

УДК 591.531.213-94(1-021.21)

ФАУНИСТИЧЕСКИЕ КОМПЛЕКСЫ ЭКТОПАРАЗИТОВ РУКОКРЫЛЫХ (CHIROPTERA: VESPERTILIONIDAE, MINIOPTERIDAE, RHINOLOPHIDAE, MOLOSSIDAE) ПАЛЕАРКТИКИ

© 2017 г. М. В. Орлова^{1,2,*}, О. Л. Орлов^{3,4,**}, Д. В. Казаков^{5,***}, А. В. Жигалин¹

¹Национальный исследовательский Томский государственный университет, Томск 634050, Россия

²Тюменский государственный университет, Тюмень 625003, Россия

³Уральский государственный педагогический университет, Екатеринбург 620017, Россия

⁴Уральский государственный медицинский университет, Екатеринбург 620028, Россия

⁵Иркутский государственный университет, Иркутск 664003, Россия

*e-mail: masha_orlova@mail.ru

**e-mail: o_l_orlov@mail.ru

***e-mail: kazakov.denis.95@mail.ru

Поступила в редакцию 10.05.2016 г.

Описана первая попытка выделения фаунистических комплексов основных групп эктопаразитов летучих мышей Палеарктики. Приведено несколько подходов, позволяющих оценить распространение эктопаразитов и динамику паразитоценозов различных таксонов хозяев в широтном и меридиональном направлениях. Из проведенного анализа следует, что максимальным числом видов и наибольшим таксономическим богатством членистоногих, постоянно паразитирующих на палеарктических летучих мышах, характеризуется суббореальная аридная зона умеренного пояса. Это согласуется с эволюционной историей семейств и триб палеарктических рукокрылых.

Ключевые слова: эктопаразиты рукокрылых, Палеарктика, *Spinturnix*, *Macronyssus*, *Vespertilionidae*

DOI: 10.7868/S0044513417070121

Сравнительные биогеографические исследования паразитов и их хозяев представляют большой интерес, поскольку распространение, передвижения и демографические особенности хозяев являются основными факторами, определяющими распространение популяций паразита (особенно это актуально для паразитов без свободноживущей стадии и/или с низкой способностью к распространению) (Nadler, 1995; Whiteman, Parker, 2005; McCoу, 2009). Биогеография рукокрылых (и, как следствие, их эктопаразитов) характеризуется особым своеобразием, обусловленным способностью летучих мышей к полету и потребностью в зимних убежищах с положительной температурой для длительной (до полугода) гибернации. Однако, несмотря на активно развернутые на рубеже 20–21 вв. многочисленные и всесторонние хироптерологические исследования в Старом Свете, на сегодняшний день работы по хироптерологическому районированию Палеарктики практически отсутствуют. Единственная

статья, посвященная данному вопросу, принадлежит Горачеку с соавторами (Hogaček et al., 2000).

Изучение биогеографии летучих мышей и их эктопаразитов в настоящее время проводится преимущественно в общем тренде молекулярных исследований (Bruyndonckx et al., 2009; Bruyndonckx et al., 2010; Baulechner et al., 2013) и сводится к изучению филогении отдельных таксонов хозяев (в основном, видов рода *Myotis* Kaup 1829) и некоторых ассоциированных с ними групп паразитов (род *Spinturnix*), а также экстраполяции полученных данных на распространение.

Ранее нами была предпринята попытка выделения фаунистических комплексов эктопаразитов летучих мышей бореальной Палеарктики (Orlova, Orlov, 2015).

Целью данной работы являлся анализ распределения некоторых таксонов эктопаразитов рукокрылых по территории Палеарктики.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В основу данного исследования легли оригинальные и литературные данные. Согласно этим данным, наиболее распространенными и изученными группами эктопаразитов летучих мышей, входящих в Палеарктическое ядро (Palaeartic core species) (Horaček et al., 2000), являются:

1. Гамазовые клещи (Mesostigmata, Gamasina) семейств Spinturnicidae (рода *Paraperiglischrus* Rudnick 1960, *Eyndhovenia* Rudnick 1960, *Spinturnix* von Heyden 1826) и Macronyssidae (рода *Ichoronyssus* Kolenatii 1858, *Macronyssus* Kolenatii 1858, *Steatonyssus* Kolenatii 1858, *Cryptonyssus* Radovsky 1966, *Parasteatonyssus* Radovsky 1966).

2. Кровососущие мухи (Insecta, Diptera) семейств Nycteribiidae (рода *Basilina* Miranda Ribeiro 1903, *Nycteribia* Latreille 1796, *Penicillidia* Kolenati 1863, *Phthiridium* Hermann 1804) и Streblidae (род *Brachytarsina* Macquart 1851).

3. Блохи (Insecta: Siphonaptera) семейства Ischnopsyllidae (рода *Araeopsylla* Jordan et Rothschild 1921, *Ischnopsyllus* Westwood 1906, *Myodopsylla* Jordan et Rothschild 1911, *Nycteridopsylla* Oudemans 1906, *Rhinolophopsylla* Oudemans 1910).

Палеарктическое ядро (в понимании И. Горачека с соавторами (2000)) включает в себя эндемичные палеарктические рода рукокрылых семейства гладконосые Vespertilionidae Gray 1821 (двухцветные кожаны *Vespertilio* Linnaeus 1758, вечерницы *Nyctalus* Bowdich 1825, широкоушки *Barbastella* Gray 1821). К Палеарктическому ядру указанными авторами также был отнесен полуэндемичный род стрелоухи *Otonycteris* Peters 1859 и эндемичные виды (виды родов ночницы *Myotis*, настоящие кожаны *Eptesicus* Rafinesque 1820, ушаны *Plecotus* Gray 1821, нетопыри *Pipistrellus* Kaup 1829, трубконосы *Murina* Gray 1842, кожановидные нетопыри *Hypsugo* Kolenati 1856). В данное ядро были включены и виды с небольшими ареалами (*Eptesicus gobiensis* Bobrinskoу 1926, *Myotis schaubi* Kormos 1934 и некоторые другие). Также авторы отнесли к Палеарктическому ядру виды, происходящие из Эфиопской и Индо-Малайской областей, однако ныне преимущественно обитающие на территории Палеарктики: некоторые виды семейств подковоносые Rhinolophidae Gray 1825 (большой подковонос (*Rhinolophus ferrumequinum* (Schreber 1774)), малый подковонос (*Rhinolophus hipposideros* (Bechstein 1800)), средиземноморский подковонос (*Rhinolophus blasii* Peters 1866), бухарский подковонос (*Rhinolophus bocharicus* Kastschenko et Akimov 1917) и др.) и длиннокрыловые Miniopteridae Mein and Tupinier 1977 (*Miniopterus schreibersi* (Kuhl 1817), *Miniopterus pallidus* Thomas 1907). В Палеарктическое ядро не включены виды летучих мышей, значительная часть ареала которых лежит вне Палеарктической

области (например, *Miniopterus fuliginosus* Hodgson 1835) (Horaček et al., 2000).

В наше исследование так же не включены виды эктопаразитов, большая часть ареала которых лежит за пределами Палеарктической области, а основными хозяевами являются летучие мыши, не принадлежащие Палеарктическому ядру (*Macronyssus longimanus* Kolenati 1858, *Macronyssus radovskyi* (Domrow 1963), *Nycteribia allotopa* (Speiser 1901), *Nycteribia parvula* Speiser 1900, *Penicillidia jenynsii* (Westwood 1834) и некоторые другие), виды с неясным таксономическим статусом (*Macronyssus yesoensis* Uchikawa 1979, *Ischnopsyllus kolenatii* Wagner 1930) и/или известные по единственной находке, не дающей возможности оценить распространение вида (*Ischnopsyllus dolosus* Dampf 1912, *Macronyssus sibiricus* Orlova Zhigalin 2015, *Nycteridopsylla nipopo* Sakaguti et Jameson 1959, *Nycteridopsylla singula* Rybin 1991, *Nycteribia ornatum* (Theodor 1954), *Steatonyssus abramus* Wang 1963, *Steatonyssus aglaiae* Stanyukovich 1991 и некоторые другие – преимущественно с территории Китая) (Wang, 1963; Wang, Chen, 1964; Tian, Gu, 1992; Ye, Ma, 1996; Bai, Ma, 2010), а также виды, статус которых установлен не на всех территориях (клопы рода *Cimex* Linnaeus 1758 (Insecta: Heteroptera: Cimicidae)). Виды группы *Spinturnix myoti* (Kolenati 1856) (*myoti* species group): *Spinturnix andegavinus* (Kolenati 1857), *Spinturnix bechsteinii* Deunff, Walter, Bellido et Volleth 2004, *Spinturnix dasycnemi* Kolenati 1856 рассматриваются нами в данной статье как единый вид *Spinturnix myoti* из-за отсутствия на сегодняшний день достаточных доказательств видовой самостоятельности остальных видов группы.

Исследованиями были охвачены следующие регионы:

Зарубежная Европа:

1. Германия: земля Шлезвиг-Гольштейн, окрестности г. Киль.

2. Польша: Поморское воеводство, окрестности пос. Любня.

3. Сербия: Колубарский округ, окрестности г. Валево, пещера Дегурицка.

Средняя Азия:

4. Таджикистан: а) Согдийская обл., озеро Ис-кандеркуль; б) Согдийская обл., окрестности г. Исфара.

Россия:

5. Русская равнина: а) Ленинградская обл., пос. Старая Ладога; б) Ростовская обл., ст. Вешенская; в) Удмуртия, г. Камбарка, дер. Среднее Кечево.

6. Урал: а) Пермский край, окрестности пос. Нырб (пещера Дивья), окрестности пос. Усть-Кишерть (учебно-научная база Пермского государственного научно-исследовательского уни-

верситета “Предуралье”); б) Свердловская обл.: города Екатеринбург, Ревда, Первоуральск, Североуральск (пещера Большая Коноваловская), Каменский р-н (Смолинская пещера), Нижнесергинский р-н (природный парк “Оленьи Ручьи”: Большая и Малая Аракаевская, пещеры Карстового моста, Большого провала); в) Челябинская обл.: Катав-Ивановский р-н (пещеры Серпиевского пещерного града); г) Республика Башкортостан: Белорецкий р-н (реки Большой и Малый Кизил, Каран и Янгелька).

7. Западная Сибирь: а) Ханты-Мансийский автономный округ – Югра: пос. Ягодный, пос. Корлики; б) Новосибирская обл.: Маслянинский р-н (Барсуковская пещера); в) Алтайский край, государственный природный заповедник “Тигирекский”.

8. Центральная и Южная Сибирь: а) Красноярский край: природный парк “Ергаки”, государственный природный биосферный заповедник “Саяно-Шушенский”; б) Республика Тува, Уюкская котловина.

9. Восточная Сибирь: а) Забайкальский край, государственный природный биосферный заповедник “Даурский”; б) Республика Бурятия: государственный природный биосферный заповедник “Баргузинский”, государственный природный заповедник “Байкальский”; в) Иркутская обл., пещеры Охотничья, Аргалей-3; г) Республика Саха-Якутия: природный парк “Ленские столбы”.

10. Дальний Восток: Сахалинская обл., о-в Кунашир, государственный природный заповедник “Курильский”.

Обследовано в общей сложности 1203 особи летучих мышей 30 видов (*Chiroptera: Vespertilionidae, Miniopteridae, Rhinolophidae*), с которых собрано 19206 особей эктопаразитов, включающих гамазовых клещей, кровососущих мух и блох.

Эктопаразитов собирали при помощи препаровальной иглы и пинцета и переносили в 70% раствор этанола. Затем в лабораторных условиях гамазовых клещей заключали в жидкость Фора-Берлезе. Блох выдерживали в течение нескольких часов в 10% растворе гидроксида калия, а затем также помещали в жидкость Фора-Берлезе (Whitaker, 1988). Кровососущих мух оставляли на хранение в растворе этанола.

Определение эктопаразитов проводили с помощью световой микроскопии (Nikon Eclipse 50i со встроенным цифровым фотоаппаратом) в проходящем свете по определителям (Определитель насекомых..., 1999) и другим таксономическим публикациям (Медведев, 1996; Micherdzinsky, 1980; Radovsky, 2010; Stanyukovich, 1997).

Для оценки разнообразия сообществ нами использован показатель таксономического богатства (сумма таксонов паразитарного сообщества,

обитающего на данной территории), предложенный И.Г. Емельяновым с соавторами (1999).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

При изучении распределения эктопаразитов рукокрылых на территории Палеарктики, на наш взгляд, могут быть использованы три подхода: зональный – ориентация на распределение хозяев эктопаразитов по природным зонам Палеарктики (здесь имеет смысл воспользоваться уже разработанными ранее паттернами распределения палеарктических видов летучих мышей), ареалогический – исследование области распространения самих эктопаразитов и хозяйный – использование данных о гостальной специфичности паразитов.

Зональный подход

Для реализации зонального подхода нам представляется наиболее удобным использовать разделение Палеарктики на хироптерологические (в оригинале – биогеографические) зоны, предложенное Горачеком с соавторами (Hořáček et al., 2000). После многоступенчатого исследования хироптерофауны Палеарктики ими выделены бореальная (таежная) зона, гумидная зона умеренного пояса (авторы включили в это понятие широколиственный леса Западной и Восточной Европы, горные леса Кавказа, горно-таежные леса Тянь-Шаня, лесостепь Западной Сибири и муссонные леса Дальнего Востока), аридная зона умеренного пояса (эремиальные территории Украины, Кавказа и Центральной Азии) и средиземноморская субтропическая зона (побережье Южной Европы и Северной Африки, жестколистные леса и кустарники Черноморского побережья, Междуречье).

Однако появление новых данных по криптическим видам летучих мышей (Matveev et al., 2005; Spitzenberger et al., 2006; Kruskop et al., 2012) позволило сделать вывод, что бореальная зона (единая в понимании И. Горачека с соавторами) характеризуется наличием двух в значительной степени изолированных фаунистических комплексов, вследствие чего была разделена нами на две: Европейско-Уральскую и Сибирско-Дальневосточную с границей, проходящей по р. Иртыш (Orlova, Orlov, 2015). Следует отметить, что ранее биогеографы неоднократно пытались произвести разделение бореальной Палеарктики: в частности, Уоллес (Wallace, 1876) выделял в ней Европейско-Сибирскую и Восточно-Азиатскую области с границей по Тоболу, а в работе Второва и Дроздова (2001) предложено разделить данную территорию на Европейскую и Ангарскую области с проведением границы по реке Обь. Литературные и собственные данные позволяют предположить, что граница между комплексами хироптерофау-

ны и, следовательно, между комплексами паразитофауны рукокрылых проходит вдоль р. Иртыш или чуть восточнее, вдоль Обь-Иртышского водораздела (Oglova et al., 2014).

Кроме того, данные по крипточеским видам обусловили необходимость аналогичного разделения и умеренной гумидной зоны на Европейско-Кавказскую (широколиственный леса Западной и Восточной Европы, горные леса Кавказа) и Манчжуро-Корейско-Японскую (муссонные леса Северо-Восточного Китая, Кореи, Японии).

Таким образом, в Палеарктике можно выделить 6 регионов со специфичной фауной рукокрылых и эктопаразитов (для названий территорий принята терминология, использованная в статье Горачека с соавторами (2000)):

1. Европейско-Уральская подобласть транспалеарктической бореальной зоны.
2. Сибирско-Дальневосточная подобласть транспалеарктической бореальной зоны.
3. Европейско-Кавказская подобласть гумидной зоны.
4. Манчжуро-Корейско-Японская подобласть гумидной зоны.
5. Умеренная аридная зона.
6. Средиземноморская субтропическая зона.

Для каждой территории паразиты разделены по встречаемости на 5 групп:

1. Эндемики (находки вида известны только в пределах данного региона, основной (-ые) хозяин (-ева) также является (-ются) эндемиком (-ами), находки за пределами территории носят случайный характер).

2. Субэндемики (подавляющее большинство находок сделано на данной территории, находки за ее пределами связаны с небольшим (например, островным) участком ареала хозяина (-ев) вне региона).

3. Широко распространенные виды (известны многочисленные находки во многих частях подобласти; вид встречается, как минимум, в двух подобластях).

4. Малочисленные виды (находки в регионе немногочисленны и разрозненны, либо, наоборот, приурочены только к какой-либо одной части данной территории, поскольку обусловлены наличием здесь небольшого участка ареала основного хозяина (-ев)).

5. Случайные виды (основной ареал вида-хозяина (-ев) лежит за пределами данной подобласти, однако в границах Палеарктики (случайные находки видов, основные хозяева которых принадлежат Эфиопскому либо Ориентальному региону, не учитывались); находки на описываемой территории крайне редки и зачастую случайны).

В направлении “север—юг” на территориях возрастает число видов эктопаразитов летучих мышей. Самой бедной следует считать фауну бореальной зоны (39 видов, 28–29 видов в каждой подобласти), самыми богатыми — гумидную зону умеренного пояса (69 видов, 38–49 вида в каждой подобласти) и умеренную аридную зону (63 вида). Несмотря на кажущуюся бедность средиземноморской субтропической зоны (46 видов) следует помнить, что мы обсуждаем только ее палеарктический компонент, и фактическое видовое богатство существенно выше за счет видов фауны Эфиопской и Индо-Малайской областей, включение элементов которой в данной статье не анализируется. Кроме того, с севера на юг возрастает таксономическое богатство (табл. 1): с 46–47 в бореальной зоне до 70 в средиземноморской, причем максимум (91) достигается в умеренной аридной зоне. Увеличение числа таксонов происходит за счет появления на суббореальных и субтропических территориях новых родов эктопаразитов (клещи: *Eyndhovenia*, *Paraperiglischrus*, *Ichoronyssus*, кровососки: *Phthiridium*, блохи: *Araeopsylla*, *Rhinolophopsylla*), а также нового семейства кровососущих мух, ассоциированного с тропическими и субтропическими рукокрылыми, — *Streblidae* Kolenati 1863. В свою очередь, появление новых таксонов эктопаразитов на южных территориях отражает увеличение числа видов-хозяев (как на западе, так и на востоке Палеарктики). Если фауна рукокрылых бореальной зоны включает в себя только 6–7 родов (ночницы *Myotis*, ушаны *Plecotus*, кожанки *Eptesicus*, кожаны *Vespertilio*, вечерницы *Nyctalus* (ограниченное число находок), в западной части нетопыри *Pipistrellus*, в восточной — трубконосы *Murina*) единственного семейства гладконосые *Vespertilionidae*, то в умеренной зоне к уже имеющимся добавляются представители других родов данного семейства (широкоушки *Barbastella*, кожановидные нетопыри *Hypsugo*, стрелоухи *Otonycteris*), а также других семейств летучих мышей: длиннокрылые *Miniopteridae* (обыкновенный длиннокрыл (*Miniopterus schreibersi* (Kuhl 1817))), подковоносые *Rhinolophidae* Gray 1825 и свободнхвостные *Molossidae* Gervais 1856 (широкоухий складчатогуб (*Tadarida teniotis* Rafinesque 1814)).

Кроме того, наблюдается тенденция к увеличению от северных фаунистических комплексов к южным доли насекомых по сравнению с долей клещей (с 32–38% в бореальной до 61% в средиземноморской суббореальной зоне) (рис. 1).

В свою очередь, среди насекомых к югу возрастает доля кровососущих мух: от 36% (в среднем по бореальной зоне) до 57% в средиземноморской субтропической зоне, максимум при этом наблюдается в Манчжуро-Корейско-Японской подобласти гумидной зоны (63%) (рис. 2).

Таблица 1. Распределение эктопаразитов рукокрылых по территории Палеарктики

Группа паразитов	Бореальная зона		Гумидная зона умеренного пояса		Аридная зона умеренного пояса	Средиземно-морская субтропическая
	Европейско-Уральская область	Сибирско-Дальневосточная область	Европейско-Кавказская область	Манчжуро-Корейско-Японская область		
Эндемичные виды	<i>Nycteribia kolenatii</i>	<i>Spinturnix bregetovae</i> <i>S. maedai</i> <i>Macronyssus charusnurensis</i> <i>M. heteromorphus</i> <i>M. hosonoi</i> <i>M. stanyukovichii</i> <i>M. tigirecus</i> <i>Ischnopsyllus ussuriensis</i>	<i>Macronyssus leislerianus</i>	<i>Spinturnix uchicawai</i> <i>Steatonyssus longispinosus</i> <i>St. sinicus</i> <i>Nycteribia formosana</i> <i>N. pleuralis</i> <i>N. pygmaea</i> <i>Phthiridium hindlei</i> <i>Brachytarsina kanoi*</i> <i>Ischnopsyllus indicus</i> <i>Nycteridopsylla galba</i> <i>Nyct. sakagutii</i>	<i>Steatonyssus gaisleri</i> <i>St. mongolicus</i> <i>C. guzlonicus</i> <i>Basilisa afghanica</i> <i>Phthiridium szechuanum</i> <i>Ph. simile</i> <i>Ischnopsyllus petropolitanus</i> <i>Isch. plumatus</i> <i>Nycteridopsylla calceata</i> <i>Nyct. oligochaeta</i>	<i>Basilisa daganiae</i> <i>B. mediterranea</i> <i>Phthiridium integrum</i> <i>Ischnopsyllus consimilis</i> <i>Nycteridopsylla ancyluris</i> <i>Nyct. levantina</i>
Субэндемичные виды	<i>Macronyssus corethroproctus</i> <i>M. diversipilis</i> <i>Cryptonyssus olesovi</i>	<i>Basilisa rybini</i> <i>Nycteribia quasiocellata</i> <i>Steatonyssus superans</i>	<i>Macronyssus flavus</i> <i>Basilisa nana</i> <i>Ischnopsyllus variabilis</i> <i>Isch. elongatus</i> <i>Isch. intermedius</i> <i>Nycteridopsylla pentactena</i>	<i>Ischnopsyllus comans</i>	<i>Basilisa mongolensis</i> <i>Nycteribia lindbergi</i>	<i>Nycteribia latreillei</i> <i>N. lindbergi</i> <i>N. pedicularia</i> <i>N. schmidlii</i> <i>Penicillidia conspicua</i> <i>Brachytarsina flavipennis*</i>

Таблица 1. Продолжение

Группа паразитов	Бореальная зона		Гумидная зона умеренного пояса		Аридная зона умеренного пояса	Средиземно-морская субтропическая
	Европейско-Уральская область	Сибирско-Дальневосточная область	Европейско-Кавказская область	Манчжуро-Корейско-Японская область		
Широко распространенные виды	<i>Spinturnix myoti</i> <i>S. kolenatii</i> <i>S. plecotinus</i> <i>S. mystacina</i> <i>Macronyssus ellipticus</i> <i>M. crosbyi</i> <i>Steatonyssus spinosus</i> <i>St. noctulus</i> <i>Cryptonyssus pipistrelli</i> <i>Penicillidia monoceros</i> <i>Myodopsylla trisellis</i> <i>Ischnopsyllus hexactena</i> <i>Isch. obscurus</i> <i>Isch. simplex</i>	<i>Spinturnix myoti</i> <i>S. kolenatii</i> <i>S. plecotinus</i> <i>Macronyssus crosbyi</i> <i>M. ellipticus</i> <i>St. spinosus</i> <i>Cryptonyssus pipistrelli</i> <i>B. truncata</i> <i>Penicillidia monoceros</i> <i>Myodopsylla trisellis</i> <i>Ischnopsyllus hexactena</i> <i>Ischnopsyllus obscurus</i>	<i>Eyndhovenia euryalis</i> <i>Paraperiglis-chrus rhinolophinus</i> <i>Spinturnix acuminatus</i> <i>S. barbastellinus</i> <i>S. emarginatus</i> <i>S. helvetiae</i> <i>S. kolenatii</i> <i>S. myoti</i> <i>S. mystacina</i> <i>S. nobleti</i> <i>S. plecotinus</i> <i>S. psi</i> <i>Ichoronyssus scutatus</i> <i>Macronyssus barbastellinus</i> <i>M. crosbyi</i> <i>M. cyclaspis</i> <i>M. ellipticus</i> <i>M. granulatus</i> <i>M. kolenatii</i> <i>M. uncinatus</i> <i>St. noctulus</i> <i>St. occidentalis</i> <i>St. periblepharus</i> <i>St. spinosus</i> <i>Basilia nattereri</i> <i>Nycteribia kolenatii</i> <i>Penicillidia dufouri</i> <i>Myodopsylla trisellis</i> <i>Ischnopsyllus hexactena</i> <i>Isch. obscurus</i> <i>Isch. octactenus</i> <i>Isch. simplex</i> <i>Nycteridopsylla eusarca</i> <i>Nyct. longiceps</i>	<i>Eyndhovenia euryalis</i> <i>Paraperiglis-chrus rhinolophinus</i> <i>Spinturnix acuminatus</i> <i>S. barbastellinus</i> <i>S. myoti</i> <i>S. plecotinus</i> <i>Macronyssus crosbyi</i> <i>M. granulatus</i> <i>M. flavus</i> <i>St. periblepharus</i> <i>St. spinosus</i> <i>B. truncata</i> <i>N. vexata</i> <i>N. pedicularia</i> <i>Penicillidia monoceros</i> <i>P. dufouri</i>	<i>Eynhovenia euryalis</i> <i>Paraperiglis-chrus rhinolophinus</i> <i>Spinturnix acuminatus</i> <i>S. barbastellinus</i> <i>S. emarginatus</i> <i>S. kolenatii</i> <i>S. myoti</i> <i>S. mystacina</i> <i>S. plecotinus</i> <i>Ichoronyssus scutatus</i> <i>Macronyssus barbastellinus</i> <i>M. cyclaspis</i> <i>M. ellipticus</i> <i>M. kolenatii</i> <i>M. granulatus</i> <i>M. uncinatus</i> <i>St. noctulus</i> <i>St. occidentalis</i> <i>St. periblepharus</i> <i>St. spinosus</i> <i>St. superans</i> <i>Parasteatonyssus hoogstraali</i> <i>Nycteribia latreillei</i> <i>Phthiridium biarticulatum</i> <i>P. dufouri</i> <i>Araeopsylla gestroi</i> <i>Ischnopsyllus obscurus</i> <i>Isch. octactenus</i> <i>Nycteridopsylla trigona</i> <i>Rhinolophopsylla unipectinata</i>	<i>Eynhovenia euryalis</i> <i>Paraperiglis-chrus rhinolophinus</i> <i>Spinturnix acuminatus</i> <i>S. barbastellinus</i> <i>S. emarginatus</i> <i>S. helvetiae</i> <i>S. kolenatii</i> <i>S. myoti</i> <i>S. plecotinus</i> <i>S. psi</i> <i>Ichoronyssus scutatus</i> <i>Macronyssus cyclaspis</i> <i>M. granulatus</i> <i>M. kolenatii</i> <i>M. uncinatus</i> <i>Parasteatonyssus hoogstraali</i> <i>B. nattereri</i> <i>N. vexata</i> <i>Penicillidia dufouri</i> <i>Phthiridium biarticulatum</i> <i>Araeopsylla gestroi</i> <i>Ischnopsyllus intermedius</i> <i>Isch. variabilis</i> <i>Nycteridopsylla eusarca</i> <i>Rhinolophopsylla unipectinata</i>

Таблица 1. Окончание

Группа паразитов	Бореальная зона		Гумидная зона умеренного пояса		Аридная зона умеренного пояса	Средиземно-морская субтропическая
	Европейско-Уральская область	Сибирско-Дальневосточная область	Европейско-Кавказская область	Манчжуро-Корейско-Японская область		
Малочисленные виды:	<i>Macronyssus kolenatii</i> <i>Steatonyssus superans</i> <i>St. periblepharus</i> <i>Ischnopsyllus variabilis</i> <i>Nycteridopsylla pentactena</i> <i>Nyct. longiceps</i> <i>Nyct. eusarca</i>	<i>Macronyssus corethroproctus</i> <i>M. granulosus</i> <i>Cryptonyssus olesovi</i> <i>Isch. needhami</i>	<i>Macronyssus diversipilis</i> <i>Ornithonyssus flexus</i> <i>Basilina mongolensis</i> <i>Penicillidia conspicua</i> <i>P. monoceros</i> <i>Nycteribia pedicularia</i> <i>N. schmidlii</i> <i>Nycteridopsylla dictena</i>	<i>Steatonyssus superans</i> <i>Ischnopsyllus elongatus</i> <i>Isch. needhami</i> <i>Myodopsylla trisellis</i> <i>Nycteridopsylla dictena</i>	<i>Macronyssus diversipilis</i> <i>M. flavus</i> <i>Cryptonyssus flexus</i> <i>Basilina nana</i> <i>B. rybini</i> <i>B. truncata</i> <i>Nycteribia allotopa</i> <i>N. vexata</i> <i>N. quasiocellata</i> <i>Penicillidia conspicua</i> <i>P. monoceros</i> <i>Ischnopsyllus comans</i> <i>Isch. variabilis</i> <i>Isch. needhami</i> <i>Nycteridopsylla dictena</i>	<i>Steatonyssus spinosus</i> <i>Cryptonyssus flexus</i> <i>Basilina mongolensis</i> <i>B. nana</i> <i>Ischnopsyllus octactenus</i> <i>Isch. elongatus</i> <i>Nycteridopsylla longiceps</i> <i>N. trigona</i>
Случайные виды	<i>Macronyssus flavus</i> <i>M. charusnurensis</i> <i>Cryptonyssus flexus</i> <i>Basilina nattereri</i>	<i>Cryptonyssus flexus</i>	—	—	<i>Nycteribia schmidlii</i> <i>N. kolenatii</i> <i>Brachytarsina flavipennis*</i> <i>Ischnopsyllus intermedius</i> <i>Isch. elongatus</i> <i>Myodopsylla trisellis</i>	<i>Nycteridopsylla pentactena</i>
Индекс таксономического богатства	47	46	70	56	91	70

Примечание: * — представители семейства Strebliidae. При составлении использованы литературные источники: Балашов, 2009; Медведев, 1989; Медведев, Мазинг, 1987; Медведев и др., 1991; Медведев, Полканов, 1997; Орлова и др., 2011; Орлова, 2013; Орлова и др., 2014; Orlova et al., 2014; Полканов, Медведев, 1997; Станюкович, 1990; Baker, Craven, 2003; Beron, 1974; Brinck-Lindroth, Smit, 2007; Dusbabek, 1962; Dusbabek, 1972; Estrada-Pena et al., 1990; Fain et al., 2003; Haitlinger, 1979; Halliday, 1998; Haitlinger, Ruprecht, 1992; Hopkins, Rothschild, 1956; Hurka K., 1958; Hurka K., 1963; Hurka K., 1969; Hurka L., 1969; Kim et al., 1992; Kock, Quetglas, 2003; Kumazawa, Yachimorie, 2005; Malek-Hosseini et al., 2016; Jameson, Suyemoto, 1955; Liang, Houyong, 2003; Medvedev, 1987; Micherdzinsky, 1980; Mogi, 1979; Nikoh et al., 2011; Nowosad, 1974; Orlova, 2011; Orlova, Zapart, 2012; Orlova et al., 2013; Orlova, 2014; Orlova, Zhigalin, 2015; Orlova et al., 2015a; Orlova et al., 2015b; Quetglas et al., 2014; Radovsky, 2010; Ren, Guo, 2008; Rudnick, 1960; Rupp, Zahn, 2004; Sakaguti, 1957; Sakaguti, Jameson, 1962; Satō, Mogi, 2008; Scheffler et al., 2010; Stanyukovich, 1997; Teng, 1980; Theodor, Moscona, 1954; Tian, Gu, 1992; Uchikawa, 1979; Uchikawa, Kumada, 1977; Vanin, Vernier, 2010; Wang, 1963; Wang, Chen, 1964; Yamauchi, 2010; Ye, Ma, 1996.

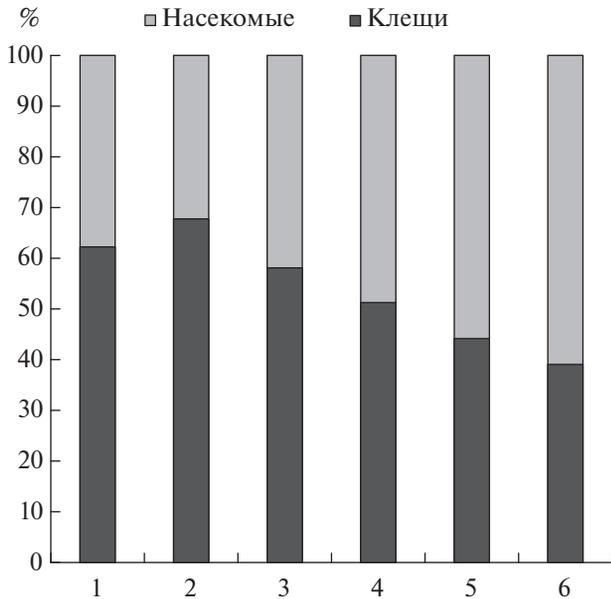


Рис. 1. Соотношение долей видов клещей и насекомых среди эктопаразитов рукокрылых Палеарктики: 1 – Европейско-Уральская подобласть транспалеарктической бореальной зоны, 2 – Сибирско-Дальневосточная подобласть транспалеарктической бореальной зоны, 3 – Европейско-Кавказская подобласть гумидной зоны, 4 – Манчжуро-Корейско-Японская подобласть гумидной зоны, 5 – Умеренная аридная зона, 6 – Средиземноморская субтропическая зона.

Также существенно различается число эндемичных видов по регионам. Наибольшим количеством и долей видов данной группы характеризуются умеренная аридная зона (30% от общего числа эндемиков во всех комплексах) и восточные территории Палеарктики (Сибирско-Дальневосточная и Манчжуро-Корейско-Японская подобласти – по 26% каждая), причем в соответствии с описанной выше тенденцией увеличения доли насекомых в южных фаунах, в Сибирско-Дальневосточной бореальной подобласти эндемиками выступают преимущественно клещи (среди которых, в свою очередь, преобладают макрониссиды), а в умеренной аридной зоне и Манчжуро-Корейско-Японской подобласти умеренной гумидной зон – блохи и кровососущие мухи (табл. 1).

Ареалогический подход

Ареалогический подход к изучению распределения эктопаразитов рукокрылых подразумевает исследование размеров и конфигураций ареалов членистоногих. Анализ собственных и литературных данных позволяет разделить все палеарктические виды на следующие группы:

1. Виды, ареалы которых выходят за пределы Палеарктики:

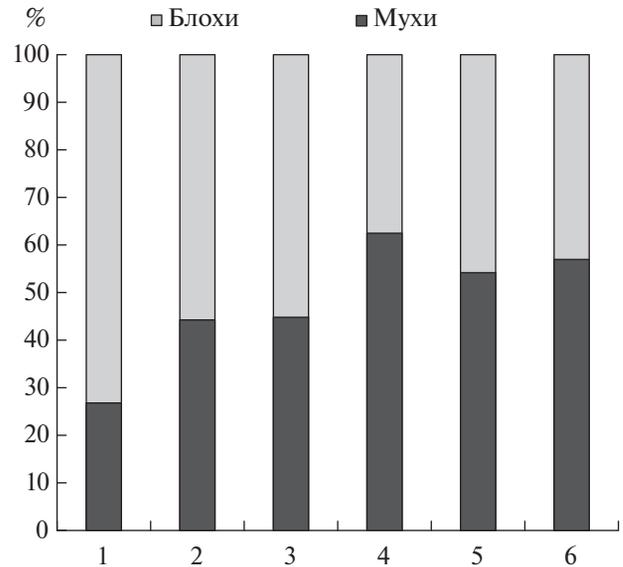


Рис. 2. Соотношение долей кровососущих мух и блох в энтомопаразитофауне рукокрылых Палеарктики. Обозначения территорий – как для рис. 1.

а) Семикосмополиты (ареал охватывает Палеарктическую, Эфиопскую и Индо-Малайскую области): *Spinturnix psi* (Kolenatii 1856), *Macronyssus granulatus* (Kolenatii 1856).

б) Голарктические бореальные виды: *Spinturnix kolenatii* Oudemans 1910, *Cryptonyssus pipistrelli* (Oudemans 1903), *Macronyssus crosbyi* Ewing et Stover 1915.

в) Средиземноморско-Южноазиатские виды: *Penicillidia conspicua* Speiser 1901.

г) Пан-евразиатские виды: *Spinturnix myoti*, *Spinturnix plecotinus* (Koch 1839), *Macronyssus ellipticus* (Kolenati 1856).

2. Пан-европейские виды: *Macronyssus diversipilis* (Vitzthum 1920), *Macronyssus leislerianus* Fain, Walter et Heddergott 2003, *Basilina nattereri* Kolenati 1857, *Ischnopsyllus simplex* Rothschild 1906, *Nycteridopsylla pentactena* (Kolenati 1856), *Nycteridopsylla longiceps* Rothschild 1908, *Nycteridopsylla eusarca* Dampf 1908, *Ischnopsyllus variabilis* (Wagner 1898), *Ischnopsyllus intermedius* (Rothschild 1898).

3. Группа бореально-суббореальных видов:

а) Евроазиатские бореально-суббореальные виды: *Steatonyssus spinosus* Willmann 1936, *Ischnopsyllus hexactena* (Kolenati 1856), *Ischnopsyllus obscurus* Wagner 1898.

б) Европейско-Центральноазиатские виды: *Spinturnix mystacinus* (Kolenati 1857), *Spinturnix emarginatus* (Kolenati 1856), *Macronyssus kolenatii* (Oudemans 1902), *Macronyssus cyclaspis* (Oudemans 1906), *Macronyssus uncinatus* (Canestrini 1885), *Macronyssus barbastellinus* Dusbábek et Pintshuk 1971, *Steatonyssus occidentalis* (Ewing 1933), *Steatonyssus*

noctulus Rybin 1992, *Basilina nana* Theodor et Moscona 1954, *Basilina mongolensis* Theodor 1966, *Nycteribia schmidlii* Schiner 1853.

в) Урало-Сибирско-Дальневосточные бореально-суббореальные виды: *Steatonyssus superans* (Zemskaya 1951).

г) Сибирско-Дальневосточные бореально-суббореальные виды: *Basilina truncata* Theodor 1966; *Ischnopsyllus indicus* Jordan 1931.

4. Группа бореальных видов:

а) Восточно-Европейско-Азиатские бореальные виды. Единственный представитель — *Myodopsylla trisellis* Jordan 1929.

б) Евроазиатские (транспалеарктические) бореальные: *Penicillidia monoceros* Speiser 1900.

в) Европейские бореальные виды: *Nycteribia kolenatii* Theodor et Moscona 1954.

г) Европейско-Западносибирские бореальные виды: *Macronyssus corethroproctus* (Oudemans 1902), *Cryptonyssus olesovi* Orlova, Stanyukovich et Orlov, 2016.

д) Сибирско-Дальневосточные бореальные виды: *Spinturnix bregetovae* Stanyukovich 1995, *Spinturnix maedai* Uchikawa et Wada 1979, *Macronyssus heteromorphus* Dusbabek et Radovsky 1972, *Macronyssus hosonoi* Uchikawa 1979, *Macronyssus stanyukovichii* Orlova et Zhigalin 2015, *Macronyssus tigirecus* Orlova et Zhigalin 2015, *Basilina rybini* (Hürka 1969), *Nycteribia quasiocellata* Theodor 1966.

е) Урало-Сибирско-Дальневосточные бореальные виды: *Macronyssus charusnurensis* (Dusbabek 1962).

з) Дальневосточные бореальные виды: *Ischnopsyllus ussuriensis* Medvedev 1986.

5. Группа суббореальных видов:

а) Евроазиатские (транспалеарктические) суббореальные виды: *Spinturnix acuminatus* (Koch 1836), *Spinturnix punctatus* (Sundevall 1833), *Steatonyssus periblepharus* Kolenati 1858, *Macronyssus flavus* (Kolenati 1856), *Cryptonyssus flexus* Radovsky 1967, *Ichoronyssus scutatus* (Kolenati 1856), *Nycteribia pedicularia* Latreille 1805, *Penicillidia dufouri* (Westwood 1835), *Ischnopsyllus octactenus* (Kolenati 1856), *Ischnopsyllus elongatus* (Curtis 1832), *Nycteridopsylla dictena* (Kolenati 1856).

б) Европейские суббореальные виды: *Eyndhonia euryalis* (Canestrini 1884), *Paraperiglischrus rhinolophinus* (Koch 1841), *Spinturnix helvetiae* Deunff, Keller et Allen 1990.

в) Сибирско-Дальневосточные суббореальные виды: *I. needhami*

г) Дальневосточные суббореальные виды: *Spinturnix uchicawai*, *Steatonyssus longispinosus* Wang 1963, *Steatonyssus sinicus* Teng 1980, *Nycteribia formosana* Karaman 1939, *Nycteribia pleuralis* Maa 1968, *Nycteribia pygmaea* (Kishida 1932), *Phthiridium*

hindlei (Scott 1936), *Nycteridopsylla galba* Dampf 1910, *Nycteridopsylla sakagutii* Jameson et Suyemoto 1955, *Brachytarsina kanoi* Maa 1967.

д) Центральнo-азиатско-дальневосточные суббореальные виды: *Ischnopsyllus comans* Jordan et Rothschild 1921.

е) Средиземноморско-Центральнo-Азиатско-Дальневосточные суббореальные виды: *Nycteribia vexata* Westwood 1835.

ж) Центральнo-Азиатские виды: *Steatonyssus gaisleri* Dusbabek 1970, *Steatonyssus cavus* Rybin 1992, *Steatonyssus desertorus* Rybin 1992, *Steatonyssus mongolicus* Dusbabek 1966, *Cryptonyssus guzlonicus* Orlova, Stanyukovich et Orlov, 2016, *Basilina afghanica* Theodor 1967, *Phthiridium szechuanum* Theodor 1954, *Phthiridium simile* Hurka 1984, *Ischnopsyllus petropolitanus* (Wagner 1898), *Ischnopsyllus plumatus* Ioff 1946, *Nycteridopsylla calceata* (Ioff et Labunets 1953), *Nycteridopsylla oligochaeta* Rybin 1961.

6. Средиземноморские субтропические виды: *Basilina daganiae* Theodor et Moscona 1954, *Basilina mediterranea* Hurka 1970, *Phthiridium integrum* (Theodor et Moscona 1954), *Brachytarsina flavipennis* Macquart 1851, *Ischnopsyllus consimilis* (Wahlgren 1904), *Nycteridopsylla ancyluris* Jordan 1942, *Nycteridopsylla levantina* Jordan 1942.

7. Средиземноморско-Центральнoазиатские виды: *Parasteatonyssus hoogstraali* (Keegan 1951), *Nycteribia lindbergi* Aellen 1959, *Nycteribia latreillei* (Leach 1817), *Phthiridium biarticulatum* Hermann 1804, *Araeopsylla gestroi* (Rothschild 1906), *Rhinolophopsylla unipectinata* (Taschenberg 1880), *Nycteridopsylla trigona* (Ioff et Labunets 1953).

Из проведенного выше разделения видно, что примерно половина видов эктопаразитов имеет суббореальное распространение, еще четверть — бореальное либо бореально-суббореальное. Ареалы 8 видов эктопаразитов (около 7% от общего числа) выходят за пределы Палеарктики. Еще 8% от общего числа эктопаразитов имеют пан-Европейское распространение. Средиземноморский либо Средиземноморско-Центральнoазиатский ареалы в сумме имеют 9% видов.

Так же, как и в предыдущем подходе, мы можем наблюдать тенденцию увеличения доли насекомых в паразитофауне в направлении от бореальной зоны к субтропической. Большинство паразитов с бореальным распространением — гамазовые клещи (9 из 15), в суббореальной зоне соотношение “клещи—насекомые” составляет примерно 2 : 3 (16 видов клещей, 27 насекомых), а среди палеарктических видов, ассоциированных преимущественно со Средиземноморьем, только 1 вид клещей и 10 видов насекомых.

Следует также отметить, что наиболее обширные ареалы имеют преимущественно гамазовые клещи (7 из 8 видов, чьи ареалы выходят за преде-

лы Палеарктики, 11 из 17 бореально-суббореальных видов).

“Хозяинный” подход

В рамках данного подхода нами проводится исследование распределения эктопаразитов в контексте их специфичности по отношению к хозяевам. Группа видов паразитов, свойственная определенному роду летучих мышей, рассматривается нами как субкомпонент, а вся совокупность видов, свойственная семейству рукокрылых, — как компонент. Таким образом, в фауне эктопаразитов рукокрылых Палеарктики можно выделить 4 компонента (веспертилионидовый (виды, ассоциированные с семейством Vespertilionidae), миниоптеридовый (эктопаразиты семейства Miniopteridae), ринолофидовый (эктопаразиты семейства Rhinolophidae) и молоссидовый (эктопаразиты семейства Molossidae)), в составе которых 12 субкомпонентов (9 веспертилионидовых (специфические паразиты рода стрелоухи *Otonycteris* пока не описаны), 1 миниоптеридовый, 1 ринолофидовый и 1 молоссидовый). Для большинства (и прежде всего, для наиболее распространенных) эктопаразитов гостальная специфичность известна и позволяет исследовать вклады отдельных компонентов в фауну территории.

Из табл. 2 видно, что в бореальной зоне фауна эктопаразитов представлена только веспертилионидовым компонентом, в котором доминирует миотиновый субкомпонент. Европейско-Уральская подобласть характеризуется частичным присутствием пипистрелинового и никталинового субкомпонентов, что объясняется проходящими здесь северной и восточной границами ареалов рыжей вечерницы и лесного нетопыря. Сибирско-Дальневосточная подобласть, в которой отсутствует пипистрелиновый субкомпонент, имеет уникальный муриновый субкомпонент, обусловленный обитанием в бореальной зоне Восточной Палеарктики сибирского (*Murina hilgendorfi* Peters 1880) и уссурийского трубконосов (*Murina ussuriensis* Ognev 1913). Данный субкомпонент предварительно включает 3 вида гамазовых клещей, однако цифра может быть скорректирована в ходе дальнейшего исследования паразитофауны трубконосов — на сегодняшний день недостаточно изученной группы. В то же время никталиновый субкомпонент здесь пока не описан: крайне редкие (в том числе скелетные) находки рыжей вечерницы отмечены на территории Алтая и Западной Сибири, однако сбор эктопаразитов до сих пор не проводился (Оводов, Стрелков, 2002).

Гумидная и аридная части суббореальной зоны характеризуются существенным расширением веспертилионидового компонента (появляются барбастеллиновый и гипсугиновый субкомпоненты, выражен никталиновый). В гумидной

зоне в фауну эктопаразитов включается ринолофидовый компонент, в аридной зоне — миниоптеридовый и молоссидовый. Миотиновый субкомпонент является самым многочисленным в большинстве комплексов (представлен гамазовыми клещами, кровососущими мухами и блохами), однако его объем максимален в умеренной аридной зоне (20 видов паразитов); здесь же наиболее широко представлены ринолофидовый и миниоптеридовый компоненты (8 и 5 видов соответственно).

Из почти 40 видов Средиземноморской субтропической фауны рукокрылых лишь две трети принадлежат Палеарктическому ядру (Нораček et al., 2000). В палеарктической части эктопаразитофауны Средиземноморской субтропической зоны наиболее выражены два субкомпонента веспертилионидового компонента (миотиновый — 11 видов, пипистрелиновый — 9 видов) и ринолофидовый компонент (6 видов).

Формирование фауны эктопаразитов рукокрылых Палеарктики

Полученные данные свидетельствуют, что распространение эктопаразитов летучих мышей по территории Палеарктики хорошо согласуется с историей формирования фауны их хозяев. Наибольшее число видов паразитов сосредоточено в суббореальной зоне, исторически игравшей центральную роль в происхождении и распространении палеарктических рукокрылых. В настоящее время, как уже указывалось выше, здесь обитают четыре семейства летучих мышей.

Наиболее древней группой палеарктических летучих мышей является семейство подковоносые Rhinolophidae, центр происхождения которых локализован в тропиках Азии, откуда их палеарктическая ветвь распространялась по суббореальной зоне в направлении Европы (Stoffberg et al., 2010). Ареалы представителей семейства подковоносые охватывают Средиземноморье и Центральную Азию, и здесь наиболее выражен ринолофидовый компонент (макрониссовый клещ *M. uncinatus*, спинтурнициды *Eyndhovenia euryalis* и *Paraperiglischrus rhinolophinus*, кровососущие мухи рода *Phthiridium*, блоха *Rhinolophopsylla unipectinata*), некоторые виды хозяев проникают севернее, в широколиственные леса Европы, что объясняет появление части ринолофинового компонента в умеренной гумидной зоне. Древность происхождения подковоносых летучих мышей подтверждается паразитированием на них представителя наиболее архаичной ветви гамазовых клещей семейства Spinturnicidae — подсемейства Periglischrinae (*Paraperiglischrus rhinolophinus*) и также достаточно древнего представителя подсемейства Spinturnicinae (*Eyndhovenia euryalis*) (Szidat, 1940; Rudnick, 1960).

Таблица 2. Компоненты фауны эктопаразитов рукокрылых Палеарктики

Компонент (семейство)	Субкомпонент (род)	Европейско-Уральская область	Сибирско-Дальневосточная область	Европейско-Кавказская область	Манчжуро-Корейско-Японская область	Аридная зона умеренного пояса	Средиземноморская субтропическая	
Веспергилиноидовый (Vesperilionidae)	Миотиновый (Myotis)	<i>Spinturnix myoti</i> <i>S. mystacina</i> <i>Macronyssus corethroproctus</i> <i>M. diversipilis</i> <i>Cryptonyssus olesovi</i> <i>Nycteribia kolenatii</i> <i>Penicillidia monoceros</i> <i>Ischnopsyllus simplex</i> <i>Myodopsylla trisellus</i>	<i>Spinturnix myoti</i> <i>Spinturnix bregetovae</i> <i>Macronyssus charusnurensis</i> <i>M. corethroproctus</i> <i>M. heteromorphus</i> <i>M. hosonoi</i> <i>Cryptonyssus olesovi</i> <i>Basilisa rybini</i> <i>N. quasiocellata</i> <i>Ischnopsyllus ussuriensis</i> <i>Myodopsylla trisellus</i>	<i>Spinturnix myoti</i> <i>S. emarginatus</i> <i>S. mystacina</i> <i>Macronyssus diversipilis</i> <i>M. granulatus</i> <i>Steatonyssus occidentalis</i> <i>Basilisa mongolensis</i> <i>B. nana</i> <i>B. nattereri</i> <i>Penicillidia monoceros</i> <i>P. dufouri</i> <i>Ischnopsyllus simplex</i> <i>Myodopsylla trisellus</i>	<i>Spinturnix myoti</i> <i>S. uchicawai</i> <i>Macronyssus granulatus</i> <i>Basilisa truncata</i> <i>Nycteribia formosana</i> <i>N. pleuralis</i> <i>N. pedicularia</i> <i>N. pygmaea</i> <i>N. vexata</i> <i>Penicillidia monoceros</i> <i>P. dufouri</i> <i>Myodopsylla trisellus</i>	<i>Spinturnix myoti</i> <i>S. emarginatus</i> <i>S. mystacina</i> <i>Macronyssus diversipilis</i> <i>M. granulatus</i> <i>Steatonyssus mongolicus</i> <i>St. occidentalis</i> <i>Basilisa mongolensis</i> <i>B. nana</i> <i>B. rybini</i> <i>B. truncata</i> <i>Nycteribia kolenatii</i> <i>N. latreillei</i> <i>N. lindbergi</i> <i>N. quasiocellata</i> <i>N. vexata</i> <i>Penicillidia monoceros</i> <i>P. dufouri</i> <i>Ischnopsyllus plumatus</i> <i>Myodopsylla trisellus</i>	<i>Spinturnix myoti</i> <i>S. emarginatus</i> <i>M. granulatus</i> <i>Basilisa mongolensis</i> <i>B. nana</i> <i>B. nattereri</i> <i>Nycteribia latreillei</i> <i>N. lindbergi</i> <i>N. pedicularia</i> <i>N. vexata</i> <i>Penicillidia dufouri</i>	
	Плекотиновый (Plecotus)	<i>Spinturnix plecotinus</i> <i>Ischnopsyllus hexactena</i>	<i>Spinturnix plecotinus</i> <i>Ischnopsyllus hexactena</i>	<i>Spinturnix plecotinus</i> <i>Ischnopsyllus hexactena</i>	<i>Spinturnix plecotinus</i>	<i>Spinturnix plecotinus</i>	<i>Spinturnix plecotinus</i>	<i>Spinturnix plecotinus</i>
	Эптезициновый (Eptesicus)	<i>Spinturnix kolenatii</i>	<i>Spinturnix kolenatii</i>	<i>Spinturnix kolenatii</i>	<i>Spinturnix kolenatii</i>	—	<i>Spinturnix kolenatii</i> <i>Steatonyssus desertorus</i>	<i>Spinturnix kolenatii</i>

Таблица 2. Продолжение

Компонент (семейство)	Субкомпонент (род)	Европейско-Уральская область	Сибирско-Дальневосточная область	Европейско-Кавказская область	Манчжуро-Корейско-Японская область	Аридная зона умеренного пояса	Средиземноморская субтропическая
Веспертилионидовый (Vespertilionidae)	Веспертилионидовый (<i>Vespertilio</i>)	<i>Steatonyssus spinosus</i> <i>S. superans</i> <i>Ischnopsyllus obscurus</i>	<i>Steatonyssus spinosus</i> <i>S. superans</i> <i>Ischnopsyllus obscurus</i>	<i>Steatonyssus spinosus</i> <i>Nycteridopsylla dictena</i> <i>Ischnopsyllus obscurus</i>	<i>Steatonyssus spinosus</i> <i>St. superans</i> <i>Ischnopsyllus needhami</i> <i>I. obscurus</i> <i>Nycteridopsylla dictena</i>	<i>Steatonyssus spinosus</i> <i>St. superans</i> <i>Ischnopsyllus needhami</i> <i>I. obscurus</i> <i>Nycteridopsylla dictena</i>	<i>Steatonyssus spinosus</i>
	Пипистреллиновидый (<i>Pipistrellus</i>)	<i>Macronyssus kolenatii</i> <i>Steatonyssus periblepharus</i> <i>Ischnopsyllus variabilis</i> <i>Nycteridopsylla longiceps</i>	—	<i>Macronyssus kolenatii</i> <i>Steatonyssus periblepharus</i> <i>Ischnopsyllus octactenus</i> <i>I. variabilis</i> <i>Nycteridopsylla longiceps</i>	<i>Steatonyssus periblepharus</i> <i>St. longispinosus</i> <i>St. sinicus</i> <i>Ischnopsyllus indicus</i>	<i>Macronyssus kolenatii</i> <i>Steatonyssus periblepharus</i> <i>Ischnopsyllus octactenus</i> <i>I. variabilis</i>	<i>Macronyssus kolenatii</i> <i>Steatonyssus periblepharus</i> <i>Basilia daganae</i> <i>B. mediterranea</i> <i>Ischnopsyllus consimilis</i> <i>I. octactenus</i> <i>I. variabilis</i> <i>Nycteridopsylla longiceps</i> <i>Nyct. levantina</i>
Никталиновидый (<i>Nyctalus</i>)	<i>Macronyssus flavus</i> <i>Steatonyssus noctulus</i> <i>Nycteridopsylla eusarca</i>	<i>Macronyssus flavus</i> <i>Steatonyssus noctulus</i> <i>Nycteridopsylla eusarca</i>	?	<i>Spinturnix acuminatus</i> <i>S. helvetiae</i> <i>Macronyssus flavus</i> <i>M. leislerianus</i> <i>Steatonyssus noctulus</i> <i>Ischnopsyllus elongatus</i> <i>Nycteridopsylla eusarca</i>	<i>Spinturnix acuminatus</i> <i>Macronyssus flavus</i> <i>Ischnopsyllus elongatus</i> <i>Nycteridopsylla galba</i>	<i>Spinturnix acuminatus</i> <i>Macronyssus flavus</i> <i>Steatonyssus noctulus</i> <i>Ischnopsyllus elongatus</i>	<i>Spinturnix acuminatus</i> <i>S. helvetiae</i> <i>Macronyssus flavus</i> <i>Ischnopsyllus elongatus</i> <i>Nycteridopsylla eusarca</i>
	Муриновидый (<i>Murina</i>)	—	<i>Spinturnix maedai</i> <i>Macronyssus stanyukovichii</i> <i>M. tigreus</i>	—	—	—	—

Таблица 2. Окончание

Компонент (семейство)	Субкомпонент (род)	Европейско-Уральская область	Сибирско-Дальневосточная область	Европейско-Кавказская область	Манчжуро-Корейско-Японская область	Аридная зона умеренного пояса	Средиземноморская субтропическая
Веспертилионидовый (Vespertilionidae)	Барбастеллиновый (<i>Barbastella</i>)	—	—	<i>Spinturnix barbastellinus</i> <i>Macronyssus barbastellinus</i> <i>M. cyclaspis</i>	<i>Spinturnix barbastellinus</i>	<i>Spinturnix barbastellinus</i> <i>Macronyssus barbastellinus</i> <i>M. cyclaspis</i> <i>Nycteridopsylla oligochaeta</i>	<i>Spinturnix barbastellinus</i> <i>Macronyssus cyclaspis</i>
Миниоптеридовый (Miniopteridae)	Миниоптериновый (<i>Miniopterus</i>)	—	—	<i>Spinturnix psi</i> <i>Ichoronyssus scutatus</i> <i>Nycteribia schmidlii</i> <i>Penicillidia conspicua</i>	—	<i>Spinturnix psi</i> <i>Ichoronyssus scutatus</i> <i>Nycteribia allotopa</i> <i>N. schmidlii</i> <i>Penicillidia conspicua</i>	<i>Spinturnix psi</i> <i>Ichoronyssus scutatus</i> <i>Nycteribia schmidlii</i> <i>Penicillidia conspicua</i>
Ринолофидовый (Rhinolophidae)	Ринолофиновый (<i>Rhinolophus</i>)	—	—	<i>Eyndhovenia euryalis</i> <i>Paraperiglischrus rhinolophinus</i> <i>Macronyssus uncinatus</i>	<i>Eyndhovenia euryalis</i> <i>Paraperiglischrus rhinolophinus</i> <i>Macronyssus uncinatus</i> <i>Brachyarsina kanoi</i>	<i>Eyndhovenia euryalis</i> <i>Paraperiglischrus rhinolophinus</i> <i>Macronyssus uncinatus</i> <i>Phthiridium biarticulatum</i> <i>Brachyarsina flavipennis</i> <i>Rhinolophopsylla unipectinata</i>	<i>Eyndhovenia euryalis</i> <i>Paraperiglischrus rhinolophinus</i> <i>Macronyssus uncinatus</i> <i>Phthiridium biarticulatum</i> <i>Brachyarsina flavipennis</i> <i>Rhinolophopsylla unipectinata</i>
Молоссидовый (Molossidae)	Тадариловый (<i>Tadarida</i>)	—	—	—	—	<i>Parasteatonyssus hoogstraali</i> <i>Araeopsylla gestroi</i>	<i>Parasteatonyssus hoogstraali</i> <i>Araeopsylla gestroi</i>

В этой связи большой интерес представляет миниоптеридовый компонент, отличающийся относительно большим числом видов кровососущих мух и присутствием гамазового клеща *Ichoronyssus scutatus* — единственного палеарктического представителя немногочисленного рода *Ichoronyssus*, одного из самых древних в семействе Macronyssidae (Станюкович, 1993; Dowling, O'Connor, 2010). Между тем, семейство длинокрыловые Miniapteridae рассматривается рядом авторов как сестринская группа для семейства гладконосые, дивергенция с которыми произошла, как предполагается, 38–49 млн лет назад (Miller-Butterworth et al., 2007), а старейшей группой надсемейства Vespertilionoidea выступают свободнохвостные летучие мыши (Molossidae), дивергенция с которыми имела место ранее (43–54 млн лет назад). Однако специфическими паразитами представителей данного семейства как в Старом, так и в Новом Свете являются несколько родов клещей подсемейства Ornithonyssinae — самой эволюционно молодой ветви макрониссид. Так, палеарктический молоссидовый компонент включает род *Parasteatonyssus* Radovsky 1966 с единственным видом *P. hoogstraali*, в то время как на других территориях свободнохвостые летучие мыши являются основными прокормителями видов родов *Chiroptonyssus* Auguston 1945 (Неотропическая область) и *Chelanyssus* Zumpt et Till 1953 (Эфиопская область) (Whitaker, Mumford, 1978; Yunker et al., 1990; Presley, 2004; Radovsky, 2010). Паразитологические данные могут указывать на более позднее происхождение семейства Molossidae. Так, по мнению Агнарссона с соавторами (Agnarsson et al., 2011), дивергенция данной группы и семейства гладконосые произошла 36 млн лет назад, что заставляет считать их сравнительно молодыми по сравнению с длинокрыловыми, обособление которых от общего предка произошло, по мнению тех же авторов, почти 54 млн лет назад.

Семейство гладконосые Vespertilionidae в Палеарктике представлено 10 родами, среди которых наибольшее число видов включает в себя род *Myotis* (ночницы). Анцестральным ареалом ночниц принято считать Индо-Малайскую область, откуда виды проникали в Африку, Австралию и Палеарктику по суббореальной зоне в двух направлениях: на запад через Центральную Азию в Европу и на север через территорию современного Китая в направлении российского Дальнего Востока (а отсюда по Берингии далее в Неарктическую и Неотропическую области) (Ruedi et al., 2013). Такое широкое распространение ночниц обусловило обширные ареалы их паразитов — родоспецифичных гамазовых клещей *Spinturnix myoti* и *Macronyssus granulosus*.

Два указанных выше направления распространения по Палеарктике впоследствии формируют два независимых фаунистических комплекса при

заселении бореальной зоны, поскольку их слиянию препятствует обширная Западно-Сибирская равнина с ее крайне малым количеством мест для зимовок (Orlova, Orlov, 2015). Как уже указывалось выше, миотиновый субкомпонент является самым объемным во всех фаунистических комплексах, кроме средиземноморского субтропического, что объясняется наибольшим числом видов в составе данного рода (более 20) по сравнению с остальными родами и, следовательно, соответствует правилу Эйхлера (Eichler, 1942). С видами рода *Myotis* ассоциировано большинство гамазовых клещей рода *Macronyssus*, значительное число видов мух-никтерибий родов *Nycteribia* и *Basilisa*; ночницы являются основными хозяевами всех Европейско-Уральских (*Macronyssus diversipilis*, *M. corethroproctus*, *Cryptonyssus olesovi*, *Nycteribia kolenatii*) и многих Сибирско-Дальневосточных бореальных эндемичных и субэндемичных эктопаразитов (*Spinturnix bregetovae*, *M. charusnurensis*, *M. heteromorphus*, *M. hosonoi*, *B. rybini*, *N. quasiocellata*). Прудовая ночница — единственный вид ночниц, сумевший преодолеть территорию Западной Сибири и распространиться из Европейско-Уральского комплекса на восток до Енисея. Очевидно, именно ее субширотные миграции сформировали коридор для проникновения нескольких видов паразитов (*Macronyssus corethroproctus*, *Cryptonyssus pipistrelli*, *C. olesovi*, *Penicillidia monoceros*, возможно *M. crosbyi* и *M. ellipticus*) в Сибирь и блохи *Myodopsylla trisellii* во встречном направлении — на Урал и далее в Восточную Европу (Медведев, 1989). Однако из перечисленных видов транспалеарктическое (голарктическое) распространение получили только олигоксенные виды: кровососущая муха *P. monoceros* и гамазовые клещи *M. ellipticus* и *C. pipistrelli* (Orlova et al., 2016). Второй подобный бореальный коридор формируют северный кожанок (*Eptesicus nyssonii*), обеспечивая обширный ареал наиболее распространенному представителю эптезицинового субкомпонента — гамазовому клещу *S. kolenatii*, и двухцветный кожан (*Vespertilio murinus*) (оба хозяина имеют транспалеарктическое распространение). Веспертилионовый субкомпонент интересен тем, что включает в себя гамазовых клещей рода *Steatonyssus* и блох родов *Ischnopsyllus* и *Nycteridopsylla*.

Род *Pipistrellus* распространялся по Палеарктике из южного Средиземноморья (Северо-Западная Африка) в северном и восточном направлениях (Hulva et al., 2004), и именно в Средиземноморье наиболее выражен пипистреллиновый субкомпонент (8 видов), в целом схожий с веспертилионовым (клещи родов *Macronyssus* и *Steatonyssus*, блохи родов *Ischnopsyllus* и *Nycteridopsylla*, в Средиземноморском регионе добавляются кровососущие мухи рода *Basilisa*), что дополнительно подтверждает филогенетическую близость триб

Pipistrellini и Vespertilionini, на которую указывают некоторые авторы (Hooper, Van Den Bussche, 2003; Juste et al., 2013).

Род *Nyctalus* является чисто палеарктическим (не считая незначительного краевого захода его ареала в Индо-Малайскую область) (Salgueiro et al., 2007), он включает небольшое число видов (8), однако они охватывают всю суббореальную зону, обуславливая транспалеарктическое суббореальное распространение никталинового субкомпонента (гамазовые клещи *Spinturnix acuminatus* и *Macronyssus flavus*, блоха *Ischnopsyllus elongatus*). Особый интерес вызывает присутствие в специфической паразитофауне вечерниц представителя рода *Steatonyssus* (*S. noctulus*), остальные виды которого ассоциированы с нетопырями и двухцветными кожанами. Данный факт может стать дополнительным аргументом при подтверждении парафилетического происхождения родов *Nyctalus* и *Pipistrellus*, которое отмечается, в частности, Роэрсом с соавторами (Roehrs et al., 2010).

Суббореальная зона выступает центром происхождения трибы Plecotini (Spitzenberger et al., 2006), и отсюда (прежде всего, из рефугиумов) шло заселение бореальной зоны. По крайней мере, 19 видов, расселенных по всей территории Палеарктики, обеспечили широкое распространение плекотиновому субкомпоненту — видам *Spinturnix plecotinus* и *Ischnopsyllus hexactena*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итак, в Палеарктической области количество видов эктопаразитов летучих мышей увеличивается с севера на юг, в этом же направлении растет доля насекомых в паразитических комплексах. Самое значительное количество палеарктических видов эктопаразитов концентрируется в суббореальной зоне, что, возможно, связано с филогеографией семейств и триб палеарктических рукокрылых. Хозяевами наибольшего количества эктопаразитов выступают виды рода ночницы *Myotis* семейства гладконосые Vespertilionidae.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны Е.С. Захарову (Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, Якутск), Е. Буразерович (Университет Белграда, Сербия), Н. И. Путинцеву (Тувинский государственный университет, Кызыл) за предоставленный материал, а также П. В. Голякову (заповедник “Тигирекский”), Е. А. Дарижапову и А. А. Ананину (Баргузинский заповедник), Ю.А. Баженову (Даурский заповедник), А.П. Шумкиной (ФГБУ “Заповедное Прибайкалье”), А.Д. Ботвинкину (Иркутский государственный медицинский университет), Н.В. Яковичу (Противочумный институт Сибири и Дальнего Востока) и Е.Ю. Шум-

киной (иркутский спелеоклуб “Мечта”) за помощь в проведении полевых работ.

Работа выполнена при финансовой поддержке проекта “Биотические компоненты экосистем, их свойства, ресурсный потенциал и динамика в условиях трансформации природной среды Западной Сибири” (6.657.2014/к) и Проекта повышения конкурентоспособности ведущих российских университетов среди ведущих мировых научно-образовательных центров (5-100).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балашов Ю.С., 2009. Паразитизм клещей и насекомых на наземных позвоночных. Санкт-Петербург: Наука. 357 с.
- Второв П.П., Дроздов Н.Н., 2001. Биогеография: Учебник для студ. высш. учеб. заведений. М.: Издательство ВЛАДОС-ПРЕСС. 304 С.
- Емельянов И.Г., Загороднюк И.В., Хоменко В.Н., 1999. Таксономическая структура и сложность биотических сообществ // Экология та ноосферология. Т. 8. № 4. С. 6–18.
- Медведев С.Г., 1989. Экологические особенности и распространение блох сем. Ischnopsyllidae (Siphonaptera) // Паразитологический сборник. М., Л. Вып. 36. С. 21–43.
- Медведев С.Г., 1996. Блохи сем. Ischnopsyllidae (Siphonaptera) фауны России и сопредельных стран // Энтомологическое обозрение. Т. 75. Вып. 2. С. 438–454.
- Медведев С.Г. Мазинг М.В., 1987. Блохи семейства Ischnopsyllidae (Siphonaptera) Прибалтики // Паразитология. Т. 21. № 3. С. 459–466.
- Медведев С.Г., Полканов А.Ю., 1997. К фауне блох сем. Ischnopsyllidae (Siphonaptera) Средней Азии и Казахстана // Паразитология. Т. 31. № 1. С. 13–22.
- Медведев С.Г., Станюкович М.К., Тиунов М.П., Фарафонова Г.В., 1991. Эктопаразиты летучих мышей Дальнего Востока // Паразитология. Т. 25. № 1. С. 27–37.
- Оводов Н.Д., Стрелков П.П., 2002. О находке рыжей вечерницы (*Nyctalus noctula*) на Енисее // Plecotus et al. Т. 5. С. 81–85.
- Определитель насекомых Дальнего Востока России, 1999. Под общ. ред. Лера П.А. Т. 6. Ч. 1.: Двукрылые и блохи. Владивосток: Дальнаука. 665 с.
- Орлова М.В., 2013. Фауна и экология эктопаразитов рукокрылых Урала. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург. 20 с.
- Орлова М.В., Капитонов В.И., Григорьев А.К., Орлов О.Л., 2011. Эктопаразиты рукокрылых Удмуртской республики // Вестник Удмуртского государственного университета. Серия “Биология. Науки о Земле”. Т. 2. С. 134–138.
- Орлова М.В., Орлов О.Л., Кшняев И.А., 2014. Инвазивность летучих мышей кровососущих мухой *Penicillidia monoceros* Speiser, 1900 (Diptera, Nycteribiidae) и ее динамика в период зимовки хозяина //

- Успехи современной биологии. Т. 134. № 3. С. 295–303.
- Полканов А.Ю., Медведев С.Г., 1997. К фауне никтерибид (Diptera: Nycteribiidae) Средней Азии и Казахстана // Паразитология. Т. 31. № 2. С. 116–124.
- Станюкович М.К., 1990. Гамазовые и аргазовые клещи рукокрылых Прибалтики и Ленинградской области // Паразитология. Т. 24. № 3. С. 193–199.
- Станюкович М.К. 1993. Гамазовые клещи летучих мышей России и сопредельных стран (Gamasina: Spinturnicidae, Macronyssidae). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб: Зоол. ин-т, 16 с.
- Agnarsson I., Zambrana-Torrel C.M., Flores-Saldana N.P., May-Collado L.J., 2011. A time-calibrated species-level phylogeny of bats (Chiroptera, Mammalia) // PLOS Currents Tree of Life. Feb 4 Edition 1.
- Bai X.-L., Ma L.-M., 2010. A new species of the genus *Macronyssus* from Ningxia, China (Acari, Macronyssidae) (In Chinese) // Acta Zootaxon. Sinica. V. 35. № 1. P. 179–182.
- Baker A.S., Craven J.C., 2003. Checklist of the mites (Arachnida: Acari) associated with bats (Mammalia: Chiroptera) in the British Isles // Systematic & Applied Acarology Special Publications. V. 14. P. 1–20.
- Baulechner D., Becker N.I., Encarnação J.A., 2013. Host specificity in spinturnicid mites: do parasites share a long evolutionary history with their host? // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. V. 51. № 3. P. 203–212.
- Beron P., 1974. Catalogue des Acariens parasites et commensaux des mammifères en Bulgarie. ill // Известия на Зоологически институт с музей. Кн. 39. С. 168–193.
- Brinck-Lindroth G., Smit F.G.A.M., 2007. The fleas (Siphonaptera) of Fennoscandia and Denmark. Brill Academic Publishers. 186 p.
- Bruyndonckx N., Biollaz F., Dubey S., Goudet J., Christe P., 2010. Mites as biological tags of their hosts // Molecular Ecology. V. 19. № 13. P. 2770–2778.
- Bruyndonckx N., Dubey S., Ruedi M., Christe P., 2009. Molecular cophylogenetic relationships between European bats and their ectoparasitic mites (Acari, Spinturnicidae) // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 51. P. 227–237.
- Dowling A.P.G., O'Connor B.M., 2010. Phylogenetic relationships within the suborder Dermansyina (Acari: Parasitiformes) and a test of dermansyoid monophyly // International Journal of Acarology. V. 36. № 4. P. 299–312.
- Dusbabek F., 1962. Parasitische Fledermausmilben der Tschechoslowakei. II: Fam. Dermansyidae Kol., 1859 (Acarina, Gamasides) // Československá parazitologie. V. 11. P. 77–125.
- Dusbabek F., 1972. The zone of bat acarina in Central Europe // Folia parasitologica. T. 19. P. 139–154.
- Eichler W., 1942. Die Entfaltungsregel und andere Gesetzmäßigkeiten in den parasitogenetischen Beziehungen der Mallophagen und anderer ständiger Parasiten zu ihren Wirten // Zoologischer Anzeiger. V. 137. P. 77–83.
- Estrada-Pena A., Ibanez C., Trujillo D., 1990. New records of acarine parasites of bats from the Iberian peninsula north of Africa and Macaronesia islands // Revista Iberica De Parasitologia. V. 50. № 1–2. P. 91–94.
- Gu Y.M., Wang C.S., 1985. Notes on the genera *Macronyssus* and *Ichoronyssus* in China (Acarina: Macronyssidae) // Acta Zootaxonomica Sinica. V. 10. № 2. P. 156–161.
- Fain A., Walter G., Heddergott M., 2003. A new species of *Macronyssus* Kolenati, 1858 (Acari: Macronyssidae) from Leisler's bat, *Nyctalus leisleri* Kuhl, 1818 (Mammalia: Chiroptera) in Germany // International Journal of Acarology. V. 29. № 1. P. 55–61.
- Halliday R.B., 1998. Mites of Australia: A Checklist and Bibliography. Monographs on Invertebrate Taxonomy. Series 5. 327 p.
- Haitlinger R., 1979. Pasozyty zewnetrzne nietoperzy Dolnego Slaska. VI. Acarina, Siphonaptera, Diptera (Nycteribiidae) // Wiadomosci parazitologiczne. V. 25. P. 119–130.
- Haitlinger R., Ruprecht A., 1992. Parasitic arthropods (Siphonaptera, Diptera, Acari) of bats from western part of the Bialowieza Primeval Forest // *Nyctalus* (N. F.). V. 4. № 3. P. 315–319.
- Hooper S.R., Van Den Bussche R.A., 2003. Molecular phylogenetics of the chiropteran family Vespertilionidae // Acta Chiropterologica. V. 5. P. 1–63.
- Hopkins G.H.E., Rothschild M., 1956. An illustrated catalogue of the Rothschild collection of fleas (Siphonaptera) in the British Museum (Natural history). V. 2: Family Ischnopsyllidae. London. 445 p.
- Horaček I., Hanák V., Gaisler J., 2000. Bats of the Palearctic region: a taxonomic and biogeographic review // Proceedings of the VIIIth EBRS I. Publication of CIC ISEZ PAN. P. 11–157.
- Hulva P., Horaček I., Strelkov P.P., Benda P., 2004. Molecular architecture of *Pipistrellus pipistrellus*/*Pipistrellus pygmaeus* complex (Chiroptera: Vespertilionidae): further cryptic species and Mediterranean origin of the divergence // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 32. P. 1023–1035.
- Hurka K., 1958. Beitrag zur Nycteribienfauna Bulgariens Nycteribiidae, Diptera. Zoologické Listy Brno. V. 7. № 21. P. 231–234.
- Hurka K., 1963. Bat fleas (Aphaniptera, Ischnopsyllidae) of Czechoslovakia. Contribution to the distribution, morphology, bionomy, ecology and systematics. Pt I. Subgenus *Ischnopsyllus* Westw // Acta Fauna Entomol. Mus. Pragae. V. 9. P. 57–120.
- Hurka K., 1969. *Basilisa (Basilisa) rybini* sp. n. and notes on the Nycteribiidae of the Caucasus and Central Asia (Diptera, Pupipara) // Acta Ent. Bohemoslov. V. 66. Pt. 6. P. 387–398.
- Hurka L., 1969. Die Larve des Fledermausflohes *Nycteridopsylla eusarca* Dampf (Aphaniptera, Ischnopsyllidae). Acta Entomol. Bohemoslov. V. 66. P. 317–320.
- Jameson E.W. Jr., Suyemoto W., 1955. *Nycteridopsylla saka-gutii*, a new bat flea from Korea // Medical entomology and zoology. V. 6. Pt. 1. P. 19–20.
- Juste J., Benda P., Garcia-Mudarra J.L., Ibáñez C., 2013. Phylogeny and systematics of Old World serotine bats

- (genus *Eptesicus*, Vespertilionidae, Chiroptera): an integrative approach // *Zoologica Scripta*. V. 42. Pt. 5. P. 441–457.
- Kim M.H., Lee H.P., Kang B.C., 1992. Studies on mites parasitic on bats in Korea III (Acari: Mesostigmata: Spinturnicidae) // *Korean Arachnology*. V. 7. № 2. P. 195–200.
- Kock D., Quetglas J., 2003. The bat flies of the Balearic Islands (Insecta: Diptera: Nycteribiidae) // *Boll. Soc. Hist. Nat. Balears*. V. 46. P. 79–83.
- Kruskop S.V., Borisenko A.V., Ivanova N.V., Lim B.K., Eger J.L., 2012. Genetic diversity of northeastern Palaearctic bats as revealed by DNA barcodes // *Acta Chiropterologica*. V. 14. Pt. 1. P. 1–14.
- Kumazawa H., Yachimorie S., 2005. Ectoparasites found on wild mammals in Kochi Prefecture // *Bulletin of the Shikoku Institute of Natural History*. V. 2. P. 45–50 (in Japanese).
- Liang L., Houyong W., 2003. A new species and a new record of *Nycteridopsylla* Oudemans, 1906 (Siphonaptera: Ischnopsyllidae) from China // *Systematic Parasitology*. V. 56. Is. 1. P. 57–61.
- Malek-Hosseini M.J., Sadeghi S., Bakhshi Y., Dashan M., 2016. Ectoparasites (Insecta and Acari) associated with bats in south and South-Western Caves of Iran // *Ambient Science*. V. 03. Pt. 1. [Электронный ресурс] Режим доступа: <http://www.caves.res.in/journal>. Дата обновления: 16.04.2016.
- Matveev V.A., Kruskop S.V., Kramerov D.A., 2005. Revalidation of *Myotis petax* Hollister, 1912 and its new status in connection with *M. daubentonii* (Kuhl, 1817) (Vespertilionidae, Chiroptera) // *Acta Chiropterologica*. V. 7. Pt. 1. P. 23–37.
- McCoy K.D., 2009. Host-parasite determinants of parasite population structure: lessons from bats and mites on the importance of time // *Molecular Ecology*. V. 18. P. 3545–3547.
- Medvedev S.G., 1987. A new species of fleas of the genus *Ischnopsyllus* Westwood (Siphonaptera, Ischnopsyllidae) // *Entomological Review*. V. 66. Pt. 1. P. 77–81.
- Micherdzinsky W. 1980. Eine Taxonomische Analyse der Familie Macronyssidae, Oudemans, 1936. I: Subfamilie Ornithonyssinae, Lange, 1958 (Acarina: Mesostigmata). Warszawa: Polska Akad. Nauk. 254 p.
- Miller-Butterworth C.M., Murphy W.J., O'Brien S.J., Jacobs D.S., Springer M.S., Teeling E.C., 2007. A family matter: Conclusive resolution of the taxonomic position of the long-fingered bats, *Miniopterus* // *Molecular Biology and Evolution*. V. 24. Is. 7. P. 1553–1561.
- Mogi M., 1979. Two Species of Batflies (Diptera, Nycteribiidae) new to Japan with Description of a New Subspecies // *Tropical Medicine*. V. 21. Is. 3. P. 145–151.
- Nadler S.A., 1995. Microevolution and the genetic-structure of parasite populations // *Journal of Parasitology*. V. 81. P. 395–403.
- Nikoh N., Masahiko O., Kondo N., Takema F., 2011. Phylogenetic comparison between nycteribiid bat flies and their host bats // *Medical Entomology and Zoology*. V. 62. № 3. P. 185–194.
- Nowosad A., 1974. *Nycteribia kolenatii* Theodor et Moscona i *Penicillidia monoceros* Speiser (Nycteribiidae, Diptera) // *Pol. Pismo ent.* V. 44. P. 559–570.
- Orlova M., 2011. Ectoparasite associations of bats from the Urals (Russia) // *Hystrix: Italian Journal of Mammalogy*. V. 22. № 1. P. 105–110.
- Orlova M.V., 2014. Invasion of specific ectoparasites of Siberian–Far Eastern bat species to the Urals // *Russian Journal of Biological Invasions*. V. 5. Pt. 1. P. 29–31.
- Orlova M.V., Orlov O.L., 2015. Attempt to define the Complexes of Bat Ectoparasites in the Boreal Palaearctic Region // *Vestnik zoologii*. V. 49. № 1. P. 75–86.
- Orlova M.V., Orlov O.L., Kruskop S.V., Bernikov K.A., 2013. Possibilities for identification of cryptic species of Chiroptera using host-specific ectoparasites // *Biology Bulletin*. V. 40. Is. 1. P. 111–113.
- Orlova M.V., Orlov O.L., Zhigalin A.V., 2014. New records of ectoparasites of the eastern water bat *Myotis petax* Hollister, 1912 (Vespertilionidae, Chiroptera) and the revision of the material previously collected from *Myotis daubentonii* s. lato in the eastern Palaearctic // *Entomological Review*. V. 94. № 9. P. 1306–1312.
- Orlova M.V., Stanyukovich M.K., Orlov O.L., 2016. Gamasid mites (Mesostigmata: Gamasina) parasitizing bats (Chiroptera: Rhinolophidae, Vespertilionidae, Molossidae) of Palaearctic boreal zone (Russia and adjacent countries). Tomsk: TSU Publishing House. 150 p.
- Orlova M.V., Zapart A., 2012. Interaction of ectoparasites in cohabitating colonies of pond bats *Myotis dasycneme* (Boie, 1825) and species of genus *Pipistrellus* from northern Poland // *Annals of Parasitology*. V. 58. Pt. 4. P. 211–215.
- Orlova M.V., Zhigalin A.V., 2015. Three new bat ectoparasite species of the genus *Macronyssus* from Western Siberia (with an identification key for females of the genus *Macronyssus* from the Palearctic boreal zone) // *Journal of Parasitology*. V. 101. № 3. P. 314–319.
- Orlova M.V., Zhigalin A.V., Khritankov A.M., 2015. New findings of ectoparasites of bats (Chiroptera: Vespertilionidae) in Southern Siberia // *Entomological Review*. V. 95. № 5. P. 681–686.
- Orlova M.V., Zhigalin A.V., Zhigalina D.I., 2015. Parasitic gamasid mites (Acari: Mesostigmata) associated with bats (Chiroptera: Vespertilionidae) on Kunashiri Island, with a description of a new species *Spinturnix uchikawai* sp. nov. // *Acta arachnologica*. V. 64. Pt. 1. P. 27–31.
- Presley S.J., 2004. Ectoparasitic Assemblages of Paraguayan Bats: Ecological and Evolutionary Perspectives. PhD Dissertation, Texas Tech University, Lubbock, Texas.
- Quetglas J., Noguera J., Ibáñez C., Beaucournu J.-C., 2014. Presencia en la Península Ibérica de una pulga africana de murciélagos: *Rhinolophopsylla unipectinata arabs* (Siphonaptera: Ischnopsyllidae) y otras nuevas citas de pulgas de murciélagos para España y Marruecos // *Galemys*. V. 26. P. 41–47.
- Radovsky F.J., 2010. Revision of Genera of the Parasitic Mite Family Macronyssidae (Mesostigmata: Dermanyssoidea) of the World // *Indira Publishing House*. 170 p.

- Ren T.-g., Guo X.-g., 2008. Preliminary List of Dermanyssoidea from China // Journal of Anhui Agricultural Sciences. V. 5. P. 130–135.
- Roehrs Z.P., Lack J.B., van den Busshe R.A., 2010. Tribal phylogenetic relationships within Vespertilioninae (Chiroptera: Vespertilionidae) based on mitochondrial and nuclear sequence data // Journal of Mammalogy. V. 91. Pt. 5. P. 1073–1092.
- Rudnick A., 1960. A revision of the mites of the family Spinturnicidae // University of California Publications in Entomology. V. 17. Pt. 2. P. 157–248.
- Ruedi M., Stadelmann B., Gager Y., Douzery E.J.P., Francis C.M., et al., 2013. Molecular phylogenetic reconstructions identify East Asia as the cradle for the evolution of the cosmopolitan genus *Myotis* (Mammalia, Chiroptera) // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 69. P. 437–449.
- Rupp D., Zahn A., Ludwig P., 2004. Actual records of bat ectoparasites in Bavaria (Germany) // Spixiana. V. 27. Pt. 2. P. 185–190.
- Sakaguti K., 1957. A species of bat flea, *Nycteridopsylla galba* Dampf, 1910 unreported in Japan, with description of the female sex // Studies on the Japanese Siphonaptera 3. Japanese Journal of Sanitary Zoology. V. 8. P. 171–173.
- Sakaguti K., Jameson E.W.Jr., 1962. The Siphonaptera of Japan. Honolulu: Entomology Dept., Bernice P. Bishop Museum. 169 p.
- Salgueiro P., Ruedi M., Coelho M.M., Palmeirim J.M., 2007. Genetic divergence and phylogeography in the genus *Nyctalus* (Mammalia, Chiroptera): implications for population history of the insular bat *Nyctalus azoreum* // Genetica. V. 130. Pt. 2. P. 169–180.
- Satô M., Mogi M., 2008. First descriptions of the males of *Ornithomya candida* Maa and *Nycteribia pleuralis* Maa (Diptera: Hippoboscidae and Nycteribiidae) // Medical Entomology and Zoology. V. 59. P. 19–23.
- Scheffler I., Dolch D., Ariunbold J., Batsaikhan N., Abraham A., Thiele K., 2010. Ectoparasites of bats in Mongolia (Ischnopsyllidae, Nycteribiidae, Cimicidae and Spinturnicidae) // Erforsch. biol. Ress. Mongolei (Halle/Saale). V. 11. P. 367–381.
- Spitzenberger F., Strelkov P.P., Winkler H., Haring E., 2006. A preliminary revision of the genus *Plecotus* (Chiroptera, Vespertilionidae) based on genetic and morphological results // Zoologica Scripta. V. 35. P. 187–230.
- Stanyukovich M.K., 1997. Keys to the gamasid mites (Acari: Parasitiformes, Mesostigmata, Macronyssidae et Laelaptoidea) parasiting bats (Mammalia, Chiroptera) from Russia and adjacent countries // Rudolstädter naturhistorische Schriften. V. 7. P. 13–46.
- Stoffberg S., Jacobs D.S., Mackie I.J., Matthee C.A., 2010. Molecular phylogenetics and historical biogeography of *Rhinolophus* bats // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 54. P. 1–9.
- Szidat L., 1940. Die Parasitenfauna des weissen Storcties und ihre Beziehung zu Fragen der Ökologie, Phylogenie und der Urheimat des Storches // Zeitschrift für Parasitenkunde. V. 11. P. 563–592.
- Teng K.F., 1980. Notes on the genus *Steatonyssus* in China (Acarina: Macronyssidae) // Acta Zootaxonomica Sinica. V. 5. Pt. 1. P. 59–62.
- Theodor O., Moscona A., 1954. On bat parasites in Palestine I. Nycteribiidae, Streblidae, Hemiptera, Siphonaptera // Parasitology. V. 44. P. 157–245.
- Tian Q.Y., Gu Y.M., 1992. Gamasid mites on bat from Shanxi with descriptions of two new species of *Macronyssus* (Acari: Spinturnicidae: Macronyssidae) // Acta Zootaxonomica Sinica. V. 17. Pt. 1. P. 37–41.
- Uchikawa K., 1979. Bat mites of the Genus *Macronyssus* Kolenati (Acari, Macronyssidae) // Annotationes zoologicae japonenses. V. 52. Is. 4. P. 246–256.
- Uchikawa K., Kumada N., 1977. Studies on mesostigmatid mites parasitic on mammals and birds in Japan : VI. Bat mites of the genus *Steatonyssus* Kolenati, with redescription of *Steatonyssus longispinosus* Wang, 1963 // Medical entomology and zoology. V. 28. Is. 4. P. 423–429 [in Japanese].
- Vanin S., Vernier E., 2010. Contribution to the knowledge of the Nycteribiidae (Diptera) from Venetian Region // Parasitologia. V. 51 Is. 4. P. 61–64.
- Wallace A.R., 1876. Die geographische Verbreitung der Thiere (Deutsche Ausgabe von A.B. Meyer). Dresden: Verlag R. von Zahn.
- Wang D.-Q., 1963. Records of four species of *Steatonyssus* Kolenati, 1858 (Acarina, Liponyssidae) from Fukien, China. Acta Entomologica Sinica. V. 12. P. 54–60. [in Chinese].
- Wang D.-Q., Chen T., 1964. Description of males and protonymphs of *Steatonyssus abramus* and *Steatonyssus longispinosus* // Acta Zootaxonomica Sinica. V. 1. P. 180–185.
- Whitaker J.O.Jr., 1988. Collecting and preserving ectoparasites for ecological study // Ecological and Behavioral Methods for the Study of Bats. T.H. Kunz (ed.). Washington: Smithsonian Inst. Press. P. 459–474.
- Whitaker J.O.Jr., Mumford R.E. 1978. Foods and ectoparasites of bats from Kenya, East Africa // Journal of Mammalogy. V. 59. P. 632–634.
- Whiteman N.K., Parker P.G., 2005. Using parasites to infer host population history: A new rationale for parasite conservation // Animal Conservation. V. 8. P. 175–181.
- Yamauchi T., 2010. Blood-sucking flies (Diptera: Hippoboscidae, Nycteribiidae, and Streblidae) collected from birds and bats of Hiroshima Prefecture, Japan // Miscellaneous reports of the Hiwa Museum for Natural History. V. 51. P. 249–254.
- Ye R., Ma L., 1996. A new species of *Spinturnix* and a new record of *Steatonyssus* from China (Acari: Spinturnicidae, Macronyssidae) // Acta Zootaxonomica Sinica. V. 21. Pt. 4. P. 421–424.
- Yunker C.E., Lukoschus F.S., Geisen K.M.T. 1990. Parasitic mites of Surinam. XXIV. The subfamily Ornithonyssinae, with descriptions of a new genus and three new species (Acari: Mesostigmata: Macronyssidae) // Zoologische Mededelingen. V. 63. P. 169–186.

APPROACHES TO THE IDENTIFICATION OF BAT ECTOPARASITIC COMPLEXES (CHIROPTERA: VESPERTILIONIDAE, MINIOPTERIDAE, RHINOLOPHIDAE, MOLOSSIDAE) IN THE PALEARCTIC

M. V. Orlova^{a, b, #}, O. L. Orlov^{c, d, ##}, D. V. Kazakov^{e, ###}, A. V. Zhigalin^a

^a*National Research Tomsk State University, Tomsk 634050, Russia*

^b*University of Tyumen, Tyumen 625003, Russia*

^c*Ural State Pedagogical University, Ekaterinburg 620017, Russia*

^d*Ural State Medical University, Ekaterinburg 620028, Russia*

^e*Irkutsk State University, Irkutsk 664003, Russia*

[#]*e-mail: masha_orlova@mail.ru*

^{##}*e-mail: o_l_orlov@mail.ru*

^{###}*e-mail: kazakov.denis.95@mail.ru*

The first attempt at identifying the faunal complexes of ectoparasites of Palaearctic bats is presented. Several approaches to estimating the distribution and dynamics of parasitocenoses of different host taxa are given both in latitudinal and meridional directions. From an analysis we carried out it follows that the temperate arid zone is characterized by the highest number of species and the greatest taxonomic richness of bat ectoparasites in the Palaearctic. The results obtained reflect the phylogeography of Palaearctic bat families and tribes.

Keywords: bat ectoparasites, Palaearctic, *Spinturnix*, *Macronyssus*, Vespertilionidae