, растет высота хребтов, встречаются все более высокие вершины. На рис. 1 показана гора Шесси (1839 м), на которой расположен крайний западный на Кавказе участок субальпийской зоны. Далее на восток расположен альпийский массив Фишт-Оштен, где находится наиболее западный ледник. Чем юго-восточнее лежит место сбора, тем на большей высоте оно может оказаться.

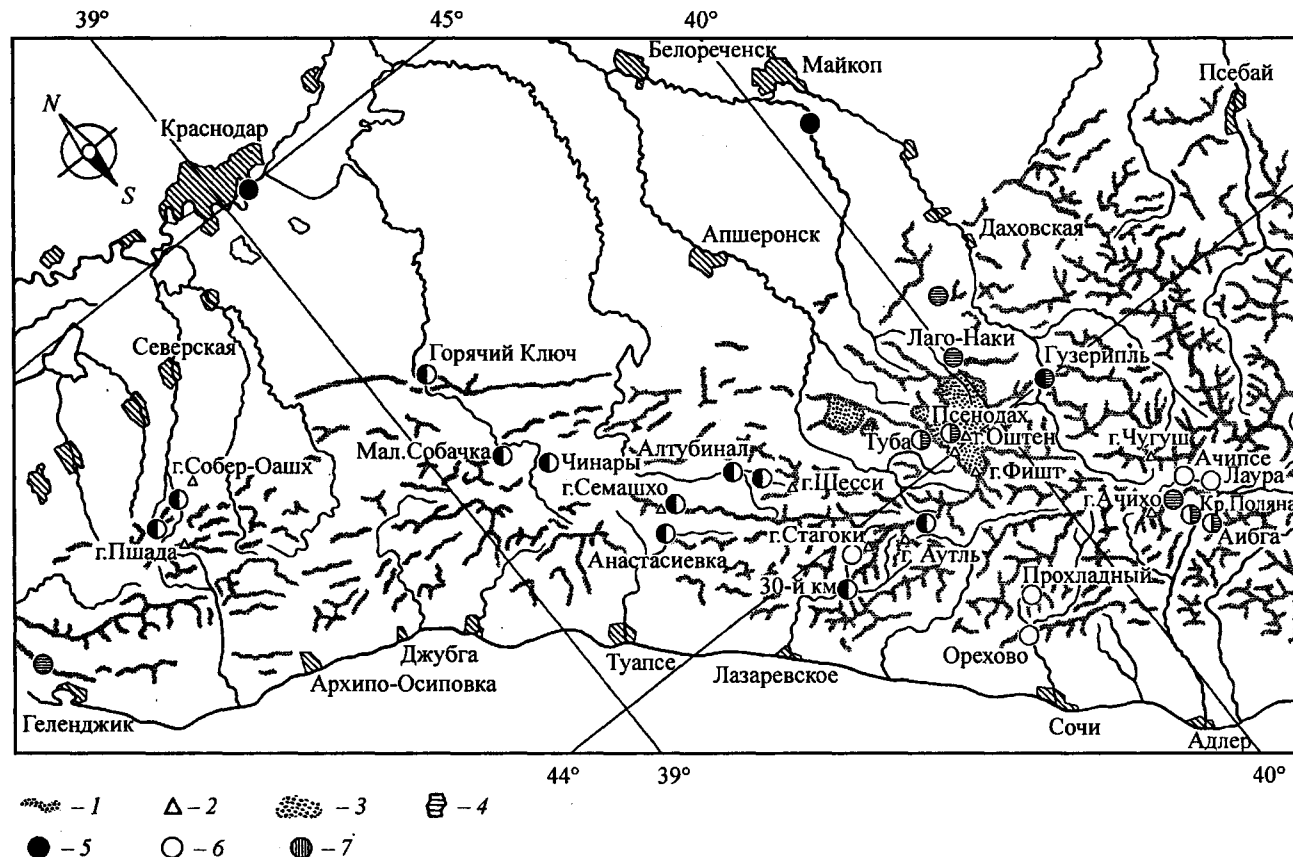


Рис. 1. Места сбора видов группы *talmiensis* на Западном Кавказе.

1 — хребты, 2 — вершины, 3 — горные массивы, 4 — города, 5 — *Neotrombicula pontica*, 6 — *N. sympatrica*, 7 — *N. carpathica*.

Однако в нашем распоряжении были и сборы из мест, расположенных близко друг к другу и при этом заметно различающихся по высоте (Анастасиевка и Семашко; Орехово и Прохладный; район Красной Поляны). Их изучение показывает, что самостоятельное значение «географического» фактора по сравнению с высотным в нашем случае невелико. Другие влияющие на климат факторы, такие как экспозиция склона, близость к побережью и т. д., нами также не учитывались. Возможно, они отчасти объясняют отмеченные отклонения от описанной здесь зависимости одних показателей от других.

В табл. 1 приведены значения и уровни достоверности корреляций между высотой над уровнем моря и значениями различных признаков у *N. pontica*. Сначала вычисления были проведены на выборке, включающей в себя все промеренные экземпляры ($N = 265$). При анализе результатов обращает на себя внимание прежде всего достаточно высокая и исключительно достоверная положительная зависимость от высоты показателей размера щита (признаки $AW-P-PL$) и показателя $m-t$. На рис. 2 видно, что значения признаков более или менее последовательно возрастают от «равнинной» выборки (Краснодар), до наиболее «горной» (Аутль). Остальные корреляции менее значимы и менее достоверны, за исключением D_{max} .

Известно, что на коэффициент корреляции Пирсона оказывают большое влияние выбросы (StatSoft, 1999). Поэтому вычисления были выполнены еще раз на выборке, из которой были исключены сборы из Краснодара и Аутля (т. е. крайние варианты изменчивости), а также мелкие по объему сборы из Шесси, Гузерипля, Майкопа, 30-го километра. Объем выборки в итоге составил 196 экз. Как мы видим (табл. 1), значения корреляций характеристик величины щита заметно уменьшились, но все же сохранили достоверность (за исключением ASB). Устойчивее всего оказались признаки SB и $P-PL$. Корреляции длин щетинок (и так очень небольшие) либо стали совсем незначительными и недостоверными (AM , AL , D_{max}), либо приобрели достоверность, но при этом корреляция поменяла знак (PL , H , D_{min}). Точно так же поменяла знак корреляция числа щетинок идиосомы (NDV). Очевидно, здесь наблюдается не связанная с высотой (и соответственно с климатом) географическая изменчивость. То же касается и характеристик длины ног (Ip и $TaII$). Наконец, корреляция показателя $m-t$ оказалась устойчивой, как и корреляции промеров щита.

Далее были взяты средние значения признаков для выборок, а высота над уровнем моря заменена на порядковую шкалу. Шкала включала 4 категории, определенные следующим образом: 1) 20 м (Краснодар), 2) 100—200 м, 3) 300—400 м, 4) 800—1200 м. Объем новой выборки, на которой вычислялась корреляция Спирмена, составил 14: таково было число исходных выборок. В табл. 2 приведены значения и уровни достоверности этой корреляции между признаками и высотой. Видно, что корреляции промеров щита и $m-t$ в целом достоверны и при таком подсчете.

Наконец, из этой небольшой выборки также были исключены крайние и недостоверные (полученные на слишком малом числе экземпляров) варианты, а именно: Краснодар, Аутль, Шесси, Гузерипль, Майкоп, 30-й километр. Итоговый объем составил всего 8 наблюдений, которые следующим образом распределились по категориям высотной шкалы: 1) 0, 2) 6, 3) 1 (Алтубинал), 4) 1 (Семашко). Однако и при этом положительные корреляции некоторых промеров щита, представляющих как его ширину (AW), так и длину (PSB , $P-PL$), остались высокозначимыми и достоверными (табл. 2). Аналогичную устойчивость проявляет и показатель $m-t$. Возникновение достоверных отрицательных корреляций длин некоторых

Таблица 1

Корреляция Пирсона между высотой над уровнем моря и значениями мерных признаков у *Neotrombicula pontica* Stek.

N		AW	PW	SB	ASB	PSB	SD	P-PL	AP	AM	AL	PL	H	D _{min}	D _{max}	Ip	NDV	TaIII	m-t
265	<i>r</i>	0.34	0.41	0.42	0.31	0.27	0.37	0.43	-0.08	0.19	0.20	0.04	0.02	0.09	0.24	-0.07	0.14	-0.15	0.51
	<i>p</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.218	0.002	0.001	0.470	0.725	0.124	0.000	0.237	0.022	0.012	0.000
196	<i>r</i>	0.15	0.23	0.31	0.14	0.16	0.2	0.3	-0.13	-0.09	0.03	-0.22	-0.19	-0.16	-0.04	-0.12	-0.21	-0.04	0.36
	<i>p</i>	0.031	0.001	0.000	0.051	0.026	0.006	0.000	0.069	0.200	0.670	0.002	0.007	0.029	0.597	0.106	0.003	0.563	0.000

Примечание. *r* или *R* — значение коэффициента корреляции, *p* — уровень достоверности, полужирным шрифтом выделены значения, достоверные на уровне 0.05.

Таблица 2

Корреляция Спирмена между высотой над уровнем моря и значениями мерных признаков у *Neotrombicula pontica* Stek.

N		AW	PW	SB	ASB	PSB	SD	P-PL	AP	AM	AL	PL	H	D _{min}	D _{max}	Ip	NDV	TaIII	m-t
14	<i>R</i>	0.79	0.61	0.72	0.31	0.54	0.34	0.78	-0.39	0.41	0.08	-0.08	-0.07	0.04	0.27	0.29	-0.08	0.21	0.61
	<i>p</i>	0.001	0.019	0.003	0.283	0.047	0.232	0.001	0.173	0.151	0.794	0.788	0.819	0.893	0.359	0.311	0.785	0.483	0.02
8	<i>R</i>	0.77	0.51	0.66	0.19	0.73	0.66	0.76	-0.73	0.09	0.02	-0.41	-0.76	-0.73	-0.45	-0.27	-0.08	0.02	0.77
	<i>p</i>	0.026	0.192	0.076	0.657	0.039	0.078	0.027	0.039	0.826	0.971	0.319	0.027	0.039	0.261	0.526	0.854	0.971	0.026

Примечание. См. табл. 1.

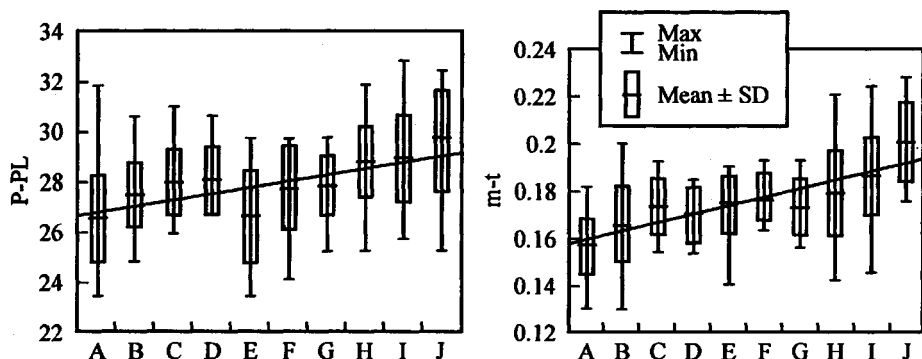


Рис. 2. Зависимость расстояния между уровнем пост-постеролатеральных щетинок щита и задним краем щита (P-PL), и относительного расстояния mastitarsala от основания лапки ног III (m-t) у *Neotrombicula pontica* от высоты над уровнем моря: интервалы значений для выборок (минимум, максимум, среднее $\pm$ стандартное отклонение) и линия регрессии для средних значений.

A — Краснодар (20 м), B — Собер-Оапх (100 м), C — Пшада (100 м), D — Анастасиевка (100 м), E — Горячий Ключ (150 м), F — Малая Собачка (200 м), G — Чинары (200 м), H — Алтубинал (400 м), I — Семашко (1030 м), J — Аутль (1200 м).

щетинок (H и $D_{\min}$) следует интерпретировать, так же как и в случае корреляции Пирсона. Это проявление не связанной с климатом географической изменчивости. Несколько большее доверие вызывает результат для AP, поскольку отрицательная коррелированность этого промера с P-PL имеет очевидный морфологический смысл (Стекольников, 20016). Впрочем, включение или исключение данного признака не влияет на обнаруженную нами общую тенденцию.

В табл. 3 и 4 представлены аналогичные результаты для *N. sympatrica*. В отличие от *N. pontica* данный вид найден и за пределами Краснодарского края: в Армении, Дагестане, Турции, Киргизии и Туве. Однако этот материал нами не использовался. В удаленных друг от друга регионах характер экогеографической изменчивости одного и того же вида вполне может оказаться различным, тем более что видовое единство *N. sympatrica* пока строго не доказано. Кроме того, одинаковым высотам в разных горных системах могут соответствовать различные экологические условия. Но в таком случае механическое объединение выборок, например с Кавказа и из Киргизии, было бы ошибкой.

Корреляция Пирсона вычислялась сначала для всех промеренных экземпляров из Краснодарского края ($N = 268$). Затем были удалены выборки с числом экземпляров 1 или 2. В оставшемся материале минимальный объем выборки составил 5. Был также убран крайний вариант изменчивости (Псенодах). Результат может служить хорошей иллюстрацией того, насколько сильно влияет удаление выбросов на корреляцию Пирсона. Несмотря на то что объем суммарной выборки уменьшился незначительно (с 268 до 248, или на 7.5 %), значение корреляции для PSB уменьшилось более чем в 2 раза и стало недостоверным, корреляции $D_{\min}$ и $D_{\max}$, наоборот, стали достоверными, но поменяли знак и т. д. (табл. 3). Видимо, это изменение в первую очередь было вызвано удалением aberrантной формы с оз. Псенодах. При вычислении корреляции Спирмена категории высот не выделялись: каждое значение высоты было заменено на порядковый код.

Поскольку материал по *N. sympatrica* был более разнообразен, чем по *N. pontica*, картина корреляций у него прослеживается более четко. У обоих видов с высотой увеличиваются ширина и длина щита, а также показатель m-t. Рис. 3 и 4, m-t наглядно демонстрируют эту четкую

Таблица 3

Корреляция Пирсона между высотой над уровнем моря и значениями мерных признаков у *Neotrombicula sympatrica* Stek.

N		AW	PW	SB	ASB	PSB	SD	P-PL	AP	AM	AL	PL	H	D _{min}	D _{max}	Ip	NDV	TaIII	m-t
268	r	0.38	0.51	0.29	0.44	0.24	0.45	0.50	-0.06	0.25	0.19	-0.11	-0.08	0.04	-0.01	0.38	0.59	0.02	0.34
	p	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.363	0.000	0.002	0.080	0.220	0.489	0.862	0.000	0.000	0.703	0.000
248	r	0.33	0.44	0.23	0.42	0.11	0.36	0.43	-0.07	0.33	0.22	-0.01	-0.01	0.13	0.13	0.36	0.49	0.08	0.27
	p	0.000	0.000	0.000	0.000	0.083	0.000	0.000	0.264	0.000	0.001	0.930	0.876	0.044	0.036	0.000	0.000	0.238	0.000

Примечание. См. табл. 1.

Таблица 4

Корреляция Спирмена между высотой над уровнем моря и значениями мерных признаков у *Neotrombicula sympatrica* Stek.

N		AW	PW	SB	ASB	PSB	SD	P-PL	AP	AM	AL	PL	H	D _{min}	D _{max}	Ip	NDV	TaIII	m-t
22	R	0.71	0.81	0.39	0.85	0.38	0.83	0.81	-0.07	0.5	0.6	0.11	0.05	0.29	0.25	0.38	0.78	-0.24	0.78
	p	0.000	0.000	0.075	0.000	0.078	0.000	0.000	0.773	0.019	0.003	0.631	0.821	0.193	0.257	0.083	0.000	0.293	0.000
16	R	0.69	0.82	0.55	0.78	0.27	0.74	0.85	-0.18	0.46	0.51	-0.04	-0.09	0.23	0.17	0.42	0.68	0.09	0.69
	p	0.003	0.000	0.028	0.000	0.312	0.001	0.000	0.501	0.077	0.044	0.883	0.730	0.390	0.524	0.106	0.004	0.744	0.003

Примечание. См. табл. 1.

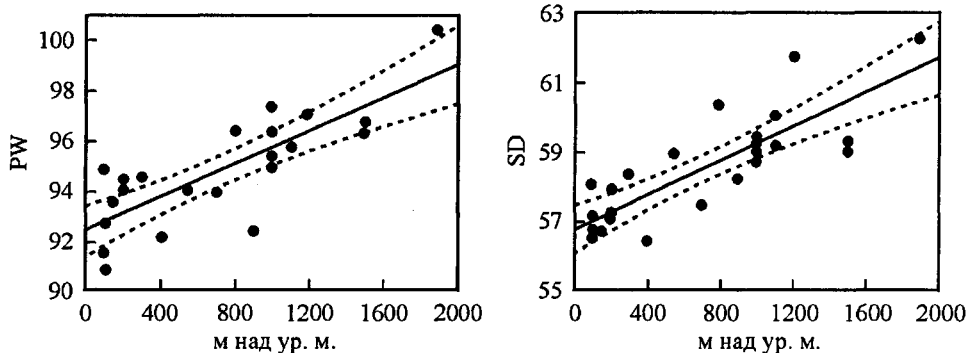


Рис. 3. Зависимость ширины (PW) и длины (SD) щита у *Neotrombicula sympatrica* Stek. от высоты над уровнем моря: средние значения для выборок, линия регрессии и ее 95 %-ный доверительный интервал.

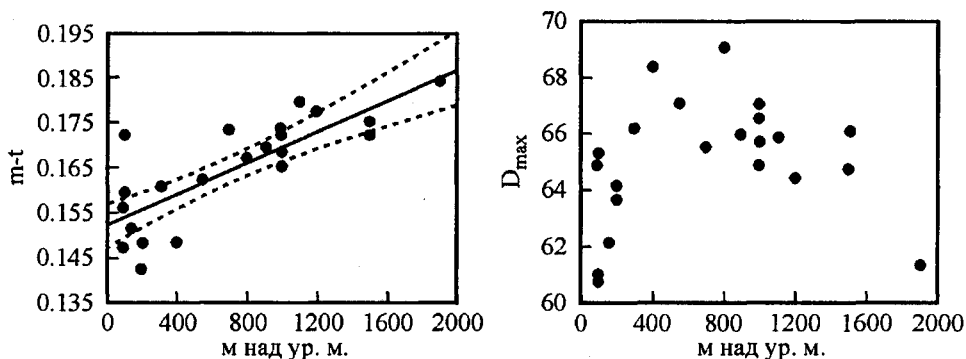


Рис. 4. Зависимость относительного расстояния mastitarsala от основания лапки ног III ($m-t$) и максимальной длины дорсальных щетинок идиосомы (D_{max}) у *Neotrombicula sympatrica* Stek. от высоты над уровнем моря: средние значения для выборок, линия регрессии (на графике $m-t$) и ее 95 % доверительный интервал.

линейную зависимость у *N. sympatrica*. Кроме того, у этого вида с высотой увеличивается число щетинок идиосомы (NDV). Не вполне ясно поведение показателя длины ног (Ip) у *N. sympatrica*, корреляция которого становится недостоверной при переходе от коэффициента Пирсона к коэффициенту Спирмена. Поскольку длина лапки III не обнаруживает значимой корреляции с высотой, а этот признак очевидным образом связан с длиной ног, мы склоняемся к тому, чтобы не придавать значения и корреляции длины ног. Вероятно, здесь наблюдается не связанная с высотой географическая изменчивость.

У обоих видов корреляции длин щетинок большинства типов невелики и меняют знак при удалении крайних вариантов. Это говорит о том, что их географическая изменчивость, как и изменчивость длины ног, существует, но слабо связана с высотой обитания популяций. Исключением, возможно, являются AM и AL у *N. sympatrica*: они увеличиваются с высотой, хотя эта тенденция слабее и менее достоверна, чем в случае показателей размера щита. В ряде случаев распределение точек на графике позволяет предположить наличие нелинейной зависимости. Так, на рис. 4 график зависимости максимальной длины дорсальных щетинок идиосомы (D_{max}) от высоты очень напоминает колоколообразную кривую со смещенным влево пиком. Но эту картину можно объяснить и иным образом, например как наличие отрицательной линейной зависимости показателя

D_{max} от высоты, которая при этом наблюдается только у среднегорных популяций, в то время как у низкогорных отмечается хаотичный и широкий разброс значений.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПО ХОЗЯЕВАМ

N. pontica был собран на мышах трех видов [полевая мышь *Apodemus agrarius* (Pallas), лесные мыши *A. ponticus* Sviridenko и *A. uralensis* (Pallas)], а также на кустарниковых полевках *Microtus (Terricola) daghestanicus* Schidlowski и *M. (T.) majori* Thomas. *N. sympatrica* собран на тех же хозяевах, а кроме того, найден на снежных полевках *Chionomys gud* (Satunin) и *Ch. nivalis* (Martins). В Киргизии, помимо не определенных до вида лесных мышей подрода *Apodemus (Sylvaeus)*, он паразитирует на серебристой полевке *Alticola argentatus* (Severtzov) и туркестанской крысе *Rattus turkestanicus* (Satunin). *N. carpathica* в пределах Западного Кавказа собран также на лесных мышах, обоих упоминавшихся видах *Microtus* и снежной (гудаурской) полевке *Ch. gud* (Стекольников, 2001a). Таким образом, списки хозяев у этих видов клещей достаточно близки. *N. pontica* не найден на снежных полевках, это связано с тем, что данный вид в отличие от *N. carpathica* и *N. sympatrica* не заходит в горы настолько высоко, чтобы он мог достичь зоны обитания снежной полевки. Отсутствие *N. pontica* и *N. carpathica* на серебристой полевке и туркестанской крысе свидетельствует только о более узких, чем у *N. sympatrica*, ареалах этих видов, не пересекающихся с ареалами упомянутых хозяев. Отсутствие *N. carpathica* на полевой мыши, вероятно, связано с недостаточным объемом сборов.

Рассмотрим количественные показатели приуроченности этих видов клещей к различным родам хозяев. Табл. 5 ясно показывает, что *N. sympatrica* в местах симпатрии с *N. pontica* почти не встречается на *Microtus*. *N. pontica* в большем количестве встречается на *Microtus*, чем на *Apodemus*, однако это различие недостоверно. Вне области симпатрии *N. pontica* найден в достаточном количестве только в Краснодаре, но в данном месте не были обнаружены виды рода *Microtus*, поэтому эти сборы ничего не говорят о распределении по хозяевам. *N. sympatrica* в местах симпатрии с *N. carpathica* также чаще встречается на *Apodemus*, но здесь эта приуроченность не является такой же строгой (табл. 6). Малый объем материала не позволяет оценить ее достоверность. *N. carpathica* распределяется по хозяевам примерно так же, как *N. pontica*: он встречается как на *Microtus*, так и на *Apodemus*, однако на *Microtus* несколько чаще. Вне областей симпатрии ни о какой приуроченности *N. sympatrica* к *Apodemus* говорить вообще не приходится (табл. 7). Нередко на *Microtus* (как и на других полевках) собранного материала оказывается даже больше. Таким образом, приуроченность к *Apodemus* — локальная особенность *N. sympatrica*, наблюдающаяся, видимо, только в области симпатрии этого вида и *N. pontica*.

Наличие предпочтительного отношения того или иного хозяина у краснотелок объясняют соответствием экологических особенностей данного вида клещей и данной группы позвоночных-хозяев (Кудряшова, 1998). Например, у них могут совпадать места обитания. Так, пещерные краснотелки будут паразитировать прежде всего на летучих мышах и только случайно могут встретиться на других хозяевах. Вероятно, в нашем случае какая-то особенность условий среды в местах обитания *N. pontica* приводит к «уходу» готовых к нападению на хозяина голодных личинок *N. sympatrica* из сферы активности кустарниковых полевков. Это может быть сравнительно высокая или, наоборот, низкая степень увлажнения почвы, толщина подстилки, плотность травяного покрова и т. д. Возможно, менее густой покров из щетинок *N. sympatrica* хуже способен выполнять функцию

Таблица 5

Распределение *Neotrombicula pontica* Stek.
и *N. sympatrica* Stek. по хозяевам в местах симпатрии

Место	Хозяин	<i>N. pontica</i>	<i>N. sympatrica</i>
Ппада	<i>Apodemus</i>	10	5
	<i>Microtus</i>	6	0
Собер-Оапх	<i>Apodemus</i>	14	4
	<i>Microtus</i>	23	0
Чинары	<i>Apodemus</i>	12	2
	<i>Microtus</i>	17	0
Семашко	<i>Apodemus</i>	67	27
	<i>Microtus</i>	16	0
30-й км	<i>Apodemus</i>	0	3
	<i>Microtus</i>	2	0
Аутль	<i>Apodemus</i>	5	7
	<i>Microtus</i>	19	1
Горячий Ключ	»	19	1
Малая Собачка	<i>Apodemus</i>	18	12
Анастасиевка	»	8	20
Шесси	»	1	6
Алтубинал	<i>Microtus</i>	62	1
Итого:		299	89
	<i>Apodemus</i>	135	86
	<i>Microtus</i>	164	3

Таблица 6

Распределение *Neotrombicula sympatrica* Stek.
и *N. carpathica* Schlug. et Vysotz. по хозяевам
в местах симпатрии

Место	Хозяин	<i>N. sympatrica</i>	<i>N. carpathica</i>
Туба	<i>Apodemus</i>	19	0
	<i>Microtus</i>	2	6
Псенодах	<i>Apodemus</i>	1	0
	<i>Microtus</i>	5	79
	<i>Chionomys</i>	6	0
Красная Поляна	<i>Apodemus</i>	9	0
	<i>Chionomys</i>	2	11
Аибга	<i>Apodemus</i>	57	21
	<i>Microtus</i>	0	2

«пластрона» (Шатров, 2000), защищающего от капельной влаги. Можно также предположить и то, что менее густой хетом, наоборот, хуже защищает от чрезмерной потери влаги путем транспирации.

Известно, что лесные мыши и полевки значительно различаются по характеру двигательной активности. Полевки более привязаны к своим норам, и их наземная деятельность часто сводится к небольшим перебежкам от норы до кормовой площадки по одним и тем же маршрутам (Наумов, 1948). Мыши перемещаются по поверхности почвы на значитель-

Распределение *Neotrombicula sympatrica* Stek.
по хозяевам вне области симпатрии

Место	Хозяин	Экз.
Прохладный	<i>Apodemus</i>	7
	<i>Microtus</i>	5
Лаура	<i>Apodemus</i>	6
	<i>Microtus</i>	7
Турция	<i>Apodemus</i>	7
	<i>Microtus</i>	11
Сары-Челек	<i>Apodemus</i>	3
	<i>Alticola</i>	16
	<i>Rattus</i>	8
Ала-Арча	<i>Apodemus</i>	18
	<i>Alticola</i>	5
Аламедин	<i>Apodemus</i>	6
	<i>Alticola</i>	10
Итого:		153
	<i>Apodemus</i>	76
	<i>Microtus</i>	30
	<i>Chionomys</i>	8
	<i>Alticola</i>	31
	<i>Rattus</i>	8

Примечание. В материале из Лауры исключены экземпляры, о которых точно неизвестно, с какого вида хозяина они были собраны. Представлены только такие места сбора, где были пойманы и мыши, и полевки.

ные расстояния с целью поиска корма, обследования и охраны территории (Карулин и др., 1976). Они часто передвигаются прыжками и меньше, чем полевки, соприкасаются с подстилкой (Шлугер, 1961). Эти различия особенно сильны, если сравнивать мышей с кустарниковыми полевками, которым в большей степени, чем другим представителям рода *Microtus*, свойствен «подземный» облик и образ жизни (Огнев, 1950). В частности, у лесных мышей по сравнению с *M. majori* выше темп передвижения по индивидуальному участку и более выражена миграционная активность (Ларина, Тарасов, 1979). Предположим, что голодные личинки *N. sympatrica* нападают на хозяина с травы или с нижнего яруса подлеска, а *N. pontica* — с поверхности почвы или даже в толще почвы и подстилки. Тогда для *N. sympatrica* вероятность встречи с мышами будет больше, чем с полевками, а *N. pontica* может нападать и на тех, и на других. Активно «прочесывающие» траву многочисленные мыши могут собрать на себя практически всех находящихся там клещей, прежде чем через тот же участок пробежит хотя бы одна полевка.

Подобным образом объясняли различия в хозяйинной приуроченности некоторых иксодовых клещей. Чем выше расположен «ярус активного подстерегания» у того или иного вида клеща (или отдельной фазы онтогенеза), тем менее вероятно его нападение на передвигающихся в подстилке бурозубок и более вероятно — на мышей, а затем на лазающих по траве мышовок и бурундуков (Шлугер, 1961). Различия в высоте концентрации подстерегающих хозяина клещей Шлугер также связывала с неодинаковой степенью влаголюбивости разных фаз и видов последних.

Следует принять во внимание также различия в суточной активности зверьков. Мыши намного активнее полевок ночью, в то время как днем, наоборот, полевки активнее мышей (Ларина, Тарасов, 1979). Но в разное время суток различны и микроклиматические условия на поверхности почвы (выпадение росы и пр.). А это в свою очередь может приводить к изменениям локализации свободных личинок клещей. В результате и складывается наблюдаемая нами картина распределения *N. sympatrica* по хозяевам. Разумеется, это только предварительные соображения: сведения по экологии краснотелок пока слишком скудны, чтобы строить более определенные гипотезы.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ И МЕЖВИДОВЫЕ РАЗЛИЧИЯ

Полученная методом многомерного шкалирования картина расстояний между выборками (рис. 5) хорошо отражает сложную структуру изменчивости видов группы *talmiensis*. При ее построении для большей четкости были исключены выборки *N. pontica* и «мелкая» экогеографическая форма *N. talmiensis* из Крыма и Казахстана. Следует отметить разделение материала по *N. sympatrica* на относительно компактное ядро и широко разбросанную периферию. В ядро вошли западнокавказские выборки (исключение — Псенодах), а также материал, собранный в урочищах Киргизского хребта. Обращает на себя внимание вытянутость этого ядра, что, очевидно, отражает экогеографическую изменчивость: на левом нижнем полюсе расположены «мелкие» низкогорные формы (Малая Собачка, Анастасиевка, Орехово и др.), а на правом верхнем — «крупные» среднегорные (Аутль, Туба, Ачипсе и др.). Эта дифференциация привела к тому, что при отграничении *N. sympatrica* от *N. carpathica* пришлось строить две дискриминантные функции: одну для «мелкой» и другую для «крупной» форм *N. sympatrica* (Стекольников, 2001а).

Периферия состоит из ряда выборок (Тува, Псенодах, Лчашен, Сары-Челек, Фындыклы), обнаруживающих сильные и при этом разнонаправленные отличия от основного материала. Многие из этих форм могли бы претендовать на статус самостоятельных видов. Однако для этого требуется более широкий материал, на основании которого можно было бы продемонстрировать характер изменчивости таких предполагаемых новых видов, выявить их ареалы и показать наличие достоверного морфологического хиатуса между ними и ранее описанными видами.

При дальнейшем анализе рис. 5 кажется неестественным, что дисперсная периферия *N. sympatrica* вся расположена по одну сторону от ядра. Эта асимметрия заставляет предположить, что есть и такие популяции *N. sympatrica*, которые по известным в настоящее время диагностическим признакам определяются как *N. carpathica* и *N. talmiensis*. В частности, такой отклоняющейся формой *N. sympatrica* может оказаться материал из Ирана, который пока определяется нами как *N. talmiensis*. О его промежуточном по совокупности морфометрических признаков положении между этими видами свидетельствуют данные рис. 5 и результаты дискриминантного анализа (Стекольников, 2001а). Еще одной сомнительной по своему систематическому положению группой является выборка *N. talmiensis* из Болгарии. Для выяснения ее статуса требуется изучение более обширного материала из Средней и Южной Европы.

При сопоставлении взаимного положения выборок на рис. 5 и их морфометрических характеристик становится очевидным то, что вектор общего размера на этом графике направлен приблизительно из левого нижнего угла в правый верхний. Таким образом, самым мелким видом из трех оказывается *N. talmiensis*, выборки которого расположены ближе

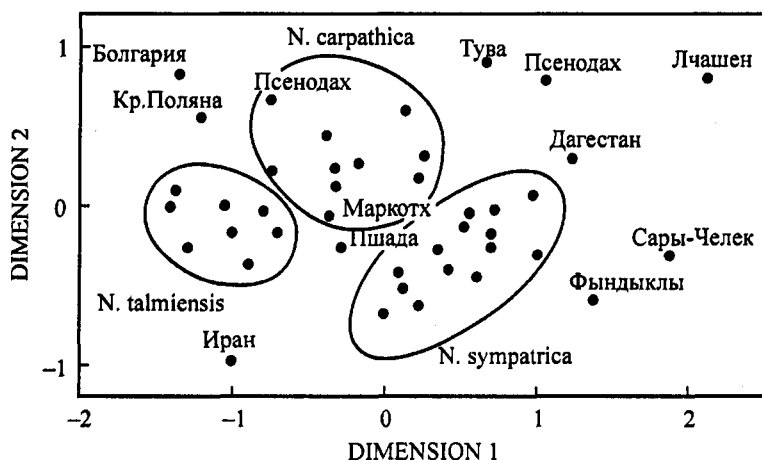


Рис. 5. Картина сходств между выборками видов группы *talmiensis*, полученная методом многомерного шкалирования.

Кр. Поляна — аберрантная форма *N. carpathica* Schlug. et Vysotz. (Тува + вост. горы Ачишко + Аибга), Пшада — *N. sympatrica* Stek. (Пшада + Собер-Оашх).

других к левому нижнему углу. В связи с этим основной проблемой в систематике группы *talmiensis* является различие мелких экогеографических форм *N. carpathica*, *N. sympatrica*, а возможно, и *N. pontica* от номинативного вида. Так, выборки из крайней западной части Краснодарского края (Маркотхский хребет в районе Геленджика, Пшада, Собер-Оашх) очень близки к *N. talmiensis*. Кроме того, они занимают промежуточное положение также между *N. carpathica* и *N. sympatrica*.

С использованием дискриминантных функций часть этого материала (Пшада, Собер-Оашх) в конечном итоге была определена как *N. sympatrica*, а часть (Маркотхский хребет) — как *N. carpathica* (Стекольников, 2001а). Но результат последнего определения может быть поставлен под сомнение. Невысокий (максимальная высота — 762 м) Маркотхский хребет расположен в Новороссийской естественно-исторической области, обладающей значительно более сухим климатом, чем восточные районы Краснодарского края, относящиеся к Западному Закавказью (Гулисашвили, 1964). Соответственно краснотелки в этом месте, согласно выявленным нами экогеографическим правилам (Стекольников, 1998, 1999, 2001б), должны отличаться меньшими значениями размерных показателей. Но *N. carpathica* отличается от *N. sympatrica* именно меньшими значениями длины ног и длины щетинок (Стекольников, 2001а). Поэтому не исключено, что материал из этого места на самом деле представляет собой «миниатюрную» форму *N. sympatrica*, не отличающуюся ни по одному из известных в настоящее время диагностических признаков от *N. carpathica*.

Против этого предположения свидетельствует выявленное в настоящей работе отсутствие у *N. sympatrica* корреляции длины ног и длины щетинок с высотой (и соответственно с климатом). Однако можно допустить, что в экстремально жарких и засушливых для данного вида условиях окрестностей Геленджика миниатюризация охватывает все количественные признаки. Так происходит, например, у *N. pontica*. Наиболее жарким и засушливым местом, где были собраны представители последнего, является Краснодар, расположенный в степной зоне Предкавказья. Вместе с тем краснодарская выборка по сравнению с остальным материалом по этому виду, собранным в предгорных и горных лесах, обнаруживает заметно меньшие значения практически всех признаков, за исключением длины

ног и длины лапки III (Стекольников, 2001a). В результате, включение выборки из Краснодара (вместе с «крупными» клещами из района Аутля) приводит к резкому сдвигу значения большинства корреляций в положительную сторону (табл. 1).

Еще более полной миниатюризацией отличаются *N. talmiensis* из Крыма и Казахстана: она захватывает и длину ног (Стекольников, 1996). В свете данных по экогеографической изменчивости у краснотелок нет доказательств того, что эту форму следует относить именно к *N. talmiensis*. По крайней мере, крымская выборка вполне может оказаться вариантом *N. sympatrica*, отличающимся миниатюризацией, зашедшей еще дальше, чем у особей с Западного Кавказа. Ведь и климат в Крыму в целом более теплый и сухой, чем на Черноморском побережье Краснодарского края. Можно подвергнуть сомнению возможность распространения *N. talmiensis* за пределами Восточной Сибири и Приморского края. Такая точка зрения в качестве рабочей гипотезы была принята в монографии, посвященной краснотелкам территории бывшего СССР (Кудряшова, 1998). Описание *N. talmiensis* и список хозяев этого вида там приведены только по материалу из Приморского края.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ

Судя по географическому положению мест находок, *N. carpathica* является южноевропейским видом, а *N. sympatrica* — азиатским. Естественной границей между ареалами данных видов служит Главный Кавказский хребет. Однако этот барьер легко может быть обойден на крайнем западе и востоке Кавказа. На востоке, в Дагестане, уже были найдены краснотелки, характерные для азиатской фауны: *N. turkestanica* Kudryashova, 1993 (Стекольников, 1997) и *Hirsutiella alpina* Stekolnikov, 2001 (Стекольников, 2001b). Поэтому находка там *N. sympatrica* не вызывает удивления. На западе, где Главный Кавказский хребет низок и разбит долинами рек на отдельные массивы, *N. sympatrica* одинаково часто встречается по обе его стороны (рис. 1). Восточнее горы Чугуш альпийская зона Главного Кавказского хребта уже непрерывна и здесь на северном макросклоне найден только *N. carpathica* (материал из Карачаево-Черкесии, Кабардино-Балкарии и Северной Осетии).

На южном макросклоне *N. carpathica* найден в районе Красной Поляны. Туда он вполне мог проникнуть через расположенный поблизости крайний западный разрыв Главного Кавказского хребта — между массивом Фишт-Оштен и хр. Чугуш, по долине р. Белая. Следует отметить, что данный вид здесь представлен двумя формами. В субальпийской зоне (отрог горы Ачишко, 1850 м) обитает типичная форма *N. carpathica*, а в лесном поясе (1000—1500 м) обнаружена aberrantная форма, отличающаяся от остальных *N. carpathica* узким щитом, более короткими щетинками и меньшим m-t (Стекольников, 2001a). Та же картина наблюдается и в западной части массива Фишт-Оштен. На высоте 1900 м (оз. Псенодах) собраны особи типичных *N. carpathica*, а ниже в лесу (зап. горы Туба, 1100 м) обитает упомянутая выше aberrantная форма. Можно предположить, что какие-то особенности среды в лесной зоне южного макросклона являются неблагоприятными для *N. carpathica* и мешают его более глубокому проникновению в Закавказье. Они же, вероятно, способствовали образованию aberrantной формы на границе области выживания вида. Кроме того, определен как *N. carpathica* материал, собранный на Маркотхском хребте. Но результат этого определения, как отмечалось выше, может быть неверным.

N. pontica, очевидно, является лесным западнокавказским видом. Вероятно, его ареал приблизительно совпадает с областью распространения

горных мезофильных дубовых лесов (Геоботаническая карта, 1954). Кроме того, судя по находке этого вида в Краснодаре, он может встречаться также на территории Предкавказья: в изолированных участках леса в поймах рек. В связи с этим предполагаемой восточной границей его ареала на Северном Кавказе служит пойма р. Лаба, а южнее Главного Кавказского хребта эта граница, видимо, тянется от массива Фишт-Оштен к берегу моря между пос. Лазаревский и Сочи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Геоботаническая карта СССР. Масштаб 1 : 4 000 000. М., 1954.
- Гулисашвили В. З. Природные зоны и естественно-исторические области Кавказа. М.: Наука, 1964. 327 с.
- Карулин Б. Е., Никитина Н. А., Хляп Л. А., Литвин В. Ю., Охотский Ю. В., Альбов С. А., Сушкин Н. Д., Павловский Ю. С. Суточная активность и использование территории лесной мышью (*Apodemus sylvaticus*) по наблюдениям за зверьками, мечеными ⁶⁰Co // Зоол. журн. 1976. Т. 55, вып. 1. С. 111—121.
- Кудряшова Н. И. Клещи-красотелки (Acariformes, Trombiculidae) Восточной Палеарктики // Сб. тр. Зоол. музея МГУ. 1998. Т. 39. М.: KMK Scientific Press. 342 с.
- Ларина Н. И., Тарасов М. А. Суточная и сезонная активность лесной мыши и малоазийской кустарниковой полевки в горах Северо-Западного Кавказа // Экология. 1979. № 5. С. 56—60.
- Наумов Н. П. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 204 с.
- Огнев С. И. Звери СССР и прилежащих стран (Звери Восточной Европы и Северной Азии). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Т. 7. 706 с.
- Стекольников А. А. Клещи-красотелки группы *talmiensis* (Trombiculidae: Neotrombicula) России и сопредельных территорий: таксономический анализ с использованием компьютерных методов // Паразитология. 1996. Т. 30, вып. 5. С. 377—397.
- Стекольников А. А. Новые данные по фауне и систематике клещей-красотелок группы *autumnalis* (Trombiculidae, Neotrombicula) // Паразитология. 1997. Т. 31, вып. 6. С. 527—542.
- Стекольников А. А. Экогеографическая изменчивость клеща-красотелки *Neotrombicula delijani* Kudryashova, 1977 (Acar, Trombiculidae) // Энтомол. обозр. 1998. Т. 77, вып. 1. С. 229—237.
- Стекольников А. А. Ревизия клещей-красотелок группы *vulgaris* (Trombiculidae, Neotrombicula) // Паразитология. 1999. Т. 33, вып. 5. С. 387—403.
- Стекольников А. А. Новые виды и симпатрические отношения клещей-красотелок группы *talmiensis* (Trombiculidae, Neotrombicula) // Паразитология. 2001а. Т. 35, вып. 6. С. 496—518.
- Стекольников А. А. Систематика клещей-красотелок рода *Hirsutiella* Schluger et Vysotzka, 1970 (Acar, Trombiculidae) // Энтомол. обозр. 2001б. Т. 80, вып. 1. С. 219—242.
- Шатров А. Б. Красотелковые клещи и их паразитизм на позвоночных животных. Тр. Зоол. ин-та РАН. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2000. Т. 285. 276 с.
- Шлугер И. С. Некоторые данные по биологии *Ixodes trianguliceps* Bir. и *I. persulcatus* P. Sch. в Красноярском крае // Мед. паразитол. и паразитарн. болезни. 1961. Т. 30, вып. 4. С. 425—433.
- Daniel M. The bionomics and developmental cycle of some chiggers (Acariformes, Trombiculidae) in Slovak Carpathians // Ceskosl. Parasitol. 1961. Vol. 8. P. 31—118.
- Davis R. M., Loomis R. B. The intranasal chigger *Microtrombicula merrihewi* (Acarina: Trombiculidae) in the north american free-tailed bat, *Tadarida brasiliensis* // The Southwestern Naturalist. 1971. Vol. 15, N 4. P. 437—458.
- Goff M. L., Loomis R. B., Welbourn W. C., Wrenn W. J. A glossary of chigger terminology (Acar: Trombiculidae) // J. Med. Ent. 1982. Vol. 19, N 3. P. 221—238.
- StatSoft, Inc. Электронный учебник по статистике. Москва: StatSoft, 1999. Web: <http://www.statsoft.ru/home/textbook/default.htm>.
- Vercammen-Grandjean P. H., Watkins S. G., Beck A. J. Revision of *Whartonia glenni* Brennan, 1962, an american bat parasite (Acarina: Leeuwenhoeikiidae) // Acarologia. 1965. Vol. 7, N 3. P. 492—509.
- Wrenn W. J., Tüegel M. A. Sexual differences in development and morphology of the chigger, *Eutrombicula cinnabaris* (Acar: Trombiculidae) // 8 Internat. Congr. Acarology. Abstracts. Česk'e Bud'ejovice, 1990. P. 62.

SUMMARY

Variability of morphometrical characters and host specificity in the 3 closely related species, *Neotrombicula pontica* Stekolnikov, 2001; *N. sympatrica* Stekolnikov, 2001, and *N. carpathica* Schluger et Vysotskaya, 1970 have been studied. Some ecogeographical rules have been revealed in *N. pontica* and *N. sympatrica*. Scutal width and length, and relative distance between mastitarsala and leg III base (m-t) show strong and significant correlations with the habitat altitude above sea level. In *N. sympatrica*, the number of idiosomal setae (NDV) is also correlated with altitude.

N. sympatrica was extremely rare on voles of the *Microtus* subgenus *Terricola* in the areas where the sympatric occurrence of *N. sympatrica* and *N. pontica* has been reported. *N. sympatrica* parasitize in these areas only mice of the genus *Apodemus*, while no host specificity of this species to *Apodemus* in other localities has been found. *N. pontica* and *N. carpathica* use both *Apodemus* and *Microtus* as hosts, being somewhat more numerous on *Microtus*. The pattern of the distances between samples, constructed by multidimensional scaling, has been considered from the point of view of probable diagnostic problems in the *talmiensis* group. *N. talmiensis* is the smallest species in the group. Therefore, the main taxonomic problem in the *talmiensis* group is distinguishing of small ecogeographical forms of other species from *N. talmiensis*. Probable areas of the species distribution are described. *N. carpathica* appears to be a Southern European species, while *N. sympatrica* is an Asian one. The Main Caucasian Range is a natural barrier between these two species. *N. pontica* is probably a Western Caucasian species, inhabiting mountain and isolated flood-land forests.