

RESEARCH ARTICLES

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ ЭКТОПАРАЗИТОВ РУКОКРЫЛЫХ РОДА *NYCTALUS* (CHIROPTERA: VESPERTILIONIDAE) ЖИГУЛЕВСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО ЗАПОВЕДНИКА И НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «САМАРСКАЯ ЛУКА» (ЕВРОПЕЙСКАЯ РОССИЯ)

М. С. Малявина^{ID}, Д. Г. Смирнов^{*ID}

Пензенский государственный университет, Россия

*e-mail: epetesicus@mail.ru

Поступила: 07.11.2023. Исправлена: 29.01.2024. Принята к опубликованию: 12.03.2024.

Эктопаразиты рукокрылых нередко выступают в роли носителей опасных для животных и человека инфекционных агентов, что определяет актуальность изучения их сообществ. В этом отношении особый интерес представляют состав сообществ и межвидовые отношения эктопаразитов перелетных летучих мышей, поскольку они могут являться источником нетипичных для исследуемой территории членистоногих, обладающих векторным потенциалом. Целью данного исследования было изучение видового состава, структуры сообществ и паразито-хозяйинной специфичности эктопаразитов у синтопических популяций летучих мышей рода *Nyctalus*. Работы были проведены на территориях Жигулевского государственного биосферного заповедника и национального парка «Самарская Лука». Всего было обследовано 78 особей трех видов (48 *Nyctalus noctula*, 21 *N. leisleri* и 10 *N. lasiopterus*), отловленных орнитологическими сетями в летний период в 2017–2019 гг. Собранных эктопаразитов фиксировали в спирте, а затем изготавливали постоянные препараты, заключая их в жидкость Фора-Берлеза. У животных было найдено 19 видов эктопаразитов, в т.ч. один вид Cimicidae (*Cimex lectularius*), четыре вида Ischnopsyllidae, семь видов Spinturnicidae и семь видов Macronyssidae. Из них восемь видов эктопаразитов были впервые обнаружены в России на видах рода *Nyctalus*. Отдельно для *Nyctalus leisleri* отмечено девять видов (из них два вида ядра), для *N. noctula* – 15 (пять видов ядра), для *N. lasiopterus* – 11 (четыре вида ядра). Самым массовым и распространенным паразитом вечерниц является *Macronyssus flavus*. Кроме того, у *Nyctalus noctula* выявлена высокая инвазивность видами *Spinturnix acuminatus* и *Steatonyssus noctulus*, у *N. lasiopterus* – инвазивность *Spinturnix acuminatus*, а у *N. leisleri* – инвазивность *Steatonyssus spinosus*. К числу случайных паразитов этих видов относятся *Spinturnix plecotinus*, *S. myoti*, *S. helvetiae*, *Ischnopsyllus octactenus*, *I. variabilis*, *Macronyssus ellipticus* и *Steatonyssus periblepharus*. Общая структура сопряженности паразито-хозяйинных связей продемонстрирована в ходе анализа соответствия, где для каждого вида хозяина свойственен определенный комплекс паразитов, отличающийся качественным и количественным составом. Наибольшего разнообразия паразитарное сообщество достигает у *Nyctalus noctula*, что подтверждается моделью лог-нормального распределения обилия видов. По фаунистическому составу наиболее близки сообщества паразитов *Nyctalus noctula* и *N. lasiopterus*, наименее сходны – *Nyctalus noctula* и *N. leisleri*. Ключевыми компонентами, участвующими в дифференциации паразитарных сообществ, выступают виды *Spinturnix acuminatus*, *S. kolenatii*, *Steatonyssus spinosus* и *Macronyssus flavus*, обладающие разными значениями инвазивности у своих хозяев. При анализе совместной встречаемости выявлена сильная положительная связь для 28 пар видов эктопаразитов и сильно отрицательная связь для 26 пар видов. Приводятся обсуждения наблюдаемой ассортативности видов паразитов друг к другу.

Ключевые слова: Cimicidae, Ischnopsyllidae, Macronyssidae, *Nyctalus lasiopterus*, *Nyctalus leisleri*, *Nyctalus noctula*, Spinturnicidae, особо охраняемая природная территория, фауна эктопаразитов

Введение

В Европейской России обитает 20 видов рукокрылых (Chiroptera, Vespertilionidae) (Смирнов, 2013; Лисовский и др., 2019). Из них на территории Среднего Поволжья отмечено 17 видов, которые по характеру пребывания делятся на перелетных (семь видов) и оседлых (десять видов) (Стрелков, Ильин,

1990; Смирнов, Ильин, 2019). Среди перелетных видов особый интерес представляют три вида вечерниц: *Nyctalus noctula* (Schreber, 1774), *N. leisleri* (Kuhl, 1817) и *N. lasiopterus* (Schreber, 1780). Все они являются типичными дендрофилами. В России они населяют лиственные леса, а в качестве убежищ используют дупла деревьев, реже урбанистические

постройки (Стрелков, Ильин, 1990; Il'in et al., 2003; Смирнов, 2013). Трофические потребности у *Nyctalus lasiopterus*, *N. noctula* и *N. leisleri* также сходны. Так, все они типичные энтомофаги и охотятся преимущественно на относительно крупных и средних по размеру летающих насекомых (Смирнов, Вехник, 2011; Smirnov & Vekhnik, 2013, 2014; Соколова, Смирнов, 2019). Несмотря на сходные экологические предпочтения (Смирнов, Вехник, 2011), встречаемость и относительное обилие видов *Nyctalus* в Среднем Поволжье сильно различаются (Попов, 1960; Безруков, Смирнов, 2012; Смирнов, Вехник, 2012; Смирнов, 2013; Артаев, Смирнов, 2016). *Nyctalus lasiopterus* включен в ряд региональных Красных книг смежных регионов Российской Федерации, а *Nyctalus leisleri* считается редким со стабильной численностью и также включен в ряд региональных Красных книг (Лисовский и др., 2019). *Nyctalus noctula* гораздо более многочислен, чем два других, и формирует облик летней фауны рукокрылых региона.

В конце лета все виды *Nyctalus*, обитающие в средней полосе Европейской России, покидают районы летнего обитания и перемещаются за сотни километров в южные регионы с более мягким климатом, где проводят зиму (Стрелков, Ильин, 1990) и весной возвращаются обратно. Являясь прокормителями целого комплекса групп эктопаразитов, представители рода *Nyctalus* участвуют в переносе их на огромные расстояния. Рукокрылые нередко заселяют постройки человека. Это обстоятельство определяет не только биологическое, но и практическое значение, поскольку некоторые из эктопаразитов могут быть носителями опасных зоонозных агентов, таких как клещевого энцефалита, боррелиоза, токсоплазмоза, пироплазмоза и риккетсии (Hornok et al., 2012, 2016; Zabashta et al., 2019). Не исключено, что в ходе таких перелетов на территорию Среднего Поволжья и средней полосы Европейской России в целом могут быть занесены эктопаразиты с комплексом патогенных векторов, не типичных для данного региона. Кроме того, исследования структуры сообществ эктопаразитов и модели заражения с точки зрения численности и специфичности хозяина являются важными аспектами для понимания сложности системы паразито-хозяинных связей (Burazerović et al., 2018).

Особенности эктопаразитофауны у комплекса видов рода *Nyctalus* изучены недоста-

точно полно, а ее влияние на экологическое состояние видов-хозяев остается до конца не выясненным. Работ, содержащих данные об эктопаразитах вечерниц, относительно много, но они, по большей части, разрознены, несут региональный характер и не описывают в достаточной степени структуру сообществ эктопаразитов. Например, в известном определителе гамазовых клещей (Stanyukovich, 1997), паразитирующих на рукокрылых, для *Nyctalus leisleri* приводится пять видов клещей и десять для *Nyctalus noctula*.

Детальное исследование эктопаразитов вечерниц проводили в Центральной и Восточной Европе. Например, в Словакии у *Nyctalus leisleri* найдено семь видов паразитов, среди которых наиболее распространены клещи *Spinturnix helvetiae* (Koch, 1836) и *Steatonyssus spinosus* (Willmann, 1936) (Kaňuch et al., 2005); для *N. lasiopterus* было отмечено два вида клещей, *Macronyssus flavus* (Kolenatii, 1856) и *Spinturnix acuminatus* (C.L. Koch, 1836), и одна блоха, *Ischnopsyllus elongatus* (Curtis, 1832) (Uhrin et al., 2006). Ранее на территории Чехословакии у *Nyctalus noctula* уже находили виды блох *Ischnopsyllus elongatus*, *I. octactenus* (Kolenatii, 1856) и *I. intermedius* (Rothschild, 1898), а для *Nyctalus leisleri* были отмечены *Ischnopsyllus octactenus* и *I. intermedius* (Hůrka, 1963). При изучении эктопаразитов рукокрылых Украинских Карпат у *Nyctalus noctula* обнаружено девять видов (*Spinturnix vespertilionis* (Linnaeus, 1758), *Ixodes ricinus* (Linnaeus, 1758), *Ischnopsyllus octactenus*, *I. elongatus*, *I. intermedius*, *I. variabilis* (Wagner, 1898), *Nycteribia schmidtii* (Schiner, 1853), *N. eusarca* (Dampf, 1908) и *Cimex lectularius* (Linnaeus, 1758)) (Крочко, 1995). На территории Приднепровской возвышенности у *Nyctalus noctula* выявлено девять видов, среди которых самые массовые *Macronyssus flavus* и *Spinturnix vespertilionis* (Никитченко, 1995). Остальной видовой состав представлен *Ischnopsyllus intermedius*, *I. octactenus*, *I. elongatus*, *Ixodes ricinus*, *Argas* sp., *Cimex lectularius* и, что примечательно, *Laelaps pavlovskyi* (Zachvatkin, 1948), паразитирующим обычно на грызунах. В Прибалтике и в Средней Азии на *Nyctalus noctula* отмечен только один вид блох, *Ischnopsyllus elongatus* (Медведев и др., 1984; Медведев, Мазинг, 1987; Медведев, Полканов, 1997). *Steatonyssus noctulus* (Rybin, 1992) впервые

был собран с *Nyctalus noctula* в Киргизии (Рыбин, 1992). В Молдовии на *Nyctalus noctula* найден новый вид клещей – *Willmannium cavus moldaviensis* (Kudryashova, 1992), а в Великобритании – *Psorergatoides nyctali* (Baker, 2005) и *Macronyssus macroscutatus* (Baker & Beccaloni, 2006). В Польше на *Nyctalus noctula* отмечено высокое количество эктопаразитов (23 вида), среди которых *Spinturnix helvetiae*, *Notoedres chiropteralis* (Trouessart, 1896) и *Demodex* sp., а также *Acanthophthirius noctulius* (Radford, 1938), *Acarus farris* (Oudemans, 1905), *Argas vespertilionis* (Latreille, 1796), *Chiroptella muscae* (Oudemans, 1906), *Nycteriglyphus tuerkorum* (Dusbábek, 1964), *Ischnopsyllus hexactenus* (Kolenati, 1856), а также еще семь видов клещей и семь видов других кровососущих насекомых, ранее отмеченных на *Nyctalus noctula* и других видах рода *Nyctalus* (Haitlinger & Łupicki, 2008). В Испании на *Nyctalus lasiopterus* был собран *Leptotrombidium russicum* (Oudemans, 1902) (Stekolnikov et al., 2022).

В Европейской России исследования эктопаразитов у *Nyctalus noctula* проводили преимущественно в южных регионах. В Ставропольском крае и в Северной Осетии с вечерниц был собран только *Nycteridopsylla eusarca* (Dampf, 1908) (Иофф, Тифлов, 1954; Тифлов и др., 1977), а в Краснодарском крае и Дагестане – *Macronyssus flavus* (Orlova et al., 2021). В Ростовской области у *Nyctalus noctula* было обнаружено четыре вида клещей и два вида блох (Zabashita et al., 2019). В Тверской области у *Nyctalus leisleri* отмечено три вида паразитов (*Spinturnix helvetiae*, *Macronyssus flavus* и *Steatonyssus noctulus*) (Емельянова и др., 2022). В Дагестане на *Nyctalus leisleri* найден новый для России вид макрониссид, *Macronyssus leislerianus* (Fain, Walter, Heddergott, 2003) (Orlova et al., 2020). Имеются сведения о находках *Ischnopsyllus elongatus* на *Nyctalus leisleri* на юге России (Kotti & Stakheev, 2022). Эктопаразитов вечерниц исследовали также в Псковской области, где с *Nyctalus noctula* были собраны *Spinturnix acuminatus*, *Steatonyssus noctulus*, *Macronyssus flavus*, *Ischnopsyllus elongatus* и *I. variabilis* (Медведев и др., 2000).

На территории Среднего Поволжья эктопаразитофауна рукокрылых до сих пор остается слабо изученной. Ильиным (1987) указано, что в лесостепной зоне Правобережного Поволжья на *Nyctalus noctula* встречается только

два вида спинтурницид, *Spinturnix myoti* (Koch, 1839) и *S. acuminatus*. В Кировской области и Республике Мордовия на *Nyctalus noctula* найден *Macronyssus flavus* (Orlova et al., 2021). В обзоре эктопаразитов позвоночных животных Самарской области у *Nyctalus noctula* отмечено два вида *Ischnopsyllidae*, *Ischnopsyllus elongatus* и *I. obscurus* (Wagner, 1898), а у *Nyctalus leisleri* только *Ischnopsyllus octactenus* (Кириллов, Кириллова, 2018). На территории Самарской Луки на *Nyctalus noctula* был обнаружен *Macronyssus flavus*, а у *Nyctalus leisleri* и *N. lasiopterus* – *Macronyssus flavus* и *Steatonyssus noctulus* (Orlova et al., 2021). Целью данного исследования было изучение видового состава, структуры сообществ и паразито-хозяйинной специфичности эктопаразитов у синтопических популяций *Nyctalus leisleri*, *N. noctula* и *N. lasiopterus*, обитающих на территории Жигулевского государственного биосферного заповедника имени И.И. Спрыгина и национального парка «Самарская Лука».

Материал и методы

Основу настоящей работы составили сборы эктопаразитов, проведенные на территории Жигулевского государственного биосферного заповедника и национального парка «Самарская Лука» в июле 2017–2019 гг. (рис. 1). Середина лета – это период, который сопряжен с высоким уровнем зараженности хозяев (Christe et al., 2000, 2003; Zahn & Rupp, 2004; Lourenço, 2008) и высокой долей вероятности поимки редких и малочисленных видов паразитов.

Рукокрылых отлавливали в темное время суток паутиными орнитологическими сетями, которые устанавливали в предполагаемых местах полета с помощью стоек (Jones et al., 1996; Смирнов и др., 2017). В качестве стоек использовали телескопические удочки, установленные на растяжках с помощью металлических штырей, вбитых в землю. За указанный период было отловлено 1092 особи *Nyctalus noctula*, 73 особи *N. leisleri* и 17 особей *N. lasiopterus*, из них очесано 47 особей *Nyctalus noctula* (22♂, 25♀), 21 особь *N. leisleri* (9♂, 12♀) и десять особей *N. lasiopterus* (4♂, 6♀). Пойманных животных помещали в тканевые мешочки для последующего осмотра и очеса. Во избежание контаминации эктопаразитов от разных видов-хозяев, животных рассаживали в индивидуальные мешочки. Очесывание проводили не позже двух часов после поимки.

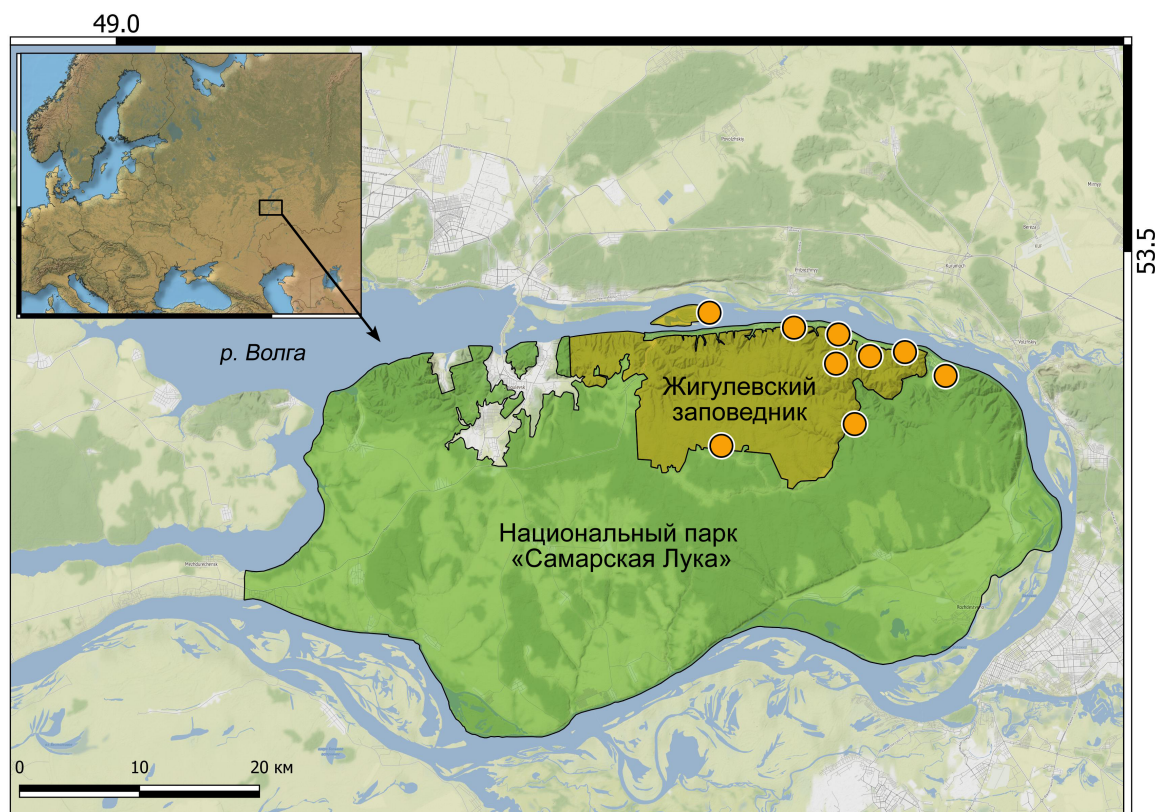


Рис. 1. Район исследования и места отлова (кружки) *Nyctalus leisleri*, *N. noctula* и *N. lasiopterus* на территории Жигулевского государственного биосферного заповедника и национального парка «Самарская Лука» в 2017–2019 гг.

Fig. 1. Study area and capture sites (circles) of *Nyctalus leisleri*, *N. noctula* and *N. lasiopterus* in the Zhiguli State Nature Biosphere Reserve and Samarskaya Luka National Park in 2017–2019.

Все тело (перепонки крыльев и хвоста, мех, морду и уши) каждой особи животного-хозяина тщательно визуально осматривали на наличие эктопаразитов. С голых участков кожи сбор осуществляли при помощи остроконечного пинцета и специального скребка, изготовленного из скальпеля. Шерсть осматривали в ходе продувания спинной и брюшной сторон. Всех членистоногих с одного хозяина помещали в индивидуальную пластиковую пробирку с 70%-ным раствором этанола, которую помечали соответствующей маркировкой (место сбора, дата, код экземпляра). Всего для определения видового состава паразитофауны с 78 особей вечерниц было собрано 1137 экземпляров паразитов (гамазовых клещей, блох и клопов). При изготовлении постоянных препаратов клещей заключали в жидкость Фора-Берлеза. Блох просветляли в 10%-ном водном растворе КОН в течение суток и также помещали в жидкость Фора-Берлеза (Whitaker, 1988). Определение паразитов производили при помощи светового микроскопа с использованием актуальных определителей и таксономических публикаций (Hopkins & Rothschild, 1956; Usinger, 1966; Theodor, 1967; Медведев, 1996; Stanyukovich, 1997; Orlova et

al., 2015). Небольшая часть собранных эктопаразитов была проверена на правильность видовой идентификации М.В. Орловой (Тюменский государственный медицинский университет, Россия). Все пойманные летучие мыши после осмотра были выпущены в местах их отлова. Изучение паразитофауны рукокрылых было проведено с соблюдением этических норм гуманного обращения с животными в соответствии с рекомендуемыми стандартами, описанными в Директиве Европейского парламента и Совета Европейского Союза от 22.09.2010 г. «О защите животных, используемых в научных целях» (Directive, 2010). Приготовленные препараты эктопаразитов хранятся на кафедре «Зоология и экология» Пензенского государственного университета (Россия).

Для характеристики зараженности рукокрылых использовали стандартные индексы: экстенсивность инвазии (ЭИ, в %), интенсивность инвазии (ИИ, экз.), индекс обилия паразитов или относительная плотность (ИО). При оценке видового разнообразия эктопаразитов применяли индекс Шеннона (H') и индекс выравненности по Пielу (E). При расчете индексов разнообразия исходное рас-

пределение значений показателей обилия видов эктопаразитов для каждого хозяина подвергали процедуре бутстрепизации. Благодаря этому достигалась замена теоретического распределения генеральной совокупности многовыборочным распределением и нормализация выборки. Для статистического сравнения индексов разнообразия эктопаразитофаун у видов хозяев был применен *t*-критерий Хатчесона с использованием формулы, рекомендованной Magurran (1988).

Сравнение степени зараженности видов-хозяев проводили по интенсивности заражения, показывающей среднее количество особей паразитов каждого вида на одной особи хозяина. Для этого применяли однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA) и проводили построение таблицы апостериорных парных сравнений (post-hoc comparison) с помощью параметрического критерия статистически значимой разности Тьюки-Крамера (при $p < 0.05$). Для возможности применения критерия Тьюки-Крамера проводили проверку данных на однородность групповых дисперсий с помощью теста Левена. Критерий Тьюки считался применимым, если групповые дисперсии были однородны, т.е. при $p \geq 0.05$.

Широко применяемые в паразитологии индексы инвазивности характеризуют среднюю пораженность популяции хозяина отдельными видами, но не раскрывают структуры сообществ паразитов. Для раскрытия этих особенностей был применен комплекс методов, включающий как стандартные расчеты индексов разнообразия и сходства, так и многомерный статистический анализ данных. Говоря о сообществе, мы понимали здесь определенный уровень организации, который ограничен отдельно взятой таксономической группой (Бигон и др., 1989), т.е. популяциями видов организмов, обладающих экологически сходными потребностями и обитающих в пределах некоторого ограниченного объема жизнепригодного пространства (вид-хозяин).

Для установления различий в характере видовой структуры сообществ эктопаразитов проводили анализ рангового распределения (importance-value) обилий видов (Whittaker, 1972; Magurran, 1988; Бигон и др., 1989). С этой целью отдельно рассчитывали показатель относительного обилия видов в сообществе, как число учтенных особей каждого вида эктопаразита в суммарных сборах на данном

виде-хозяине, выраженное в процентах. Проверку соответствия фактических данных теоретически ожидаемым моделям распределения (геометрический ряд, лог-ряд, логнормальное, разломанный стержень) осуществляли с помощью критерия согласия Пирсона (χ^2). Наиболее верно описывающей распределение обилий видов признавали ту модель, которая имела минимальное значение χ^2 -статистики.

Уровень сходства фаун эктопаразитов видов *Nyctalus* устанавливали с помощью коэффициента Жаккара (C_j). Степень сходства оценивали по шкале 0.00–0.33 (низкое), 0.34–0.66 (среднее), 0.67–1.00 (высокое) (Кириллова и др., 2022). В составе сообществ эктопаразитов мы различали виды ядра, сателлиты и случайные (Балашов и др., 2007). Принадлежность видов к группе устанавливали на основании показателей экстенсивности (ЭИ) и интенсивности инвазии (ИИ). Видам паразитов со значениями ЭИ $\geq 10\%$ и ИИ ≥ 3 присваивали статус видов ядра; ЭИ $< 10\%$ и ИИ > 3 – статус видов сателлитов; ЭИ $< 10\%$ и ИИ < 3 – статус случайных видов.

Для характеристики совместной встречаемости эктопаразитов использовали коэффициент ассортативности, который вычисляли по таблице размером 2×2 (Животовский, 1991) с некоторыми изменениями (Smirnov & Vekhnik, 2009). Тенденцию к объединению оценивали в сравнении у всех видов попарно как 0.00–0.33 – слабая связь, 0.34–0.66 – средняя и 0.67–1.00 – сильная. Установление конкурентных связей между паразитами разных размеров (блохи–клещи) проводили, вычисляя корреляционную зависимость с помощью рангового критерия Спирмена ($p < 0.05$).

Структуру распределения видов эктопаразитов по отношению к видам-хозяевам изучали с помощью анализа соответствия (correspondence analysis). В качестве критерия проверки значимости связи между переменными «вид-эктопаразит» и «вид-хозяин» использовали непараметрический критерий Пирсона (χ^2). По значениям критерия χ^2 и количеству наблюдений определяли инерцию (of inertia) размерного пространства (Dim 1, Dim 2), которую использовали при описании видовых предпочтений.

Мы попытались построить модель экологической ниши каждого вида-хозяина. Под экологической нишей мы понимали специализацию популяции вида по отношению к

определенным параметрам окружающей среды (Уиттекер, 1980). В качестве средового параметра рассматривали биотический компонент, представленный комплексом эктопаразитов. Такой подход позволил получить характеристику не всей реализованной ниши (Пианка, 1981), а лишь ее части, представленной отношением сообщества эктопаразитов к видам-прокормителям. С целью построения нишевой модели и выявления различия экологических ниш видов-хозяев был проведен пошаговый дискриминантный анализ, в который были включены все виды эктопаразитов, обнаруженные на вечерницах. В анализе использовали ранжированные значения численности эктопаразитов, отмеченных на отдельных особях-хозяинах, что позволило исключить нулевые значения чисел и стандартизировать данные. Ранжирование проводили по возрастанию, начиная с наименьшего. Каждому совпадающему значению присваивали наименьший из рангов, совпадающих значений. Различия считали статистически значимыми при $p < 0.05$. Статистическую обработку данных проводили с помощью пакетов Google Sheets, PAST 4.09 (Hammer et al., 2001) и STATISTICA для Windows v. 6.0.

Результаты

Видовой состав, встречаемость и обилие

Всего у *Nyctalus leisleri*, *N. noctula* и *N. lasiopterus*, пойманных на территории Жигулевского заповедника и национального парка «Самарская Лука», было найдено 19 видов эктопаразитов: один вид Cimicidae (*Cimex lectularius*), четыре вида Ischnopsyllidae, семь видов Spinturnicidae и семь видов Macronyssidae. Отдельно для *Nyctalus leisleri* отмечено девять видов эктопаразитов, для *N. noctula* – 15, для *N. lasiopterus* – 11. Из этого числа восемь видов эктопаразитов обнаружено на вечерницах на территории России впервые. Полный список собранных беспозвоночных и видов хозяев, с которых они были сняты, представлен в табл. 1.

Паразитарный груз, приходящийся на инвазированных особей, распределяется неравномерно. Количество эктопаразитов всех видов, одновременно находившихся на одной особи хозяина, варьировало от 3–10 до 100 (*Nyctalus lasiopterus*, *N. noctula*). На некоторых особях рукокрылых, на которых было обнаружено максимальное число (80–100) особей паразитов, было отмечено до пяти видов паразитов. С учетом всех видов эктопаразитов общая зараженность *Nyctalus lasiopterus*, *N. noctula* и *N. leisleri* составила 100%.

Таблица 1. Список кровососущих беспозвоночных и суммарное количество их особей (Σ), собранных на особях разных видов рода *Nyctalus* (с учетом половой принадлежности хозяев) в Жигулевском государственном биосферном заповеднике и национальном парке «Самарская Лука» в 2017–2019 гг.

Table 1. List of blood-sucking invertebrates and the number of their individuals (Σ) collected from *Nyctalus* species (taking into account the gender of the hosts) in the Zhiguli State Nature Biosphere Reserve and Samarskaya Luka National Park in 2017–2019

Виды эктопаразитов	<i>Nyctalus leisleri</i>			<i>Nyctalus noctula</i>			<i>Nyctalus lasiopterus</i>		
	♂	♀	Σ	♂	♀	Σ	♂	♀	Σ
<i>Cimex lectularius</i> (Linnaeus, 1758)*	–	–	–	2	3	2♂, 3♀	–	–	–
<i>Ischnopsyllus plumatus</i> (Ioff, 1946)*	–	1	1 ♀	2	1	9♀	–	1	1 ♀
<i>Ischnopsyllus octactenus</i> (Kolenatii, 1856)	–	–	–	2	1	6 ♀	–	1	2 ♀
<i>Ischnopsyllus intermedius</i> (Rothschild, 1898)*	–	1	1 ♂, 1 ♀	2	1	2 ♂, 4 ♀	–	–	–
<i>Ischnopsyllus variabilis</i> (Wagner, 1898)	2	–	2 ♀	–	–	–	–	–	–
<i>Spinturnix acuminatus</i> (C.L. Koch, 1836)	–	2	1 ♂, 2 ♀	16	15	34 ♂, 53 ♀, 5 N	1	5	9 ♂, 9 ♀,
<i>Spinturnix kolenatii</i> (Kolenatii, 1856)	–	–	–	4	2	5 ♂, 1 ♀	2	3	10 ♂, 2 ♀
<i>Spinturnix mystacinus</i> (Kolenatii, 1857)	–	–	–	4	6	1 ♂, 8 ♀	1	2	5 ♀
<i>Spinturnix myoti</i> (Koch, 1839)	–	–	–	–	–	–	1	–	1 ♂
<i>Spinturnix plecotinus</i> (Koch, 1839)*	–	–	–	–	–	–	–	1	1 ♀
<i>Spinturnix helvetiae</i> (Koch, 1836)	–	–	–	1	2	3 ♀	–	–	–
<i>Spinturnix nobleti</i> (Deunff, Volleth, Keller & Aellen, 1990)*	–	–	–	3	1	4 ♂, 4 ♀	–	–	–
<i>Steatonyssus spinosus</i> (Willmann, 1936)	8	6	8 ♂, 36 ♀, 7 N	6	7	12 ♂, 26 ♀, 13 N	1	1	2 ♂, 2 ♀, 1 N
<i>Steatonyssus noctulus</i> (Rybin, 1992)	1	1	1 ♂, 1 ♀	10	10	4 ♂, 34 ♀, 133 N	1	1	2 ♀
<i>Steatonyssus periblepharus</i> (Kolenatii, 1858)	–	–	–	–	1	2 ♀, 3 N	–	–	–
<i>Macronyssus flavus</i> (Kolenatii, 1856)	11	9	17 ♂, 71 ♀, 71 N	8	12	23 ♂, 58 ♀, 43 N	3	4	24 ♂, 208 ♀, 46 N
<i>Macronyssus kolenatii</i> (Oudemans, 1902)*	–	–	–	5	5	2 ♂, 29 ♀, 31 N	1	2	1 ♂, 18 ♀, 1 N
<i>Macronyssus ellipticus</i> (Kolenatii, 1856)*	–	1	1 ♀	–	–	–	–	–	–
<i>Macronyssus crosbyi</i> (Ewing & Stover, 1915)*	1	1	3 ♀	2	3	2 ♂, 9 ♀	–	–	–

Примечание: Звездочкой (*) обозначены виды эктопаразитов, отмеченные впервые на территории России на вечерницах. Для каждого вида эктопаразита в столбце Σ указано количество самцов (♂), самок (♀) и нимф (N).

Note: An asterisk (*) indicates ectoparasites found for the first time in Russia on *Nyctalus* species. For each ectoparasite species, the number of males (♂), females (♀) and nymphs (N) is shown in a column Σ .

У *Nyctalus leisleri* по одному виду эктопаразитов было обнаружено у 40.9% особей, по два вида – у 31.8% особей. На 27.3% хозяев одновременно находились 3–4 вида эктопаразитов. Максимальное число видов, одновременно находящихся на одной особи хозяина, не превышало четырех. У *Nyctalus noctula* по одному виду обнаружено на 24.6% осматриваемых особях; на 28.1% одновременно паразитировали два вида; на 26.3% – три вида и на 21.15% особей – 4–5 видов эктопаразитов. Максимальное число видов эктопаразитов на одной особи достигало пяти. На *Nyctalus lasiopterus* по одному виду было обнаружено у 10% очесанных особей, по два – у 20%, у 70% особей одновременно

но было найдено 3–5 видов эктопаразитов. Максимальное число видов, одновременно находящихся на одной особи, не превышало пяти.

В эктопаразитофауне исследованных вечерниц преобладают клещи семейства Macroonyssidae (рис. 2). Они локализуются преимущественно на открытых участках хиро- и уropотагима, а также в шерсти на границе перепонки и тела. При высокой интенсивности заражения (у *Nyctalus lasiopterus*) они распределяются по всему телу, даже на поверхности шерсти, на морде и ушах. Экстенсивность инвазии представителями этих клещей у *Nyctalus leisleri*, *N. noctula*, *N. lasiopterus* достигает 100%, а ИО – 9.68, 5.09 и 30.30, соответственно.

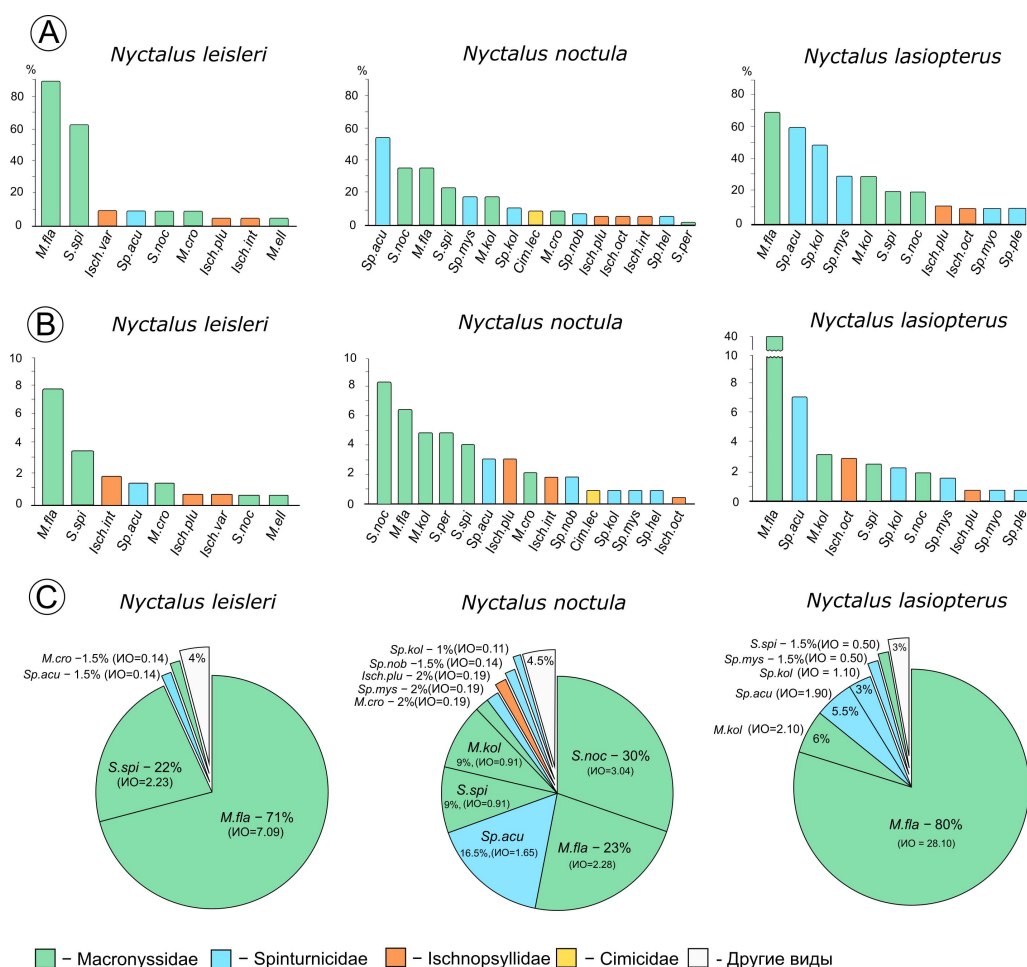


Рис. 2. Показатели зараженности *Nyctalus leisleri*, *N. noctula* и *N. lasiopterus* эктопаразитами (А – экстенсивность инвазии (ЭИ), В – интенсивность инвазии (ИИ), С – относительное обилие видов, выраженное в процентах, в сообществах эктопаразитов у видов-хозяев и их значения индекса обилия (ИО)). Обозначения: *Cim.lec* – *Cimex lectularius*, *Isch.plu* – *Ischnopsyllus plumatus*, *Isch.oct* – *Ischnopsyllus octactenus*, *Isch.int* – *Ischnopsyllus intermedius*, *Isch.var* – *Ischnopsyllus variabilis*, *Sp.acu* – *Spinturnix acuminatus*, *Sp.kol* – *Spinturnix kolenatii*, *Sp.mys* – *Spinturnix mystacinus*, *Sp.myo* – *Spinturnix myoti*, *Sp.ple* – *Spinturnix plecotinus*, *Sp.hel* – *Spinturnix helvetiae*, *Sp.nob* – *Spinturnix nobleti*, *S.spi* – *Steatonyssus spinosus*, *S.noc* – *Steatonyssus noctulus*, *S.per* – *Steatonyssus periblepharus*, *M.fla* – *Macroonyssus flavus*, *M.kol* – *Macroonyssus kolenatii*, *M.ell* – *Macroonyssus ellipticus*, *M.cro* – *Macroonyssus crosbyi*.

Fig. 2. Indicators of the infestation of *Nyctalus leisleri*, *N. noctula* and *N. lasiopterus* by ectoparasites (A – the extent of the infestation, B – the intensity of the infestation, C – relative abundance of species (%) and their abundance index values in ectoparasite communities in host species). Designations: *Cim.lec* – *Cimex lectularius*, *Isch.plu* – *Ischnopsyllus plumatus*, *Isch.oct* – *Ischnopsyllus octactenus*, *Isch.int* – *Ischnopsyllus intermedius*, *Isch.var* – *Ischnopsyllus variabilis*, *Sp.acu* – *Spinturnix acuminatus*, *Sp.kol* – *Spinturnix kolenatii*, *Sp.mys* – *Spinturnix mystacinus*, *Sp.myo* – *Spinturnix myoti*, *Sp.ple* – *Spinturnix plecotinus*, *Sp.hel* – *Spinturnix helvetiae*, *Sp.nob* – *Spinturnix nobleti*, *S.spi* – *Steatonyssus spinosus*, *S.noc* – *Steatonyssus noctulus*, *S.per* – *Steatonyssus periblepharus*, *M.fla* – *Macroonyssus flavus*, *M.kol* – *Macroonyssus kolenatii*, *M.ell* – *Macroonyssus ellipticus*, *M.cro* – *Macroonyssus crosbyi*.

Macronyssus flavus – один из самых массовых и распространенных в эктопаразитофауне видов. В наших исследованиях он отмечен на всех видах *Nyctalus*. Однако его значения встречаемости оказались неоднозначными (рис. 2). У *Nyctalus leisleri* по уровню экстенсивности этот вид занимает первое место (ЭИ = 90.91%), за которым следует *Steatonyssus spinosus* (ЭИ = 63.64%). Самый высокий индекс экстенсивности инвазии у *Nyctalus lasiopterus* также принадлежит *Macronyssus flavus* (ЭИ = 70.00%). Однако у *Nyctalus noctula* этот вид стоит на втором месте (ЭИ = 35.09%) вместе с *Steatonyssus noctulus* (ЭИ = 35.09%), тогда как наибольшую встречаемость демонстрирует *Spinturnix acuminatus* (ЭИ = 54.39%).

По показателю интенсивности инвазии у двух видов *Nyctalus* наибольшие значения были отмечены также у *Macronyssus flavus* (*Nyctalus leisleri* – 7.80, *N. lasiopterus* – 40.14). У *Nyctalus noctula* вид *Macronyssus flavus* занимает второе место (ИИ = 6.50). Наибольшее значение ИИ (8.65) определено для *Steatonyssus noctulus* (рис. 2). По индексу обилия *Macronyssus flavus* лидирует у всех видов вечерниц (*Nyctalus leisleri* – 7.09, *N. noctula* – 2.28, *N. lasiopterus* – 28.10). Высокие значения ИО (> 1.0) зарегистрированы у *Nyctalus leisleri* также для *Steatonyssus spinosus*, у *Nyctalus noctula* – для *Steatonyssus noctulus* и *Spinturnix acuminatus*, у *Nyctalus lasiopterus* – для *Spinturnix acuminatus*, *S. kolenatii* (Kolenatii, 1856) и *M. kolenatii* (Oudemans, 1902) (рис. 2). Сравнение степени заражения видов *Nyctalus* эктопаразитами с помощью теста Тьюки-Крамера не показало статистически значимых различий.

Значительную часть в эктопаразитофауне вечерниц занимают представители семейства Spinturnicidae. Их локализация на теле хозяев связана исключительно с летательной перепонкой. Специально адаптированные когти и ноги позволяют им легко цепляться за перепонку и прочно на ней удерживаться. У *Nyctalus noctula* и *N. lasiopterus*, которые часто занимают одно дневное убежище, самый встречаемый представитель семейства – *Spinturnix acuminatus* (рис. 2), однако интенсивность заражения им не столь велика, как это характерно, например, для *Macronyssus flavus*. У *Nyctalus leisleri* инвазивность этим видом сравнительно низкая.

Общая зараженность представителями семейства Ischnopsyllidae в целом небольшая. Блохи для обитания используют обволоснен-

ную часть тела хозяина, где чаще локализуются в густой шерсти загривка, около ушей и на шее. Максимальная экстенсивность инвазии отмечена для *Ischnopsyllus plumatus* (Ioff, 1946) и *I. octactenus* у *Nyctalus lasiopterus*; однако значения показателя ЭИ не превышают 20%. Встречаемость других видов блох у вечерниц, как правило, не более 10%. По интенсивности заражения и индексу обилия блохи, как и Spinturnicidae, демонстрируют низкие показатели.

Структура сообществ

Было установлено, что сообщество эктопаразитов *Nyctalus leisleri* содержит девять видов, среди которых два вида (*Steatonyssus spinosus* и *Macronyssus flavus*) составляют ядро сообщества, один вид (*Ischnopsyllus variabilis*) относится к сателлитам; остальные шесть видов являются случайными паразитами (табл. П1). Среди 15 видов паразитов, найденных на *Nyctalus noctula*, к группе ядра отнесены пять видов (*Spinturnix acuminatus*, *Steatonyssus spinosus*, *S. noctulus*, *Macronyssus flavus* и *M. kolenatii*), к группе сателлитов – два вида (*Spinturnix kolenatii* и *S. mystacinus*), к случайным – восемь видов. Для сообщества эктопаразитов *Nyctalus lasiopterus* отмечено четыре вида ядра (*Spinturnix acuminatus*, *Macronyssus flavus*, *M. kolenatii* и *Ischnopsyllus octactenus*), шесть сателлитов и один случайный вид.

Самые высокие показатели индексов Шеннона и выравненности зарегистрированы для сообществ паразитов *Nyctalus noctula* ($p < 0.001$), что объясняется более богатым, чем у других вечерниц, видовым составом эктопаразитов и выравненностью их по относительному обилию (рис. 3). В паре *Nyctalus leisleri* – *N. lasiopterus* разнообразие эктопаразитофауны немного выше у первого вида за счет большого числа относительно хорошо выровненных по обилию случайных видов. Критерий достоверности различий (t) между сообществами эктопаразитов у этой пары рукокрылых минимальный.

Полученные результаты по разнообразию хорошо согласуются с кривыми значимости видов (рис. 4). Так, для сообщества эктопаразитов *Nyctalus noctula* ранговое распределение видов приближается к лог-нормальному (табл. 2), при котором снижение показателя относительного обилия от первого к последующим 3–4 видам происходит постепенно, а

виды со средним обилием (сателлиты и часть случайных видов) более или менее обычны (Magurran, 1988). Ранговое распределение обилий видов эктопаразитов в сообществах хозяев *Nyctalus leisleri* и *N. lasiopterus* сходно. И оно приближается к модели лог-ряда, в котором падение показателя относительного обилия от первого ко второму и третьему видам, наоборот, происходит резко, так как количество высоко обильных видов меньше, чем у *Nyctalus noctula*, но численность каждого из них сравнительно больше.

Процедура сравнения сообществ эктопаразитов по фаунистическому составу показала наибольшее сходство между самыми крупными вечерницами – *Nyctalus lasiopterus* и *N. noctula* ($C_j = 0.53$), у которых из 17 видов, паразитирующих на них, девять – общие (*Macronyssus flavus*, *M. kolenatii*, *Steatonyssus noctulus*, *S. spinosus*, *Spinturnix acuminatus*,

S. kolenatii, *S. mystacinus* (Kolenatii, 1857), *Ischnopsyllus octactenus*, *I. plumatus*) (рис. 5). Меньший уровень сходства отмечен между *Nyctalus noctula* и *N. leisleri* ($C_j = 0.41$), у которых семь общих видов (*Ischnopsyllus plumatus*, *I. intermedius*, *Spinturnix acuminatus*, *Steatonyssus spinosus*, *S. noctulus*, *Macronyssus flavus*, *M. crosbyi* (Ewing & Stover, 1915)). В целом, степень сходства паразитарных сообществ у обоих пар хозяев оценивается как средний. Самую низкую общность и слабую степень сходства эктопаразитофаун демонстрируют *Nyctalus leisleri* и *N. lasiopterus* ($C_j = 0.33$), у которых из 13 видов только пять – общие (*Macronyssus flavus*, *Steatonyssus noctulus*, *S. spinosus*, *Spinturnix acuminatus*, *Ischnopsyllus plumatus*).

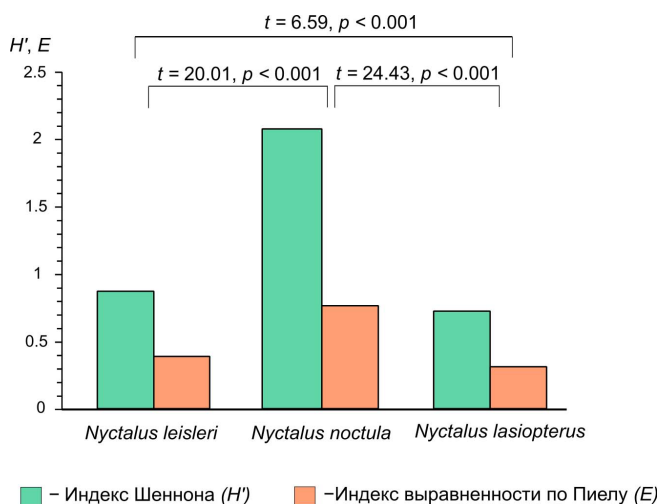


Рис. 3. Индексы видового разнообразия Шеннона (H') и выравненности Пielу (E) сообществ эктопаразитов *Nyctalus leisleri*, *N. noctula* и *N. lasiopterus*. Ось ординат общая для значений индексов H' и E .

Fig. 3. Shannon species diversity indices (H') and Pielou alignment (E) of the ectoparasite communities in *Nyctalus leisleri*, *N. noctula*, and *N. lasiopterus*. The ordinate axis is the same for values of H' and E indices.

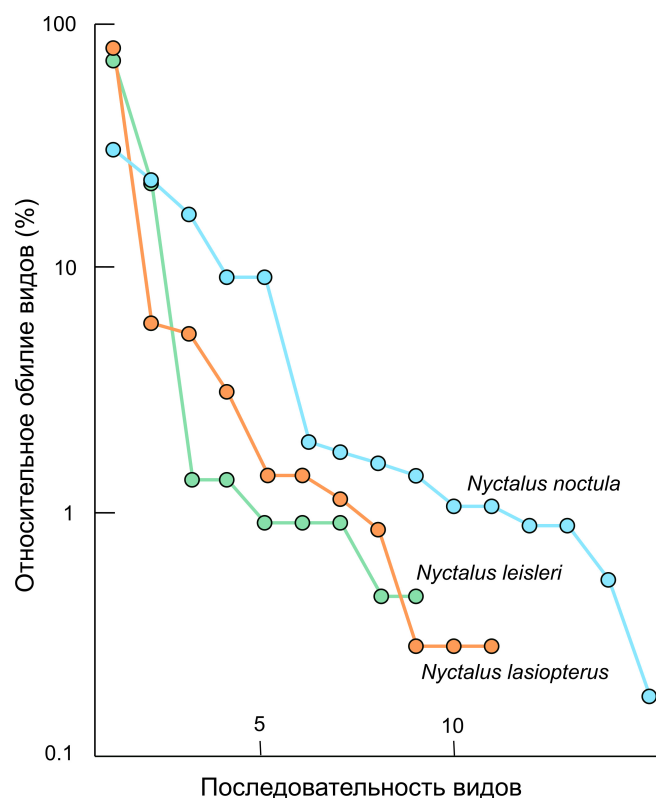


Рис. 4. Кривые рангового распределения видового обилия эктопаразитов у *Nyctalus leisleri*, *N. noctula* и *N. lasiopterus*. **Fig. 4.** Rank distribution curves of ectoparasite species abundance in *Nyctalus leisleri*, *N. noctula*, and *N. lasiopterus*.

Таблица 2. Значения χ^2 -статистики, демонстрирующие соответствие характера распределения значимости видов эктопаразитов в сообществе их хозяев гипотетическим моделям разнообразия

Table 2. A chi-square (χ^2) statistics demonstrating the correspondence of the distribution nature of the significance of ectoparasite species in communities of their hosts to hypothetical models of the diversity

Вид-хозяин	Геометрический ряд	Лог-ряд	Лог-нормальное	Разломанный стержень
<i>Nyctalus leisleri</i>	518.0	73.6	–	216.6
<i>Nyctalus noctula</i>	57.4	41.2	4.1	127.3
<i>Nyctalus lasiopterus</i>	750.6	166.6	–	486.6

Примечание: Жирным шрифтом выделены наименьшие значения χ^2 -статистики, означающее соответствие модели видового распределения.
Note: The smallest chi-square (χ^2) statistics values are highlighted in bold, indicating the fit of the species distribution model.

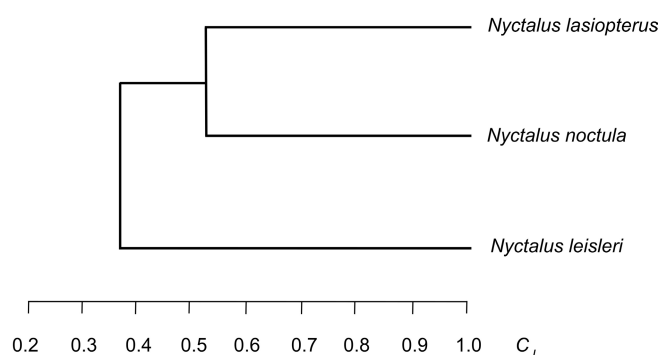


Рис. 5. Дендрограмма сходства (метод UPGMA) сообществ эктопаразитов по видовому составу у видов *Nyctalus leisleri*, *N. noctula* и *N. lasiopterus*, добытых в Жигулевском государственном биосферном заповеднике и национальном парке «Самарская Лука», по индексу Жаккара (C_j).

Fig. 5. Dendrogram of species composition similarity (UPGMA method) of ectoparasite communities in species of *Nyctalus leisleri*, *N. noctula* and *N. lasiopterus*, collected in the Zhiguli State Nature Reserve and Samarskaya Luka National Park, based on the Jaccard index (C_j).

Распределение видов эктопаразитов по их хозяевам наиболее точно иллюстрирует анализ соответствия (рис. 6). В ходе стандартизации данных между переменными эктопаразит – хозяин выявлена достаточно сильная связь ($\chi^2 = 529.6$, $df = 38$, $p < 0.001$). Поэтому она может использоваться как анализирующая при описании предпочтений. В пространстве полученных размерностей (Dim 1 и Dim 2) все виды эктопаразитов сгруппированы согласно своим ассоциациям к видам *Nyctalus*. Наибольший вклад в статистику χ^2 Пирсона вносит первая размерность, объясняющая почти 80% инерции.

Максимальную связь по первой размерности демонстрирует *Nyctalus noctula*. С этим видом-хозяином наибольшую положительную корреляцию показали *Steatonyssus noctulus*, *S. periblepharus* (Kolenatii, 1858), *Ischnopsyllus plumatus*, *Spinturnix acuminatus*, *S. nobleti* (Deunff, Volleth, Keller & Aellen, 1990), *S. helvetiae* и *Cimex lectularius*. В тоже время, мощную, но уже отрицательную корреляцию имеет *Macronyssus flavus*, что связано с наименьшими значениями инвазивности этого вида у *Nyctalus noctula* по сравнению с другими видами *Nyctalus*. Тем не менее, доля его встреч среди всех паразитов данного хозяина относительно высока, что подтверждается экстенсивностью заражения и индексом его обилия (рис. 2). Два других вида *Nyctalus* занимают в системе координат противоположное положение по отношению к *Nyctalus noctula* и немного расходятся по второй размерности. С *Nyctalus leisleri* максимально ассоциированы *Macronyssus ellipticus* (Kolenatii, 1856) и *Ischnopsyllus variabilis*,

найденные только на этом хозяине и представленные в сообществе единичными экземплярами. Наибольшую коллинеарность показали *Spinturnix myoti* и *S. plecotinus* (Koch, 1839), которые тоже отмечены только на одном виде-хозяине (*Nyctalus lasiopterus*) с низкой интенсивностью заражения. *Macronyssus flavus* почти в равной степени ассоциирован с *Nyctalus lasiopterus* и *N. leisleri*. Но из-за одинаково высокой интенсивности инвазии (рис. 2), он имеет умеренные положительные значения корреляции к их векторам. Все виды *Nyctalus* также заражены *Steatonyssus spinosus*. Однако из-за этого обстоятельства значимая ассоциация данного эктопаразита с конкретным видом-хозяином не наблюдается.

Таким образом, каждый вид-хозяин характеризуется определенным набором эктопаразитов. Их видовой состав и численное соотношение сильно неоднозначны, что определяется как экологией самих хозяев, так уровнем специализацией и конкурентными отношениями их паразитов. Общий «облик» таких паразито-хозяиновых связей может отражать экологическую нишу прокормителя, которую очень хорошо показывают результаты дискриминантного анализа (рис. 7, табл. 3).

Дискриминантный анализ проведен методом пошагового включения переменных, в ходе которого из 19 видов эктопаразитов были исключены 11, вносящих малозначимый вклад в дискриминацию. В ходе дальнейшей процедуры классификации разделение ниш, сформированных эктопаразитарных сообществ у особей трех видов *Nyctalus*, происходит по первым двум функциям, которые имеют почти равную долю объясненной дисперсии (табл. 3). Значения лямбды Уилкса (λ) заметно отличается от единицы (при $p < 0.001$), что свидетельствует об адекватности модели. Наибольший вклад в разделение экологических ниш по первой функции вносят такие виды как *Spinturnix acuminatus*, *S. kolenatii* и *Steatonyssus spinosus*. Разные знаки их коэффициентов объединенной внутригрупповой корреляции может быть результатом конкурентного исключения одних видов при высокой численности других. Слева направо по первой оси у особей разных видов *Nyctalus* происходит увеличение встречаемости и относительного обилия *Spinturnix acuminatus* и *S. kolenatii*, а с другой стороны уменьшение этих показателей у *Steatonyssus spinosus*. В результате относительно неплохо разделенными оказались экологические ниши *Nyctalus noctula* и *N. leisleri* с общей областью трансгрессии около 40%. По второй функции наибольший положительный вклад в дифференци-

ацию вносит показатель численности *Macronyssus flavus*, который нарастает снизу вверх, достигая максимума у особей *Nyctalus lasiopterus*. Экологическая ниша этого вида обособлена от двух других с областью перекрытия не более 30%.

Полагаясь на лучшие значения параметров статистики первой дискриминантной функции, можно заключить, что наибольшей шириной экологической ниши в отношении связи с эктопаразитами обладают особи *Nyctalus noctula*. Это заключение подтверждается значением индекса Шеннона и моделью лог-нормального распределения, демонстрирующим наибольшее разнообразие эктопаразитофауны, а также анализом соответствия, показывающим широкую ассоциацию и специфичность паразитов к виду *Nyctalus noctula*.

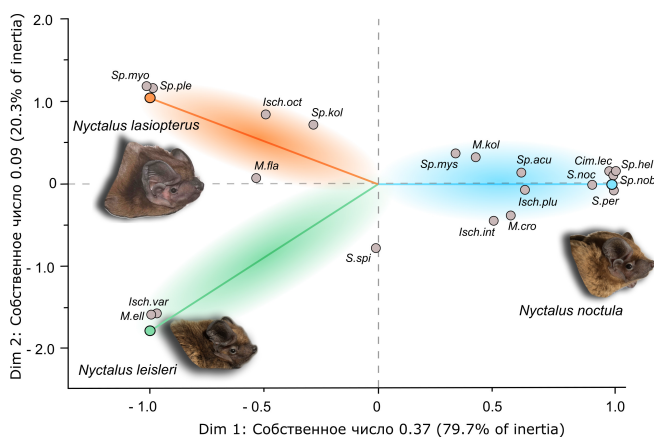


Рис. 6. Распределение видов эктопаразитов видов *Nyctalus leisleri*, *N. noctula* и *N. lasiopterus* в пространстве двух размерностей (Dim 1 и Dim 2), построенных на основе данных по их встречаемости методом анализа соответствий. Обозначения: *Cim.lec* – *Cimex lectularius*, *Isch.plu* – *Ischnopsyllus plumatus*, *Isch.oct* – *Ischnopsyllus octactenus*, *Isch.int* – *Ischnopsyllus intermedius*, *Isch.var* – *Ischnopsyllus variabilis*, *Sp.acu* – *Spinturnix acuminatus*, *Sp.kol* – *Spinturnix kolenatii*, *Sp.mys* – *Spinturnix mystacinus*, *Sp.myo* – *Spinturnix myoti*, *Sp.ple* – *Spinturnix plecotinus*, *Sp.hel* – *Spinturnix helvetiae*, *Sp.nob* – *Spinturnix nobleti*, *S.spi* – *Steatonyssus spinosus*, *S.noc* – *Steatonyssus noctulus*, *S.per* – *Steatonyssus periblepharus*, *M.fla* – *Macronyssus flavus*, *M.kol* – *Macronyssus kolenatii*, *M.ell* – *Macronyssus ellipticus*, *M.cro* – *Macronyssus crosbyi*.

Fig. 6. Distribution of ectoparasite species living on *Nyctalus leisleri*, *N. noctula* and *N. lasiopterus* in the space of two dimensions (Dim 1 and Dim 2), based on data on their frequency of occurrence by correspondence analysis. Designations: *Cim.lec* – *Cimex lectularius*, *Isch.plu* – *Ischnopsyllus plumatus*, *Isch.oct* – *Ischnopsyllus octactenus*, *Isch.int* – *Ischnopsyllus intermedius*, *Isch.var* – *Ischnopsyllus variabilis*, *Sp.acu* – *Spinturnix acuminatus*, *Sp.kol* – *Spinturnix kolenatii*, *Sp.mys* – *Spinturnix mystacinus*, *Sp.myo* – *Spinturnix myoti*, *Sp.ple* – *Spinturnix plecotinus*, *Sp.hel* – *Spinturnix helvetiae*, *Sp.nob* – *Spinturnix nobleti*, *S.spi* – *Steatonyssus spinosus*, *S.noc* – *Steatonyssus noctulus*, *S.per* – *Steatonyssus periblepharus*, *M.fla* – *Macronyssus flavus*, *M.kol* – *Macronyssus kolenatii*, *M.ell* – *Macronyssus ellipticus*, *M.cro* – *Macronyssus crosbyi*.

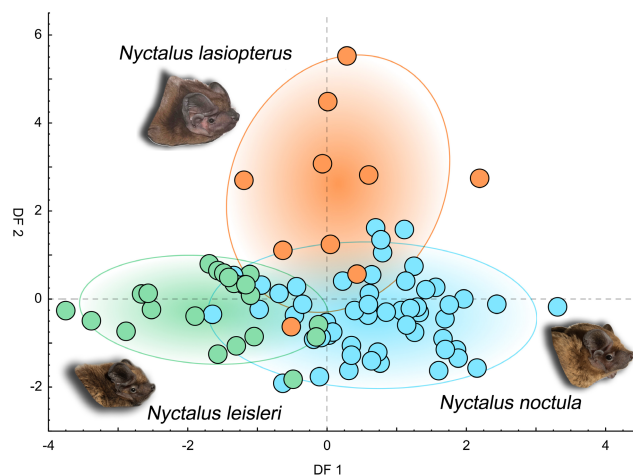


Рис. 7. Расположение экологических ниш (эллипсы рассеяния с 95% доверительным интервалом) видов *Nyctalus lasiopterus*, *N. noctula* и *N. leisleri*, построенные на основе численности видов их эктопаразитофаун, в пространстве двух дискриминантных функций.

Fig. 7. The arrangement of ecological niches (scattering ellipses with a 95% confidence interval) of *Nyctalus lasiopterus*, *N. noctula* and *N. leisleri*, built on the basis of the number of their ectoparasite species, in space of two discriminant functions.

Таблица 3. Коэффициенты объединенной внутригрупповой корреляции основных видов эктопаразитов, имеющих наибольшее значение в разделении экологических ниш трех видов *Nyctalus*, по двум дискриминантным функциям и результаты их значимости

Table 3. Coefficients of the combined intra-group correlation of the main ectoparasite species, characterising by the highest importance in division of ecological niches of the three *Nyctalus* species by two discriminant functions and the results of their significance

Виды и параметры статистики	DF1	DF2
<i>Spinturnix kolenatii</i>	0.43	0.36
<i>Macronyssus flavus</i>	-0.16	0.53
<i>Steatonyssus spinosus</i>	-0.41	0.19
<i>Spinturnix myoti</i>	0.20	0.31
<i>Spinturnix acuminatus</i>	0.50	-0.12
<i>Steatonyssus noctulus</i>	0.19	-0.26
<i>Ischnopsyllus octactenus</i>	0.26	0.31
<i>Macronyssus kolenatii</i>	0.26	0.03
Лямбда Уилкса (λ)	0.32	0.60
χ^2 -тест	92.4	41.5
Объясненная дисперсия	0.566	1.000
p-уровень	< 0.0001	< 0.0001

При исследовании частоты совместной встречаемости эктопаразитов была выявлена статистически значимая сильная положительная связь в 28 парах видов (табл. П2). Чаще всего с другими видами встречаются *Macronyssus flavus* (с 15 видами), *Steatonyssus spinosus* (с 11 видами), *Spinturnix kolenatii* (с десятью видами), *Steatonyssus noctulus* (с девятью видами) и *Ischnopsyllus octactenus* (с пятью видами). Их участие в ассоциациях, ве-

роятно, может быть связано с высокой их толерантностью к конкурентам. Статистически значимая средняя положительная связь отмечена между *Steatonyssus noctulus* и *Cimex lectularius*, *Ischnopsyllus plumatus* и *Macronyssus flavus*, *Spinturnix mystacinus* и *S. acuminatus*, *Steatonyssus noctulus* и *Spinturnix acuminatus*, *Macronyssus flavus* и *Spinturnix acuminatus*, *S. mystacinus* и *Steatonyssus spinosus*, *Spinturnix mystacinus* и *Steatonyssus noctulus*. Слабая положительная связь выявлена лишь между видами *Ischnopsyllus variabilis* и *Steatonyssus spinosus*.

Сильная отрицательная связь установлена в 26 парах видов, а средняя отрицательная только у пар видов *Ischnopsyllus variabilis* – *Macronyssus flavus* и *Spinturnix nobleti* – *Macronyssus flavus*. Наибольшее число отрицательных ассортативных связей имеет *Spinturnix myoti* (с девятью видами). Это широко распространенный, транспалеарктический вид, прокормителями которого являются преимущественно представители рода *Myotis*. Он был найден в единичном экземпляре только на *Nyctalus lasiopterus*. Не исключено, что вечерницы являются случайными для него хозяевами, а высокая численность специфичных паразитов, экологические предпочтения хозяина и слабая физиологическая совместимость ограничивает его нишевой потенциал.

Блохи, как эктопаразиты рукокрылых, занимают нишевое пространство, которое отличается от такового у клещей. Мы не обнаружили корреляционной связи между численностью у этих таксономически разных групп членистоногих (блохи – клещи) (ранговый критерий Спирмена = 0.042, при $p = 0.695$). Поэтому конкуренция между ними, если она есть, крайне низкая. Количество паразитирующих блох на одном хозяине никогда не бывает столь высоким, как клещей (табл. 1). При этом совместное проживание двух или более видов блох на одной особи хозяина маловероятно. Нами был зарегистрирован лишь один случай, когда на одной особи *Nyctalus noctula* были одновременно найдены *Ischnopsyllus plumatus* и *I. intermedius*.

Случаи, когда на одном хозяине встречается только один вид паразитов, оказались редки (табл. П2). Максимальное количество конспецифичных скоплений было отмечено лишь у *Macronyssus flavus*. Как правило, их хозяевами были особи *Nyctalus lasiopterus*, у которых зафиксирована крайне высокая ин-

тенсивность инвазии. Только у двух особей-хозяев были найдены *Spinturnix acuminatus*, где они присутствовали в качестве одного вида-паразита. У всех остальных эктопаразитов вечерниц количество конспецифичных встреч не более одной, либо отсутствует.

Обсуждение

В результате исследования эктопаразитофауны синтопических популяций летучих мышей рода *Nyctalus* было выявлено 19 видов членистоногих, среди которых есть как типичные паразиты вечерниц, так и паразиты, более характерные для других видов рукокрылых. Так, западнопалеарктический вид *Ischnopsyllus octactenus*, несмотря на то, что основными хозяевами являются виды родов *Myotis* и *Pipistrellus*, отмечен на *Nyctalus noctula* и *N. lasiopterus*. Встречающийся в Европе и в Средней Азии *Macronyssus ellipticus* преимущественно на представителях рода *Myotis* в единичном количестве обнаружен на *Nyctalus leisleri*. Исключительно на *Nyctalus noctula* нами найдены *Steatonyssus periblepharus* и *Spinturnix helvetiae*. Из них *Steatonyssus periblepharus* распространен в Евразии (Radovsky, 1967; Stanyukovich, 1997) и в Африке (Benda et al., 2014), где паразитирует на широком спектре хозяев, преимущественно на *Pipistrellus* и *Myotis*, в том числе на *Nyctalus noctula*. *Spinturnix helvetiae*, наоборот, считается специфичным паразитом *Nyctalus leisleri* и известен только из Центральной и Восточной Европы (Deunff et al., 1986; Stanyukovich, 1997). Поэтому его находку можно считать уникальной, т.к. она расширяет представление о распространении вида и о его возможных хозяевах. Такие находки подтверждают идею о том, что многие паразиты могут быть специфичными в одних условиях, но придерживаться оппортунистической стратегии, оказавшись на другом хозяине (Krasnov et al., 2010; Bezerra & Bocchiglieri, 2020). Возможно, инвазия *Spinturnix helvetiae* на *Nyctalus noctula* связана с использованием прокормителем общего убежища с *Nyctalus leisleri*. Наконец, *Ischnopsyllus variabilis* широко распространен и встречается на разных видах рукокрылых. На вечерницах он был обнаружен только в Болгарии и Италии, а нами найден на *Nyctalus leisleri*. Блохи *Ischnopsyllus elongatus* и *I. obscurus*, отмеченные ранее на вечерницах Самарской области (Кириллова, Кириллов, 2018), нами обнаружены не были.

По экстенсивности и интенсивности заражения у всех видов-хозяев лидирует *Macronyssus flavus*, один из наиболее распространенных и многочисленных в Палеарктике видов гамазовых клещей. Долгое время он считался моноксенным с единственным хозяином *Nyctalus noctula* (Radovsky, 1967; Dusbábek, 1972). В последние десятилетия доказано его распространение на широком спектре видов рукокрылых, принадлежащих родам *Myotis*, *Pipistrellus* и *Eptesicus* (Бобкова, 2005; Орлова и др., 2011; Хицова, Шерстяных, 2014). Отдельно для *Nyctalus noctula* выявлена высокая зараженность *Spinturnix acuminatus* и *Steatonyssus noctulus*, для *Nyctalus lasiopterus* – *Spinturnix acuminatus*, а для *Nyctalus leisleri* – *Steatonyssus spinosus*. Все три вида эктопаразитов также широко распространены в Палеарктике. Из них *Spinturnix acuminatus* и *Steatonyssus spinosus* характерны для всех вечерниц, а *Steatonyssus noctulus* была ранее отмечена только на *Nyctalus noctula* (Stanyukovich, 1997). К числу малоинвазивных паразитов вечерниц относятся семь видов. Среди них широко распространены *Spinturnix plecotinus* и *S. myoti*. На вечерницах они ранее были известны только у *Nyctalus noctula* (Walter, 1996; Stanyukovich, 1997; Бобкова, 2005), но нами найдены и на *Nyctalus lasiopterus*.

Самое высокое разнообразие паразитофауны выявлено у *Nyctalus noctula*, который относится к одному из многочисленных и широко распространенных видов рукокрылых в Европейской России. Наибольшее сходство по видовому составу эктопаразитов он демонстрирует с *Nyctalus lasiopterus*, одной из самых редких в Европе вечерниц. Наличие большого числа общих видов эктопаразитов, а также присутствие на них паразитов, типичных для представителей рода *Pipistrellus*, объясняется способностью этих двух видов вечерниц в период размножения держаться в совместных колониях друг с другом (Панютин, 1969, 1983; данные авторов), а иногда в группе с *Pipistrellus nathusii* (Keyserling & Blasius, 1839) (Кузякин, 1980; данные авторов). В этой связи показано, что разные виды рукокрылых, находящиеся в непосредственной близости, имеют самый высокий уровень горизонтальной передачи паразитов (Dick et al., 2003). Виды *Nyctalus noctula* и *N. leisleri*, наоборот, имеют существенные отличия в выборе убежищ

(Ruczyński & Bogdanowicz, 2005), что снижает вероятность горизонтальной передачи, и, как следствие, выражается в минимальном сходстве своих сообществ паразитов.

Структура сообществ эктопаразитов у разных видов *Nyctalus*, несмотря на их жизнь в одних и тех же местообитаниях, неоднородна, отличается составом видов и численным их соотношением. Мы предполагаем, что причиной различий в качественном и количественном составе паразитарных сообществ вечерниц может быть исторически сложившаяся экологическая идентичность этих видов, связанная с демографическими процессами в популяциях и поведенческими особенностями, физиологическими механизмами функционирования организма хозяина и его репродуктивным статусом, приуроченность к определенным местам зимовок и летнего обитания, что показано в исследованиях ряда авторов на примере других видов рукокрылых (Christe et al., 2000, 2003; Zahn & Rupp, 2004; Lourenço, 2008; Czenze & Broders, 2011; Presley, 2011; Orlova et al., 2017).

Совместная встречаемость нескольких видов эктопаразитов на одном хозяине усложняет структуру сообщества и демонстрирует способность видов успешно конкурировать за ресурсный потенциал. Преобладание эктопаразитарных инфрасообществ с одним видом каждого из семейств паразитов указывает на различные предпочтения паразитов в локализации на теле хозяина. Так, клещи семейства *Macronyssidae* преимущественно населяют пространство на границе шерстного покрова и необволосенной части летательной перепонки. Однако при высоком уровне инвазии они могут распространяться по всему телу хозяина, занимая всю летательную перепонку и обволосенную часть тела, в том числе морду (Spears et al., 1999; данные авторов). Примечательно, что в таких случаях сообщество паразитов часто состоит исключительно из видов *Macronyssidae* и не включает в себя представителей других семейств.

Клещи семейства *Spinturnicidae* имеют более узкую локализацию на теле жертвы, и нами были встречены только на летательной перепонке, на что указывают и другие исследования (ter Hofstede & Fenton, 2005; Almeida et al., 2015). По данным нашего исследования, они проявляют высокую толерантность к представителям семейства *Macronyssidae*, ча-

сто разделяющие с ними одного хозяина (сильно отрицательная связь отмечена только в парах *Spinturnix nobleti* – *Steatonyssus spinosus* и *Spinturnix myoti* – *Steatonyssus spinosus*; вероятно, это связано с малой численностью клещей *Spinturnix nobleti* и *S. myoti* на данных видах хозяев). При этом представители Spinturnicidae никогда не достигают высокой численности на теле хозяина, как это иногда характерно для видов Macronyssidae. Показательным в этом отношении является зараженность *Nyctalus noctula* клещем *Spinturnix acuminatus*. Этот вид эктопаразита встречается практически на всех особях хозяина, однако по показателю среднего количества особей, приходящегося на одну зараженную особь вида-хозяина, он существенно уступает паразитам семейства Macronyssidae (рис. 2). В то же время толерантность Spinturnicidae по отношению к блохам Ischnopsyllidae остается не выясненной, поскольку из 15 отмеченных сильных связей 12 являются отрицательными и три – положительными. Однако на теле хозяина блохи занимают только те части тела, которые покрыты густой шерстью, и вероятность конкуренции между этими паразитами должна быть крайне мала. Тем не менее, исследования Czenze & Broders (2011), проведенные на ночницах Северной Америки, показали, что распространенность и зараженность некоторыми видами клещей может обратно коррелировать с распространенностью и зараженностью блохами.

В некоторых исследованиях были описаны отрицательные взаимосвязи между различными видами эктопаразитов рукокрылых посредством корреляционного анализа их плотности (Dick, 2005; Presley, 2007; Lourenço et al., 2020; Orta-Pineda et al., 2020). Нами сильная отрицательная связь была выявлена у 26 пар видов паразитов, из которых, как правило, хотя бы один относится к редким и встречается преимущественно на других видах рукокрылых. Для типичных и широко распространенных паразитов вечерниц, таких как *Macronyssus flavus*, *Steatonyssus noctulus*, *Spinturnix acuminatus*, характерно образование сильных и средних положительных связей с другими паразитами, либо полное их отсутствие. Полученные результаты согласуются с исследованием взаимоотношений эктопаразитов рукокрылых, где на четырех из 11 видов хозяев наблюдалось значительное

положительное сосуществование для всей совокупности или, по крайней мере, для одной пары видов в совокупности (Presley, 2011). Это свидетельствует либо о хорошей приспособленности паразитов к взаимному влиянию, либо о незначительности конкурентных взаимоотношений ввиду обилия ресурса и преимущественного воздействия других факторов на численность разных видов эктопаразитов. К таким факторам могут относиться различия в микроклимате летних убежищ животных, густота леса в местах их расположения и климатические условия в целом, влияющие на преобладание одних видов над другими в составе комплекса паразитов на хозяине (Maestri et al., 2017; Ericksson et al., 2020; da Silva et al., 2023). К тому же выводу пришли Tello et al. (2008), указывающие на отсутствие свидетельств конкуренции в характере распределения и смешанного влияния на характер вариации плотности среди видов Nycteribiidae, паразитирующих на различных видах рукокрылых. Это также согласуется с исследованиями других паразитических и свободноживущих организмов (например, Combes, 2001; Houlihan et al., 2007; Kaplan & Denno, 2007), которые показывают, что в регуляции колебания численности видов внутри сообщества более важны абиотические факторы, чем конкурентные взаимодействия.

Заключение

На видах *Nyctalus* выявлено относительно большое разнообразие эктопаразитов, принадлежащих двум семействам гамазовых клещей (Spinturnicidae и Macronyssidae), семейству блох (Ischnopsyllidae) и семейству клопов (Cimicidae). Среди обнаруженных видов встречались как типичные паразиты вечерниц, неоднократно отмеченные другими авторами, так и виды, предпочитающие представителей родов *Pipistrellus* и *Myotis* в качестве хозяев. Заражение такими нетипичными эктопаразитами, вероятно, происходит при использовании двумя разными видами одного убежища.

Наибольшей инвазивностью как по экстенсивности заражения (ЭИ), так и по интенсивности (ИИ), обладают клещи семейства Macronyssidae, число которых на одной особи хозяина достигает 100. Из всех видов Macronyssidae в пробах гораздо чаще других встречается *Macronyssus flavus*, который

входит в группу видов ядра сообществ эктопаразитов, отмеченных нами на двух видах *Nyctalus*. Среди видов Spinturnicidae внимания заслуживает клещ *Spinturnix acuminatus*, показавший высокие значения экстенсивности и интенсивности инвазии у двух видов: *Nyctalus noctula* и *N. lasiopterus*. В целом, общая зараженность представителями семейств Ischnopsyllidae и Cimicidae небольшая.

Различия в зараженности вечерниц касаются как качественных, так и количественных характеристик эктопаразитофауны. Сравнительный анализ фаунистического состава сообществ эктопаразитов видов *Nyctalus* показал максимальную общность между паразитофаунами *Nyctalus noctula* и *N. lasiopterus*, которое в то же время по силе сходства оценивается как среднее. Наименьшее и слабое по силе сходство было зарегистрировано для сообществ паразитов *Nyctalus noctula* и *N. leisleri*. При этом для *Nyctalus noctula* было отмечено наибольшее число видов эктопаразитов и выравнивание их по численности, что подтверждается кривой рангового распределения видового обилия членистоногих, соответствующей лог-нормальному распределению. Кроме того, у *Nyctalus noctula* отмечено наибольшее (четыре) число видов сателлитов в сообществе паразитов. Такое сбалансированное состояние сообщества паразитов у *Nyctalus noctula*, вероятно, связано с высокой численностью *Nyctalus noctula* и широкой ее распространенностью. У остальных видов *Nyctalus* модели распределения обилия эктопаразитов близки к лог-ряду. Виды ядра в комплексах эктопаразитов у трех видов *Nyctalus* различны. У *Nyctalus leisleri* значительно преобладают по численности *Macronyssus flavus* и *Steatonyssus spinosus*, у *Nyctalus noctula* – только *Steatonyssus noctulus*, у *Nyctalus lasiopterus* – только *Macronyssus flavus*.

В ходе исследования сильная положительная связь была выявлена в 28 парах видов эктопаразитов. Как правило, это широко распространенные и массовые виды. Наблюдаемая зависимость может возникать вследствие сходных требований паразитов к ресурсам среды и довольно высокой толерантности к другим видам эктопаразитов. Отмечается также и обратная тенденция, когда виды, наоборот, не встречаются совместно на одном хозяине. Такая сильная отрицательная связь была выявлена нами у 26 пар видов, которые, как

правило, относятся к редким и встречаются в основном на других видах рукокрылых. Сложившаяся картина, возможно, свидетельствует о низком влиянии конкурентных взаимоотношений в сообществе эктопаразитов на их численность и преобладающем воздействии на нее других факторов.

Дополнительная информация

Дополнительная информация к статье Малавиной, Смирнова (2024) может быть найдена в **Электронном приложении**.

Литература

- Артаев О.Н., Смирнов Д.Г. 2016. Рукокрылые (Chiroptera; Mammalia) Мордовии: видовой состав и особенности распространения // Nature Conservation Research. Заповедная наука. Т. 1(1). С. 38–51. DOI: 10.24189/ncr.2016.004
- Балашов Ю.С., Бочков А.В., Ващенко В.С., Григорьева Л.А., Станюкович М.К., Третьяков К.А. 2007. Структура популяций и экологические ниши эктопаразитов в паразитарных сообществах мелких лесных млекопитающих // Паразитология. Т. 41(5). С. 329–347.
- Безруков В.А., Смирнов Д.Г. 2012. Видовой состав и особенности распространения рукокрылых (Chiroptera: Mammalia) на территории Ульяновской области // Известия Пензенского государственного педагогического университета. №29. С. 190–200.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. 1989. Экология. Особи, популяции и сообщества. В 2-х т. Т. 2. М.: Мир. 477 с.
- Бобкова О.А. 2005. Клещи-эктопаразиты (Acari) рукокрылых (Chiroptera) восточной части Украины // Вестник зоологии. Т. 39(2). С. 73–78.
- Емельянова А.А., Христенко Е.А., Виноградова Е.А., Волкова А.С. 2022. Первая достоверная находка малой вечерницы (*Nyctalus leisleri*) на территории Тверской области: морфология, экологические характеристики, эктопаразиты // Plecotus et al. №25. С. 29–43.
- Животовский Л.А. 1991. Популяционная биометрия. М.: Наука. 271 с.
- Ильин В.Ю. 1987. Рукокрылые лесостепной зоны Правобережного Поволжья. Дис. ... канд. биол. наук. Ленинград. 178 с.
- Иофф И.Г., Тифлов В.Е. 1954. Определитель Афаниптера (Suctoria – Aphaniptera) Юго-Востока СССР. Ставрополь. 201 с.
- Кириллова Н.Ю., Кириллов А.А. 2018. Обзор эктопаразитов позвоночных животных Самарской области // Известия Самарского научного центра РАН. Т. 20(5-2). С. 180–195.
- Кириллова Н.Ю., Кириллов А.А., Вехник В.П. 2022. Сравнительный анализ гельминтофауны *Myotis brandtii*

- и *Myotis mystacinus* (Chiroptera, Vespertilionidae) национального парка «Самарская Лука» (Россия) // Nature Conservation Research. Заповедная наука. Т. 7(3). С. 1–14. DOI: 10.24189/ncr.2022.026
- Крочко Ю.И. 1995. Эктопаразитофауна рукокрылых украинских Карпат // Рукокрылые (Chiroptera). Материалы шестого совещания по рукокрылым стран СНГ. Худжанд. С. 82–86.
- Кудряшова Н.И. 1992. Заметки о роде *Willmannium* n. stat. (Trombiculidae) с описанием новых видов и мест находок // Зоологический журнал. Т. 71(3). С. 33–46.
- Кузякин А.П. 1980. Гигантская вечерница *Nyctalus lasiopterus* в СССР // Рукокрылые (Chiroptera). М.: Наука. С. 55–59.
- Лисовский А.А., Шефтель Б.И., Савельев А.П., Ермаков О.А., Козлов Ю.А., Смирнов Д.Г., Стахеев В.В., Глазов Д.М. 2019. Млекопитающие России: список видов и прикладные аспекты // Сборник трудов Зоологического музея Московского государственного университета. Т. 56. С. 1–191.
- Медведев С.Г. 1996. Блохи сем. Ischnopsyllidae (Siphonaptera) фауны России и сопредельных стран // Энтомологическое обозрение. Т. 75(2). С. 438–454.
- Медведев С.Г., Мазинг М.В. 1987. Блохи сем. 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. 13–23.
- Медведев С.Г., Хабилов Т.К., Рыбин С.Н. 1984. К биологии блох летучих мышей (Ischnopsyllidae; Siphonaptera) Средней Азии и Южного Казахстана // Паразитология. Т. 18(2). С. 140–149.
- Медведев С.Г., Чистяков Д.В., Станюкович М.К., Пасхина М.В. 2000. Фауна паразитов летучих мышей (Chiroptera, Vespertilionidae) Себежского национального парка // Природа Псковского края. №11. С. 22–25.
- Никитченко Н.Т. 1995. Эктопаразиты рыжей вечерницы (*Nyctalus noctula*) // Рукокрылые (Chiroptera). Материалы шестого совещания по рукокрылым стран СНГ. Худжанд. С. 132–133.
- Орлова М.В., Капитонов В.И., Григорьев А.К., Орлов О.Л. 2011. Эктопаразиты рукокрылых Удмуртской Республики // Вестник Удмуртского университета. Биология. Науки о земле. Вып. 2. С. 134–138.
- Панютин К.К. 1969. Заметки о биологии трех видов рукокрылых // Ученые записки Московского педагогического института. Т. 224(7). С. 119–130.
- Панютин К.К. 1983. Рукокрылые // Красная книга РСФСР. М.: Россельхозиздат. С. 18–28.
- Пианка Э. 1981. Эволюционная экология. М.: Мир. 399 с.
- Попов В.А. 1960. Млекопитающие Волжско-Камского края. Казань: Казанский филиал АН СССР. 468 с.
- Рыбин С.Н. 1992. Новые виды клещей рода *Steatonyssus* (Mesostigmata: Macronyssidae) // Паразитология. Т. 2. С. 157–161.
- Смирнов Д.Г. 2013. Организация сообществ и популяций рукокрылых (Mammalia: Chiroptera) в условиях умеренно-континентального климата России. Дис. ... докт. биол. наук. Пенза. 236 с.
- Смирнов Д.Г., Вехник В.П. 2011. Связь морфологии летательного аппарата с выбором типа охотничьего пространства в сообществе рукокрылых Поволжья // Известия Пензенского государственного педагогического университета. №25. С. 247–257.
- Смирнов Д.Г., Вехник В.П. 2012. Биотопическая структура сообществ рукокрылых пойменных экосистем Самарской Луки // Известия Самарского научного центра РАН. Т. 14(1). С. 177–180.
- Смирнов Д.Г., Ильин В.Ю. 2019. Фауна и особенности распространения рукокрылых (Chiroptera, Vespertilionidae) Поволжья // Млекопитающие России: фаунистика и вопросы териогеографии. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 270–273.
- Смирнов Д.Г., Курмаева Н.М., Иваницкий А.Н. 2017. К изучению рукокрылых (Chiroptera) на востоке Крыма // Plecotus et al. №20. С. 17–29.
- Соколова И.В., Смирнов Д.Г. 2019. Особенности состава питания рыжей вечерницы *Nyctalus noctula* (Chiroptera: Vespertilionidae) в условиях дельты Волги // Plecotus et al. №22. С. 59–68.
- Стрелков П.П., Ильин В.Ю. 1990. Рукокрылые юга Среднего и Нижнего Поволжья // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 225. С. 42–167.
- Тифлов В.Е., Скалон О.И., Ростигаев Б.А. 1977. Определитель блох Кавказа. Ставрополь. 278 с.
- Уиттекер Р.Х. 1980. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс. 326 с.
- Хицова Л.Н., Шерстяных Е.И. 2014. Сообщество эктопаразитов кожана позднего *Eptesicus serotinus* (Schreber, 1774) в условиях Усманского бора // Вестник ВГУ. Серия: Химия. Биология. Фармация. №2. С. 96–101.
- Almeida J., Serra-Freire N., Peracchi A. 2015. Anatomical location of *Periglischrus iheringi* (Acari: Spinturnicidae) associated with the great fruit-eating bat (Chiroptera: Phyllostomidae) // Brazilian Journal of Veterinary Parasitology. Vol. 24(3). P. 361–364. DOI: 10.1590/S1984-29612015022
- Baker A.S. 2005. *Psorergatoides nyctali* (Prostigmata: Psorergatidae), a new mite species parasitizing the bat *Nyctalus noctula* (Mammalia: Chiroptera) in the British Isles // Systematic and Applied Acarology. Vol. 10(1). P. 67–74. DOI: 10.11158/saa.10.1.10
- Baker A., Beccaloni J. 2006. *Macronyssus macroscutatus* (Mesostigmata: Macronyssidae), a new mite species from bats of the genus *Nyctalus* (Chiroptera: Vespertilionidae) in England // Systematic and Applied Acarology. Vol. 11(2). P. 167–174. DOI: 10.11158/saa.11.2.4
- Benda P., Spitzenberger F., Hanák V., Andreas M., Reiter A., Ševčík M., Šmíd J., Uhrin M. 2014. Bats (Mammalia: Chiroptera) of the Eastern Mediterranean and Middle East. Part 11. On the bat fauna of Libya II // Acta Societatis Zoologicae Bohemicae. Vol. 78. P. 1–162.
- Bezerra R.H.S., Bocchiglieri A. 2020. Can the host phylogeny (Chiroptera) influence the community of

- ectoparasite flies (Diptera)? // Current Zoology. Vol. 66(3). P. 331–332. DOI: 10.1093/cz/zoz043
- Burazerović J., Orlova M., Obradović M., Ćirović D., Tomanović S. 2018. Patterns of Abundance and Host Specificity of Bat Ectoparasites in the Central Balkans // Journal of Medical Entomology. Vol. 55(1). P. 20–28. DOI: 10.1093/jme/tjx189
- Christe P., Arlettaz R., Vogel P. 2000. Variation in intensity of a parasitic mite (*Spinturnix myotis*) in relation to the reproductive cycle and immunocompetence of its bat host (*Myotis myotis*) // Ecology Letters. Vol. 3(3). P. 207–212. DOI: 10.1046/j.1461-0248.2000.00142.x
- Christe P., Giorgi M.S., Vogel P., Arlettaz R. 2003. Differential species-specific ectoparasitic mite intensities in two intimately coexisting sibling bat species: resource-mediated host attractiveness or parasite specialization? // Journal of Animal Ecology. Vol. 72(5). P. 866–872. DOI: 10.1046/j.1365-2656.2003.00759.x
- Combes C. 2001. Parasitism. The ecology and evolution of intimate interactions. University of Chicago Press. 552 p.
- Czenze Z.J., Broders H.G. 2011. Ectoparasite Community Structure of Two Bats (*Myotis lucifugus* and *M. septentrionalis*) from the Maritimes of Canada // Journal of Parasitology Research. Vol. 2011. Article: 341535. DOI: 10.1155/2011/341535
- da Silva S.G., Ferreira F.F., Hrycyna G., Eriksson A., Gracioli G., Canale G.R. 2023. Determinants of the composition of ectoparasitic flies of bats (Diptera: Streblidae, Nycteribiidae) in the Amazon and Cerrado landscape scales and ecotonal areas // Parasitology Research. Vol. 122(8). P. 1851–1861. DOI: 10.1007/s00436-023-07886-4
- Deunff J., Keller A., Aeller V. 1986. Découverte en Suisse d'un parasite nouveau, *Spinturnix helvetiae* n. sp. (Acarina, Mesostigmata, Spinturnicidae), spécifique de *Nyctalus leisleri* (Chiroptera, Vespertilionidae) // Revue suisse de Zoologie. Vol. 93(3). P. 803–812. DOI: 10.5962/bhl.part.79514
- Dick C.W. 2005. Ecology and host specificity of bat flies (Diptera: Streblidae) and their chiropteran hosts. PhD Thesis. Texas Tech University. 253 p.
- Dick C.W., Gannon M.R., Little W.E., Patrick M.J. 2003. Ectoparasite Associations of Bats from Central Pennsylvania // Journal of Medical Entomology. Vol. 40(6). P. 813–819. DOI: 10.1603/0022-2585-40.6.813
- Directive. 2010. Directive 2010/63/EU of the European Parliament and of the Council of 22 September 2010 on the protection of animals used for scientific purposes. Available from <https://eur-lex.europa.eu/legal-content/EN/TXT/PDF/?uri=CELEX:32010L0063>
- Dusbábek F. 1972. The zone of bat acarina in Central Europe // Folia Parasitologica. Vol. 19(2). P. 139–154.
- Erickson A., Doherty J.F., Fischer E., Gracioli G., Poulin R. 2020. Hosts and environment overshadow spatial distance as drivers of bat fly species composition in the Neotropics // Journal of Biogeography. Vol. 47(3). P. 736–747. DOI: 10.1111/jbi.13757
- Haitlinger R., Łupicki D. 2008. Arthropods (Acari, Siphonaptera, Heteroptera, Psocoptera) associated with *Nyctalus noctula* (Schreber, 1774) (Chiroptera: Vespertilionidae) in Southern Poland // Wiadomości Parazytologiczne. Vol. 54(2). P. 123–130.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. Vol. 4(1). 9 p.
- Hopkins G.H.E., Rothschild M. 1956. An illustrated catalogue of the Rothschild collection of fleas (Siphonaptera) in the British Museum. Vol. 2. London: University Press, Cambridge. 445 p.
- Hornok S., Kovács R., Meli M.L., Gönczi E., Hofmann-Lehmann R., Kontschán J., Gyuranecz M., Dán Á., Molnár V. 2012. First detection of bartonellae in a broad range of bat ectoparasites // Veterinary Microbiology. Vol. 159(3–4). P. 541–543. DOI: 10.1016/j.vetmic.2012.04.003
- Hornok S., Szőke K., Kovács D., Estók P., Görföl T., Boldogh S.A., Takács N., Kontschán J., Földvári G., Barti L., Corduneanu A., Sándor A.D. 2016. DNA of piroplasms of ruminants and dogs in Ixodid bat ticks // PLoS ONE. Vol. 11(12). Article: e0167735. DOI: 10.1371/journal.pone.0167735
- Houlahan J.E., Currie D.J., Cottenie K., Cumming G.S., Ernest S.K.M., Findlay C.S., Fuhlendorf S.D., Gaedke U., Legendre P., Magnuson J.J., McArdle B.H., Muldavin E.H., Noble D., Russell R., Stevens R.D., Willis T.J., Woiwod I.P., Wondzell S.M. 2007. Compensatory dynamics are rare in natural ecological communities // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. Vol. 104(9). P. 3273–3277. DOI: 10.1073/pnas.0603798104
- Hürka K. 1963. Bat fleas (Aphaniptera, Ischnopsyllidae) of Czechoslovakia. Contribution to the Distribution, Morphology, Bionomy, Ecology and Systematics, Part I. Subgenus *Ischnopsyllus* Westw // Acta Faunistica Entomologica Musei Nationalis Pragae. Vol. 9(76). P. 57–120.
- Il'in V.Yu., Smirnov D.G., Yanyaeva N.M. 2003. Effects of the anthropogenic factor on bats (Chiroptera: Vespertilionidae) in the Volga region // Russian Journal of Ecology. Vol. 34(2). P. 122–126. DOI: 10.1023/A:1023003215329
- Jones C., McShea W.J., Conroy M.J., Kunz J.H. 1996. Capturing mammals // Measuring and Monitoring Biological Diversity: Standard Methods for Mammals / D.E. Wilson, F.R. Cole, J.D. Nichols, R. Rudran, M.S. Foster (Eds.). Washington DC: Smithsonian Institution Press. P. 115–155.
- Kaňuch P., Krištín A., Krištofik J. 2005. Phenology, diet, and ectoparasites of Leisler's bat (*Nyctalus leisleri*) in the Western Carpathians (Slovakia) // Acta Chiropterologica. Vol. 7(2). P. 249–257. DOI: 10.3161/1733-5329(2005)7[249:PDAEOL]2.0.CO;2
- Kaplan I., Denno R.F. 2007. Interspecific interactions in phytophagous insects revisited: a quantitative assessment

- of competition theory // *Ecology Letters*. Vol. 10(10). P. 977–994. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2007.01093.x
- Kotti B.K., Stakheev V.V. 2022. Fleas (Siphonaptera) in the South of Russia // *Entomological Review*. Vol. 102(7). P. 982–989. DOI: 10.1134/S0013873822070077
- Krasnov B.R., Mouillot D., Shenbrot G.I., Khokhlova I.S., Vinarski M.V., Korralo-Vinarskaya N.P., Poulin R. 2010. Similarity in ectoparasite faunas of Palaearctic rodents as a function of host phylogenetic, geographic or environmental distances: Which matters the most? // *International Journal for Parasitology*. Vol. 40(7). P. 807–817. DOI: 10.1016/j.ijpara.2009.12.002
- Lourenço E.C., Gomes L.A.C., Viana A.O., Famadas K.M. 2020. Co-occurrence of Ectoparasites (Insecta and Arachnida) on Bats (Chiroptera) in an Atlantic Forest Remnant, Southeastern Brazil // *Acta Parasitologica*. Vol. 65(3). P. 750–759. DOI: 10.2478/s11686-020-00224-z
- Lourenço S. 2008. Ecology of a host-parasite system: a study in temperate cave-dwelling bats. Lisboa: University of Lisboa. 122 p.
- Maestri R., Shenbrot G.I., Krasnov B.R. 2017. Parasite beta diversity, host beta diversity and environment: application of two approaches to reveal patterns of flea species turnover in Mongolia // *Journal of Biogeography*. Vol. 44(8). P. 1880–1890. DOI: 10.1111/jbi.13025
- Magurran A.E. 1988. Ecological diversity and its measurement (1st ed.). London: Chapman and Hall. 179 p.
- Orlova M.V., Stanyukovich M.K., Orlov O.L. 2015. Gamasid mites (Mesostigmata: Gamasina) associated with bats (Chiroptera: Vespertilionidae, Rhinolophidae, Molossidae) of boreal Palaearctic zone (Russia and adjacent countries). Tomsk: Publishing House of Tomsk State University. 150 p.
- Orlova M.V., Orlov O.L., Kazakov D.V., Zhigalin A.V. 2017. Approaches to the identification of ectoparasite complexes of bats (Chiroptera: Vespertilionidae, Minipteridae, Rhinolophidae, Molossidae) in the Palaearctic // *Entomological Review*. Vol. 97(5). P. 684–701. DOI: 10.1134/S001387381705013X
- Orlova M.V., Smirnov D.G., Anisimov N.V., Orlov O.L., Klimov P.B., Vekhnik V.P., Murashko E.S., Lukyanenko A.M. 2020. Parasitic macronyssid mites (Mesostigmata: Macronyssidae) from bats of Northern Caucasus with key for females of the genus *Macronyssus* Kolenati, 1858 of Russia and adjacent countries // *International Journal of Acarology*. Vol. 46(5). P. 364–372. DOI: 10.1080/01647954.2020.1801839
- Orlova M.V., Klimov P.B., Orlov O.L., Smirnov D.G., Zhigalin A.V., Budaeva I.V., Emelyanova A.A., Anisimov N.V. 2021. A checklist of bat-associated macronyssid mites (Acari: Gamasina: Macronyssidae) of Russia, with new host and geographical records // *Zootaxa*. Vol. 4974(3). P. 537–564. DOI: 10.11646/zootaxa.4974.3.4
- Orta-Pineda G., Rodríguez-Valencia V.M., Rico-Chávez O., Zamora-Bárceñas D.F., Rodríguez-Moreno A., Montiel-Parra G., Arenas-Montaña M., Galindo-Maldonado F.A., Suzán-Azpíri G., Ojeda-Flores R. 2020. Composición de comunidades y filoespecificidad de ectoparásitos de murciélagos en paisajes agropecuarios de Veracruz, México // *Ecosistemas y Recursos Agropecuarios*. Vol. 7(1). Article: e2059. DOI: 10.19136/era.a7n1.2059
- Presley S.J. 2007. Streblid bat fly assemblage structure on Paraguayan *Noctilio leporinus* (Chiroptera: Noctilionidae): nestedness and species co-occurrence // *Journal of Tropical Ecology*. Vol. 23(4). P. 409–417. DOI: 10.1017/S0266467407004245
- Presley S.J. 2011. Interspecific aggregation of ectoparasites on bats: importance of hosts as habitats supersedes interspecific interactions // *Oikos*. Vol. 120(6). P. 832–841. DOI: 10.1111/j.1600-0706.2010.19199.x
- Radovsky F. 1967. The Macronyssidae and Laelapidae (Acarina: Mesostigmata) parasitic on bats. Berkeley: University of California. 288 p.
- Ruczyński I., Bogdanowicz W. 2005. Roost Cavity Selection by *Nyctalus noctula* and *N. leisleri* (Vespertilionidae, Chiroptera) in Białowieża Primeval Forest, Eastern Poland // *Journal of Mammalogy*. Vol. 86(5). P. 921–930. DOI: 10.1644/1545-1542(2005)86[921:RCSBNN]2.0.CO;2
- Smirnov D.G., Vekhnik V.P. 2009. Single and group organizations of individual animals in the community of bats (Chiroptera: Vespertilionidae) hibernating in artificial caves of the Samarskaya Luka // *Biology Bulletin*. Vol. 36(1). P. 74–79. DOI: 10.1134/S1062359009010117
- Smirnov D.G., Vekhnik V.P. 2013. Trophic ecology and predation of the greater Noctule bat (*Nyctalus lasiopterus*) in Russia // *Biology Bulletin*. Vol. 40(2). P. 206–212. DOI: 10.1134/S1062359013020143
- Smirnov D.G., Vekhnik V.P. 2014. Ecology of nutrition and Differentiation of the Trophic Niches of Bats (Chiroptera: Vespertilionidae) in Floodplain Ecosystems of the Samara Bend // *Biology Bulletin*. Vol. 41(1). P. 60–70. DOI: 10.1134/S1062359014010105
- Spears R.E., Durden L.A., Hagan D.V. 1999. Ectoparasites of Brazilian Free-Tailed Bats with Emphasis on Anatomical Site Preferences for Chiroptonyssus robustipes (Acari: Macronyssidae) // *Journal of Medical Entomology*. Vol. 36(4). P. 481–485. DOI: 10.1093/jmedent/36.4.481
- Stanyukovich M.K. 1997. Keys to the gamasid mites (Acari, Parasitiformes, Mesostigmata, Macronyssoidea et Laelaptoidea) parasitizing bats (Mammalia, Chiroptera) from Russia and adjacent countries // *Rudolstädter Naturhistorische Schriften*. Vol. 7. P. 13–46.
- Stekolnikov A.A., Quetglas J., Ibáñez C., Sánchez-Navarro S. 2022. Contribution to the fauna of chiggers (Acariformes: Trombiculidae) parasitizing bats in Spain // *Acarologia*. Vol. 62(4). P. 1201–1209. DOI: 10.24349/qojp-y0ow
- Tello J.S., Stevens R.D., Dick C.W. 2008. Patterns of species co-occurrence and density compensation: A test for interspecific competition in bat ectoparasite infracommunities // *Oikos*. Vol. 117(5). P. 693–702. DOI: 10.1111/j.0030-1299.2008.16212.x

- ter Hofstede H.M., Fenton M.B. 2005. Relationships between roost preferences, ectoparasite density, and grooming behaviour of neotropical bats // *Journal of Zoology*. Vol. 266(4). P. 333–340. DOI: 10.1017/S095283690500693X
- Theodor O. 1967. An illustrated catalogue of the Rothschild Collection of Nycteribiidae (Diptera) in the British Museum (Natural History), with keys and short descriptions for the identification of subfamilies, genera, species and subspecies with an Introduction by Miriam Rothschild. London: British Museum (Natural History). 506 p.
- Uhrin M., Kaňuch P., Benda P., Hapl E., Verbeek H.D.J., Krištín A., Krištofik J., Mašán P., Andreas M. 2006. On the Greater noctule (*Nyctalus lasiopterus*) in central Slovakia // *Vespertilio*. Vol. 9–10. P. 183–192.
- Usinger R.L. 1966. Monograph of Cimicidae (Hemiptera-Heteroptera). Vol. 7. Washington D.C.: Entomological Society of America. 585 p.
- Walter G. 1996. Zum Ektoparasitenbefall der Fledermäuse und den Potentiellen Auswirkungen // *Myotis*. Vol. 34. P. 85–92.
- Whittaker J.O. 1988. Collecting and preserving ectoparasites for ecological study // *Ecological and Behavioral Methods for the Study of Bats* / T.H. Kunz (Ed.). Washington: Smithsonian Institution Press. P. 459–474.
- Whittaker R.H. 1972. Evolution and measurement of species diversity // *Taxon*. Vol. 21(2–3). P. 213–251. DOI: 10.2307/1218190
- Zabashta M.V., Orlova M.V., Pichurina N.L., Khametova A.P., Romanova L.V., Borodina T.N., Zabashta A.V. 2019. Participation of Bats (Chiroptera, Mammalia) and Their Ectoparasites in Circulation of Pathogens of Natural Focal Infections in the South of Russia // *Entomological Review*. Vol. 99(4). P. 513–521. DOI: 10.1134/S0013873819040110
- Zahn A., Rupp D. 2004. Ectoparasite load in European vespertilionid bats // *Journal of Zoology*. Vol. 262(4). P. 383–391. DOI: 10.1017/S0952836903004722
- Almeida J., Serra-Freire N., Peracchi A. 2015. Anatomical location of Periglischrus iheringi (Acari: Spinturnicidae) associated with the great fruit-eating bat (Chiroptera: Phyllostomidae). *Brazilian Journal of Veterinary Parasitology* 24(3): 361–364. DOI: 10.1590/S1984-29612015022
- Artaev O.N., Smirnov D.G. 2016. The bats (Chiroptera; Mammalia) of Mordovia: specific structure and features of distribution. *Nature Conservation Research* 1(1): 38–51. DOI: 10.24189/ncr.2016.004 [In Russian]
- Baker A.S. 2005. *Psorergatoides nyctali* (Prostigmata: Psorergatidae), a new mite species parasitizing the bat *Nyctalus noctula* (Mammalia: Chiroptera) in the British Isles. *Systematic and Applied Acarology* 10(1): 67–74. DOI: 10.11158/saa.10.1.10
- Baker A., Beccaloni J. 2006. *Macronyssus macroscutatus* (Mesostigmata: Macronyssidae), a new mite species from bats of the genus *Nyctalus* (Chiroptera: Vespertilionidae) in England. *Systematic and Applied Acarology* 11(2): 167–174. DOI: 10.11158/saa.11.2.4
- Balashov Yu.S., Bochkov A.V., Vashchenok V.S., Grigoryeva L.A., Stanyukovich M.K., Tretyakov K.A. 2007. Structure of populations and ecological niches of ectoparasites in the parasite communities of small forest mammals // *Parazitologiya*. Vol. 41(5). P. 329–347.
- Benda P., Spitzenberger F., Hanák V., Andreas M., Reiter A., Ševčík M., Šmíd J., Uhrin M. 2014. Bats (Mammalia: Chiroptera) of the Eastern Mediterranean and Middle East. Part 11. On the bat fauna of Libya II. *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae* 78: 1–162.
- Bezerra R.H.S., Bocchiglieri A. 2020. Can the host phylogeny (Chiroptera) influence the community of ectoparasite flies (Diptera)? *Current Zoology* 66(3): 331–332. DOI: 10.1093/cz/zoz043
- Bezrukov V.A., Smirnov D.G. 2012. Specific composition and distribution features of bats (Chiroptera: Mammalia) on the territory of Ulyanovsk region. *Izvestia Penzenskogo Gosudarstvennogo Pedagogicheskogo Universiteta imeni V.G. Belinskogo* 29: 190–200. [In Russian]
- Bigon M., Harper J., Townsend K. 1989. *Ecology. Individuals, populations and communities*. In 2 vol. Vol. 2. Moscow: Mir. 477 p. [In Russian]
- Bobkova O.A. 2005. Mites and Ticks (Acari) as Bats' (Chiroptera) Ectoparasites of Eastern Part of Ukraine. *Vestnik Zoologii* 39(2): 73–78. [In Russian]
- Burazerović J., Orlova M., Obradović M., Ćirović D., Tomanović S. 2018. Patterns of Abundance and Host Specificity of Bat Ectoparasites in the Central Balkans. *Journal of Medical Entomology* 55(1): 20–28. DOI: 10.1093/jme/tjx189
- Christe P., Arlettaz R., Vogel P. 2000. Variation in intensity of a parasitic mite (*Spinturnix myoti*) in relation to the reproductive cycle and immunocompetence of its bat host (*Myotis myotis*). *Ecology Letters* 3(3): 207–212. DOI: 10.1046/j.1461-0248.2000.00142.x
- Christe P., Giorgi M.S., Vogel P., Arlettaz R. 2003. Differential species-specific ectoparasitic mite intensities in two intimately coexisting sibling bat species: resource-mediated host attractiveness or parasite specialization? *Journal of Animal Ecology* 72(5): 866–872. DOI: 10.1046/j.1365-2656.2003.00759.x
- Combes C. 2001. *Parasitism. The ecology and evolution of intimate interactions*. University of Chicago Press. 552 p.
- Czenze Z.J., Broders H.G. 2011. Ectoparasite Community Structure of Two Bats (*Myotis lucifugus* and *M. septentrionalis*) from the Maritimes of Canada. *Journal of Parasitology Research* 2011: 341535. DOI: 10.1155/2011/341535
- da Silva S.G., Ferreira F.F., Hrycyna G., Eriksson A., Gracioli G., Canale G.R. 2023. Determinants of the composition of ectoparasitic flies of bats (Diptera: Streblidae, Nycteribiidae) in the Amazon

References

- and Cerrado landscape scales and ecotonal areas. *Parasitology Research* 122(8): 1851–1861. DOI: 10.1007/s00436-023-07886-4
- Deunff J., Keller A., Aeller V. 1986. Découverte en Suisse d'un parasite nouveau, *Spinturnix helvetiae* n. sp. (Acarina, Mesostigmata, Spinturnicidae), spécifique de *Nyctalus leisleri* (Chiroptera, Vespertilionidae). *Revue suisse de Zoologie* 93(3): 803–812. DOI: 10.5962/bhl.part.79514
- Dick C.W. 2005. *Ecology and host specificity of bat flies (Diptera: Streblidae) and their chiropteran hosts*. PhD Thesis. Texas Tech University. 253 p.
- Dick C.W., Gannon M.R., Little W.E., Patrick M.J. 2003. Ectoparasite Associations of Bats from Central Pennsylvania. *Journal of Medical Entomology* 40(6): 813–819. DOI: 10.1603/0022-2585-40.6.813
- Directive. 2010. *Directive 2010/63/EU of the European Parliament and of the Council of 22 September 2010 on the protection of animals used for scientific purposes*. Available from <https://eur-lex.europa.eu/legal-content/EN/TXT/PDF/?uri=CELEX:32010L0063>
- Dusbábek F. 1972. The zone of bat acarinia in Central Europe. *Folia Parasitologica* 19(2): 139–154.
- Emelyanova A.A., Khristenko E.A., Vinogradova E.A., Volkova A.S. 2022. The first reliable find of the Leisler's bat (*Nyctalus leisleri*) in the Tver region: morphology, echolocation characteristics, ectoparasites. *Plecotus et al.* 25: 29–43. [In Russian]
- Ericksson A., Doherty J.F., Fischer E., Gracioli G., Poulin R. 2020. Hosts and environment overshadow spatial distance as drivers of bat fly species composition in the Neotropics. *Journal of Biogeography* 47(3): 736–747. DOI: 10.1111/jbi.13757
- Haitlinger R., Łupicki D. 2008. Arthropods (Acari, Siphonaptera, Heteroptera, Psocoptera) associated with *Nyctalus noctula* (Schreber, 1774) (Chiroptera: Vespertilionidae) in Southern Poland. *Wiadomości Parazytologiczne* 54(2): 123–130.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia electronica* 4(1): 9.
- Hopkins G.H.E., Rothschild M. 1956. *An illustrated catalogue of the Rothschild collection of fleas (Siphonaptera) in the British Museum*. Vol. 2. London: University Press, Cambridge. 445 p.
- Hornok S., Kovács R., Meli M.L., Gönczi E., Hofmann-Lehmann R., Kontschán J., Gyuranecz M., Dán Á., Molnár V. 2012. First detection of bartonellae in a broad range of bat ectoparasites. *Veterinary Microbiology* 159(3–4): 541–543. DOI: 10.1016/j.vetmic.2012.04.003
- Hornok S., Szőke K., Kovács D., Estók P., Görföl T., Boldogh S.A., Takács N., Kontschán J., Földvári G., Barti L., Corduneanu A., Sándor A.D. 2016. DNA of piroplasms of ruminants and dogs in Ixodid bat ticks. *PLoS ONE* 11(12): e0167735. DOI: 10.1371/journal.pone.0167735
- Houlahan J.E., Currie D.J., Cottenie K., Cumming G.S., Ernest S.K.M., Findlay C.S., Fuhlendorf S.D., Gaedke U., Legendre P., Magnuson J.J., McArdle B.H., Muldavin E.H., Noble D., Russell R., Stevens R.D., Willis T.J., Woiwod I.P., Wondzell S.M. 2007. Compensatory dynamics are rare in natural ecological communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104(9): 3273–3277. DOI: 10.1073/pnas.0603798104
- Hůrka K. 1963. Bat fleas (Aphaniptera, Ischnopsyllidae) of Czechoslovakia. Contribution to the Distribution, Morphology, Bionomy, Ecology and Systematics, Part I. Subgenus *Ischnopsyllus* Westw. *Acta Faunistica Entomologica Musei Nationalis Pragae* 9(76): 57–120.
- Il'in V.Yu., Smirnov D.G., Yanyaeva N.M. 2003. Effects of the anthropogenic factor on bats (Chiroptera: Vespertilionidae) in the Volga region. *Russian Journal of Ecology* 34(2): 122–126. DOI: 10.1023/A:1023003215329
- Ilyin V.Yu. 1987. *Bats of the forest-steppe zone of the right-bank Volga region*. PhD Thesis. Leningrad. 178 p. [In Russian]
- Ioff I.G., Tiflov V.E. 1954. *Determinant of Aphaniptera (Suctoria – Aphaniptera) of the South-East of the USSR*. Stavropol. 201 p. [In Russian]
- Jones C., McShea W.J., Conroy M.J., Kunz J.H. 1996. Capturing mammals. In: D.E. Wilson, F.R. Cole, J.D. Nichols, R. Rudran, M.S. Foster (Eds.): *Measuring and Monitoring Biological Diversity: Standard Methods for Mammals*. Washington DC: Smithsonian Institution Press. P. 115–155.
- Kaňuch P., Krištín A., Krištofik J. 2005. Phenology, diet, and ectoparasites of Leisler's bat (*Nyctalus leisleri*) in the Western Carpathians (Slovakia). *Acta Chiropterologica* 7(2): 249–257. DOI: 10.3161/1733-5329(2005)7[249:PDAEOL]2.0.CO;2
- Kaplan I., Denno R.F. 2007. Interspecific interactions in phytophagous insects revisited: a quantitative assessment of competition theory. *Ecology Letters* 10(10): 977–994. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2007.01093.x
- Khitsova L.N., Sherstyanykh E.I. 2014. Community ectoparasites of *Eptesicus serotinus* (Schreber, 1774) in conditions of the Usmanskyi pine forest. *Proceedings of Voronezh State University. Series: Chemistry. Biology. Pharmacy* 2: 96–101. [In Russian]
- Kirillova N.Yu., Kirillov A.A. 2018. Overview of ectoparasites of vertebrates in the Samara region. *Proceedings of Samara Scientific Center of RAS* 20(5–2): 180–195. [In Russian]
- Kirillova N.Yu., Kirillov A.A., Vekhnik V.P. 2022. Comparative analysis of the helminth fauna of *Myotis brandtii* and *Myotis mystacinus* (Chiroptera, Vespertilionidae) in the Samarskaya Luka National Park (Russia). *Nature Conservation Research* 7(3): 1–14. DOI: 10.24189/ncr.2022.026
- Kotti B.K., Stakheev V.V. 2022. Fleas (Siphonaptera) in the South of Russia. *Entomological Review* 102(7): 982–989. DOI: 10.1134/S0013873822070077
- Krasnov B.R., Mouillot D., Shenbrot G.I., Khokhlova I.S., Vinarski M.V., Korrallo-Vinarskaya N.P., Poulin R. 2010. Similarity in ectoparasite faunas of Palaearctic

- rodents as a function of host phylogenetic, geographic or environmental distances: Which matters the most?. *International Journal for Parasitology* 40(7): 807–817. DOI: 10.1016/j.ijpara.2009.12.002
- Krochko Y.I. 1995. Ectoparasitofauna of chiropterans in the Ukrainian Carpathians. In: *Bats (Chiroptera). Materials of the 6th meeting on bats of the CIS countries*. Khujand. P. 82–86. [In Russian]
- Kudryashova N.I. 1992. Notes on the genus *Willmannium* n. stat. with the description of new species and sampling localities. *Zoologicheskii Zhurnal* 71(3): 33–46. [In Russian]
- Kuzyakin A.P. 1980. *Nyctalus lasiopterus* in the USSR. In: *Bats (Chiroptera)*. Moscow: Nauka. P. 55–59. [In Russian]
- Lisovsky A.A., Sheftel B.I., Saveljev A.P., Ermakov O.A., Kozlov Yu.A., Smirnov D.G., Stakheev V.V., Glazov D.M. 2019. Mammals of Russia: species list and applied issues. *Archives of Zoological Museum of Moscow State University* 56: 1–191. [In Russian]
- Lourenço E.C., Gomes L.A.C., Viana A.O., Farnadas K.M. 2020. Co-occurrence of Ectoparasites (Insecta and Arachnida) on Bats (Chiroptera) in an Atlantic Forest Remnant, Southeastern Brazil. *Acta Parasitologica* 65(3): 750–759. DOI: 10.2478/s11686-020-00224-z
- Lourenço S. 2008. *Ecology of a host-parasite system: a study in temperate cave-dwelling bats*. Lisboa: University of Lisboa. 122 p.
- Maestri R., Shenbrot G.I., Krasnov B.R. 2017. Parasite beta diversity, host beta diversity and environment: application of two approaches to reveal patterns of flea species turnover in Mongolia. *Journal of Biogeography* 44(8): 1880–1890. DOI: 10.1111/jbi.13025
- Magurran A.E. 1988. *Ecological diversity and its measurement (1st ed.)*. London: Chapman and Hall. 179 p.
- Medvedev S.G. 1996. Fleas of the family Ischnopsyllidae (Siphonaptera) of the fauna of Russia and adjacent countries. *Entomologicheskoe Obozrenie* 75(2): 438–454. [In Russian]
- Medvedev S.G., Mazing M.V. 1987. Fleas of the family Ischnopsyllidae (Siphonaptera) from Pribaltic. *Parazitologiya* 21(3): 459–466. [In Russian]
- Medvedev S.G., Polkanov A.Yu. 1997. On the fleas fauna of the family Ischnopsyllidae (Siphonaptera) from the Middle Asia and Kazakhstan. *Parazitologiya* 31(1): 13–23. [In Russian]
- Medvedev S.G., Khabilov T.K., Rybin S.N. 1984. Contribution to the fleas biology of bats (Ischnopsyllidae, Siphonaptera) from the Central Asia and South Kazakhstan. *Parazitologiya* 18(2): 140–149. [In Russian]
- Medvedev S.G., Chistyakov D.V., Stanyukovich M.K., Pashkina M.V. 2000. The ectoparasites fauna of bats (Chiroptera, Vespertilionidae) of Sebezh National Park. *Nature of the Pskov Region* 11: 22–25. [In Russian]
- Nikitchenko N.T. 1995. Ectoparasites of *Nyctalus noctula*. In: *Bats (Chiroptera). Materials of the 6th meeting on bats of the CIS countries*. Khujand. P. 132–133. [In Russian]
- Orlova M.V., Kapitonov V.I., Grigoriev A.K., Orlov O.L. 2011. Bat ectoparasites in Kama-Vyatka interfluvium. *Bulletin of Udmurt University. Series Biology. Earth Sciences* 2: 134–138. [In Russian]
- Orlova M.V., Stanyukovich M.K., Orlov O.L. 2015. *Gamasid mites (Mesostigmata: Gamasina) associated with bats (Chiroptera: Vespertilionidae, Rhinolophidae, Molossidae) of boreal Palaearctic zone (Russia and adjacent countries)*. Tomsk: Publishing House of Tomsk State University. 150 p.
- Orlova M.V., Orlov O.L., Kazakov D.V., Zhigalin A.V. 2017. Approaches to the identification of ectoparasite complexes of bats (Chiroptera: Vespertilionidae, Miniopteridae, Rhinolophidae, Molossidae) in the Palaearctic. *Entomological Review* 97(5): 684–701. DOI: 10.1134/S001387381705013X
- Orlova M.V., Smirnov D.G., Anisimov N.V., Orlov O.L., Klimov P.B., Vekhnin V.P., Murashko E.S., Lukyanenko A.M. 2020. Parasitic macronyssid mites (Mesostigmata: Macronyssidae) from bats of Northern Caucasus with key for females of the genus *Macronyssus* Kolenati, 1858 of Russia and adjacent countries. *International Journal of Acarology* 46(5): 364–372. DOI: 10.1080/01647954.2020.1801839
- Orlova M.V., Klimov P.B., Orlov O.L., Smirnov D.G., Zhigalin A.V., Budaeva I.V., Emelyanova A.A., Anisimov N.V. 2021. A checklist of bat-associated macronyssid mites (Acari: Gamasina: Macronyssidae) of Russia, with new host and geographical records. *Zootaxa* 4974(3): 537–564. DOI: 10.11646/zootaxa.4974.3.4
- Orta-Pineda G., Rodríguez-Valencia V.M., Rico-Chávez O., Zamora-Bárcenas D.F., Rodríguez-Moreno A., Montiel-Parra G., Arenas-Montaña M., Galindo-Maldonado F.A., Suzán-Azpiri G., Ojeda-Flores R. 2020. Composición de comunidades y filoespecificidad de ectoparásitos de murciélagos en paisajes agropecuarios de Veracruz, México. *Ecosistemas y Recursos Agropecuarios* 7(1): e2059. DOI: 10.19136/era.a7n1.2059
- Panyutin K.K. 1969. Notes on the biology of three species of bats. *Scientific Notes of the Moscow Pedagogical Institute* 224(7): 119–130. [In Russian]
- Panyutin K.K. 1983. Bats. In: *Red Data Book of the Russian Soviet Federated Socialist Republic*. Moscow: Rosselkhozizdat. P. 18–28. [In Russian]
- Pianka E. 1981. *Evolutionary ecology*. Moscow: Mir. 399 p. [In Russian]
- Popov V.A. 1960. *Mammals of the Volga-Kama region*. Kazan: Kazan Branch of AS USSR. 468 p. [In Russian]
- Presley S.J. 2007. Streblid bat fly assemblage structure on Paraguayan *Noctilio leporinus* (Chiroptera: Noctilionidae): nestedness and species co-occurrence. *Journal of Tropical Ecology* 23(4): 409–417. DOI: 10.1017/S0266467407004245
- Presley S.J. 2011. Interspecific aggregation of ectoparasites on bats: importance of hosts as habitats supersedes interspecific interactions. *Oikos* 120(6): 832–841. DOI: 10.1111/j.1600-0706.2010.19199.x

- Radovsky F. 1967. *The Macronyssidae and Laelapidae (Acarina: Mesostigmata) parasitic on bats*. Berkeley: University of California. 288 p.
- Rybin S.N. 1992. New species of mites of the genus *Steatonyssus* (Mesostigmata: Macronyssidae). *Parazitologiya* 2: 157–161. [In Russian]
- Ruczyński I., Bogdanowicz W. 2005. Roost Cavity Selection by *Nyctalus noctula* and *N. leisleri* (Vespertilionidae, Chiroptera) in Białowieża Primeval Forest, Eastern Poland. *Journal of Mammalogy* 86(5): 921–930. DOI: 10.1644/1545-1542(2005)86[921:RCSBNN]2.0.CO;2
- Smirnov D.G. 2013. *Organisation of communities and populations of bats (Mammalia: Chiroptera) in the temperate continental climate of Russia*. Dr.Sc. Thesis. Penza. 236 p. [In Russian]
- Smirnov D.G., Ilyin V.Yu. 2019. Fauna and distribution features of bats (Chiroptera, Vespertilionidae) Volga Region. In: *Mammals of Russia: faunistics and issues of theriogeography*. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. P. 270–273. [In Russian]
- Smirnov D.G., Vekhnik V.P. 2009. Single and group organizations of individual animals in the community of bats (Chiroptera: Vespertilionidae) hibernating in artificial caves of the Samarskaya Luka. *Biology Bulletin* 36(1): 74–79. DOI: 10.1134/S1062359009010117
- Smirnov D.G., Vekhnik V.P. 2011. Hunting space types in bats' community in Volga region. *Izvestia Penzenskogo Gosudarstvennogo Pedagogicheskogo Universiteta imeni V.G. Belinskogo* 25: 247–257. [In Russian]
- Smirnov D.G., Vekhnik V.P. 2012. Biotopic structure of bats communities inhabiting floodplain ecosystems of the Samarskaya Luka. *Proceedings of Samara Scientific Center of RAS* 14(1): 177–180. [In Russian]
- Smirnov D.G., Vekhnik V.P. 2013. Trophic ecology and predation of the greater Noctule bat (*Nyctalus lasiopterus*) in Russia. *Biology Bulletin* 40(2): 206–212. DOI: 10.1134/S1062359013020143
- Smirnov D.G., Vekhnik V.P. 2014. Ecology of nutrition and differentiation of the trophic niches of bats (Chiroptera: Vespertilionidae) in floodplain ecosystems of the Samara Bend. *Biology Bulletin* 41(1): 60–70. DOI: 10.1134/S1062359014010105
- Smirnov D.G., Kurmaeva N.M., Ivanitsky A.N. 2017. To the study of bats (Chiroptera) of the eastern Crimea. *Plecotus et al.* 20: 17–29. [In Russian]
- Sokolova I.V., Smirnov D.G. 2019. Nutritional composition features of the Noctule *Nyctalus noctula* (Chiroptera: Vespertilionidae) in the lower Volga Delta. *Plecotus et al.* 22: 59–68. [In Russian]
- Spears R.E., Durden L.A., Hagan D.V. 1999. Ectoparasites of Brazilian Free-Tailed Bats with Emphasis on Anatomical Site Preferences for Chiroptonyssus robustipes (Acari: Macronyssidae). *Journal of Medical Entomology* 36(4): 481–485. DOI: 10.1093/jmedent/36.4.481
- Stanyukovich M.K. 1997. Keys to the gamasid mites (Acari, Parasitiformes, Mesostigmata, Macronyssoidea et Laelaptoidea) parasitizing bats (Mammalia, Chiroptera) from Russia and adjacent countries. *Rudolstadter Naturhistorische Schriften* 7: 13–46.
- Stekolnikov A.A., Quetglas J., Ibáñez C., Sánchez-Navarro S. 2022. Contribution to the fauna of chiggers (Acariformes: Trombiculidae) parasitizing bats in Spain. *Acarologia* 62(4): 1201–1209. DOI: 10.24349/qojp-y0ow
- Strelkov P.P., Ilyin V.Yu. 1990. Bats of the South of the Middle and Lower Volga regions. *Proceedings of Zoological Institute of AS USSR* 225: 42–167. [In Russian]
- Tello J.S., Stevens R.D., Dick C.W. 2008. Patterns of species co-occurrence and density compensation: A test for interspecific competition in bat ectoparasite infracommunities. *Oikos* 117(5): 693–702. DOI: 10.1111/j.0030-1299.2008.16212.x
- ter Hofstede H.M., Fenton M.B. 2005. Relationships between roost preferences, ectoparasite density, and grooming behaviour of neotropical bats. *Journal of Zoology* 266(4): 333–340. DOI: 10.1017/S095283690500693X
- Theodor O. 1967. *An illustrated catalogue of the Rothschild Collection of Nycteribiidae (Diptera) in the British Museum (Natural History), with keys and short descriptions for the identification of subfamilies, genera, species and subspecies with an Introduction by Miriam Rothschild*. London: British Museum (Natural History). 506 p.
- Tiflov V.E., Skalon O.I., Rostigaev B.A. 1977. *Determinant of Caucasian fleas*. Stavropol. 278 p. [In Russian]
- Uhrin M., Kaňuch P., Benda P., Hapl E., Verbeek H.D.J., Krištín A., Krištofik J., Mašán P., Andreas M. 2006. On the Greater noctule (*Nyctalus lasiopterus*) in central Slovakia. *Vespertilio* 9–10: 183–192.
- Usinger R.L. 1966. *Monograph of Cimicidae (Hemiptera-Heteroptera)*. Vol. 7. Washington D.C.: Entomological Society of America. 585 p.
- Walter G. 1996. Zum Ektoparasitenbefall der Fledermäuse und den Potentiellen Auswirkungen. *Myotis* 34: 85–92.
- Whittaker J.O. 1988. Collecting and preserving ectoparasites for ecological study. In: T.H. Kunz (Ed.): *Ecological and Behavioral Methods for the Study of Bats*. Washington: Smithsonian Institution Press. P. 459–474.
- Whittaker R.H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21(2–3): 213–251. DOI: 10.2307/1218190
- Whittaker R.H. 1980. *Communities and ecosystems*. Moscow: Progress. 326 p. [In Russian]
- Zabashita M.V., Orlova M.V., Pichurina N.L., Khametova A.P., Romanova L.V., Borodina T.N., Zabashita A.V. 2019. Participation of Bats (Chiroptera, Mammalia) and Their Ectoparasites in Circulation of Pathogens of Natural Focal Infections in the South of Russia. *Entomological Review* 99(4): 513–521. DOI: 10.1134/S0013873819040110
- Zahn A., Rupp D. 2004. Ectoparasite load in European vespertilionid bats. *Journal of Zoology* 262(4): 383–391. DOI: 10.1017/S0952836903004722
- Zhivotovsky L.A. 1991. *Population biometry*. Moscow: Nauka. 271 p. [In Russian]

STRUCTURE OF ECTOPARASITE COMMUNITIES OF *NYCTALUS* SPECIES (CHIROPTERA: VESPERTILIONIDAE) IN THE ZHIGULI STATE NATURE RESERVE AND SAMARSKAYA LUKA NATIONAL PARK (EUROPEAN RUSSIA)

Maria S. Malyavina^{ID}, Dmitry G. Smirnov^{*ID}

Penza State University, Russia

*e-mail: eptesicus@mail.ru

The ectoparasites of the bats (Chiroptera) often act as carriers of infectious agents dangerous to animals and humans. This determines the relevance of studying ectoparasite communities. In this regard, the composition of communities and interspecific relations of ectoparasites of migratory bats are of particular interest, since they can be a source of arthropods with vector potential that are atypical in a studied area. This research was aimed to study the species composition, community structure and parasite-host specificity of ectoparasites in syntopic populations of bats of the genus *Nyctalus*. The study has been carried out in the Zhiguli State Biosphere Reserve and Samarskaya Luka National Park (Russia). A total of 78 individuals of *Nyctalus* were examined, namely *Nyctalus noctula* (47 individuals), *N. leisleri* (21 individuals) and *N. lasiopterus* (ten individuals). They were captured by ornithological nets in the summer period in 2017–2019. The collected ectoparasites were fixed in alcohol, and permanent preparations were made using Fora-Berlese liquid. In total, we found 19 ectoparasite species, namely one Hemiptera species (*Cimex lectularius*), four Ischnopsyllidae species, and 14 species of Spinturnicidae and Macronyssidae families. Of these, eight ectoparasite species have been found for the first time in Russia on *Nyctalus* species. Nine ectoparasite species were found on *Nyctalus leisleri*, 15 species on *N. noctula*, and 11 species on *N. lasiopterus*. The most massive and widespread parasite on *Nyctalus* is *Macronyssus flavus*. In addition, we demonstrated a high infestation of *Nyctalus noctula* by *Spinturnix acuminatus* and *Steatonyssus noctulus*, of *Nyctalus lasiopterus* by *Spinturnix acuminatus* and of *Nyctalus leisleri* by *Steatonyssus spinosus*. Among casual parasites of *Nyctalus*, there are *Spinturnix helveticae*, *S. myoti*, *S. plecotinus*, *Ischnopsyllus octactenus*, *I. variabilis*, *Macronyssus ellipticus*, and *Steatonyssus periblepharus*. The correspondence analysis of certain ectoparasite communities, differing in qualitative and quantitative composition, with the host species demonstrated the general structure of parasite-host relationships. *Nyctalus noctula* has the highest diversity of ectoparasite communities and the model of the log-normal distribution of species abundance confirmed this. In terms of species composition, the parasite communities of *Nyctalus noctula* and *N. lasiopterus* were the most similar, while the parasite communities of *Nyctalus noctula* and *N. leisleri* were the least similar. The key components involved in the differentiation of ectoparasitic communities were the following species: *Spinturnix acuminatus*, *S. kolenatii*, *Steatonyssus spinosus*, and *Macronyssus flavus*, which have different infestation values in their hosts. Co-occurrence analysis revealed a strong positive relationship for 28 ectoparasite species pairs and a strong negative relationship for 26 species, which may be explained by weakened competitive relations between the ectoparasites. The observed assortativity of parasite species among themselves has been discussed.

Key words: Cimicidae, ectoparasite fauna, Ischnopsyllidae, Macronyssidae, *Nyctalus lasiopterus*, *Nyctalus leisleri*, *Nyctalus noctula*, Protected Area, Spinturnicidae