

М. В. Орлова, Д. В. Чистяков, О. Л. Орлов, Ф. Крюгер, И. А. Кшнясев

ФАУНА ЭКТОПАРАЗИТОВ ПРУДОВОЙ НОЧНИЦЫ *MYOTIS DASYNEME* (BOIE, 1825), (CHIROPTERA, VESPERTILIONIDAE) СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ*

В статье приведены полные данные по эктопаразитофауне прудовой ночницы *Myotis dasycneme* (Boie, 1825) — широко распространенного в некоторых регионах России и редкого в Европе вида летучих мышей. На *M. dasycneme* паразитируют 25 видов артропод (12 видов гамазовых клещей, 1 вид аргасовых клещей, 1 вид иксодовых клещей, 7 видов блох, 3 вида кровососущих мух-никтебиид, один вид клопа), причем ядро эктопаразитофауны остается неизменным на протяжении всего ареала и представлено двумя гамазовыми клещами (*Spinturnix myoti* (Kolenati, 1956) и *Macronyssus corethroproctus* (Oudemans, 1902)). Исследована сезонная динамика наиболее массового эктопаразита — гамазового клеща *Macronyssus corethroproctus* (Oudemans, 1902) на протяжении годового цикла. Можно предположить, что процесс размножения видов рода *Macronyssus* происходит в течение всего лета, его начало совпадает с периодом размножения хозяев, доля преимагинальных стадий не уменьшается на протяжении всего лета. Очевидно, в течение летних месяцев успевает появиться несколько генераций клеща. Но процесс размножения клещей *Macronyssus corethroproctus*, возможно, наиболее активно происходит в конце лета — начале осени. Библиогр. 52 назв. Ил. 2. Табл. 4.

Ключевые слова: эктопаразиты рукокрылых, прудовая ночница, Северная Евразия.

ECTOPARASITE FAUNA OF POND BAT *MYOTIS DASYNEME* (BOIE, 1825), (CHIROPTERA, VESPERTILIONIDAE) IN NORTHERN EURASIA

M. V. Orlova¹, D. V. Chistiakov², O. L. Orlov^{1,3,4}, F. Kruger⁵, I. A. Kshnyasev³

¹ Ural State Pedagogical University, pr. Kosmonavtov, 26, Ekaterinburg, 620017, Russian Federation; masha_orlova@mail.ru; o_l_orlov@mail.ru

² St. Petersburg State University, Universitetskaya nab., 7/9, St. Petersburg, 199034, Russian Federation; batsnwr@mail.ru

³ Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of RAS, ul. 8 marta, 202, Ekaterinburg, 620144, Russian Federation; o_l_orlov@mail.ru; kia@ipae.ru;

⁴ Ural State Medical University, 620028, Ekaterinburg, Russian Federation; o_l_orlov@mail.ru

⁵ University of Kiel, 24118, Kiel, Germany; fkrueger@ecology.uni-kiel.de

The article presents comprehensive data on ectoparasite fauna of pond bats *Myotis dasycneme* (Boie, 1825) — species of bats that are widespread in some regions of Russia and rare in Europe. *M. dasycneme* harbors 25 parasitic arthropod species (12 species of gamasid mites, 1 species of argasid ticks, 1 species of ixodid ticks, 7 species of fleas, 3 species of bat flies, 1 species of bat bug). The core of ectoparasite fauna is the same throughout the host areal and includes two gamasid mites (*Spinturnix myoti* (Kolenati, 1956) and *Macronyssus corethroproctus* (Oudemans, 1902)). The article studies the seasonal dynamics of the most mass ectoparasite — gamasid mite *Macronyssus corethroproctus* (Oudemans, 1902) during the annual cycle. Process of reproduction of species *Macronyssus* occurs in summer, it corresponds to the period of the hosts breeding, the percentage of immature stage is not reduced during summer.

М. В. Орлова (masha_orlova@mail.ru): Уральский государственный педагогический университет, Российская Федерация, 620017, Екатеринбург, пр. Космонавтов, 26; Д. В. Чистяков (batsnwr@mail.ru): Санкт-Петербургский государственный университет, Российская Федерация, 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 7/9; О. Л. Орлов (o_l_orlov@mail.ru): Уральский государственный педагогический университет, Российская Федерация, 620017, Екатеринбург, пр. Космонавтов, 26; Институт экологии растений и животных УрО РАН, Российская Федерация, 620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202; Уральский государственный медицинский университет Минздрава РФ, Российская Федерация 620028, Екатеринбург; Ф. Крюгер (fkrueger@ecology.uni-kiel.de): Кильский Университет им. Кристиана Альбрехта, 24118, Киль, Германия; И. А. Кшнясев (kia@ipae.ru): Институт экологии растений и животных УрО РАН, Российская Федерация, 620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202.

* Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 12-04-31270).

The summer months observe appearance of several generations of mites. Late summer — early autumn is the most active time in the process of reproduction of mites *Macronyssus corethroproctus*. Refs 52. Figs 2. Tables 4.

Keywords: bat ectoparasites, pond bat, Northern Eurasia.

Прудовая ночница (*Myotis dasycneme* (Boie, 1825)) является охраняемым видом летучих мышей, занесенным в Красный список Международного Союза охраны природы и региональные Красные книги ряда субъектов Российской Федерации. Ареал прудовой ночницы простирается от Атлантического океана до Центральной Сибири, однако практически на всем его протяжении численность вида существенно варьирует: от очень высокой в Северной Германии, Ленинградской области и на Урале [1] до низкой в Северной Польше, на Алтае и в Западной Сибири. Балтика является северо-западной границей распространения данного вида. При этом один из важнейших аспектов экологии *Myotis dasycneme* — фауна эктопаразитов — до сих пор изучен недостаточно. В то же время прудовая ночница активно использует постройки человека в качестве летних убежищ и может способствовать переносу опасных для человека инфекций. И в связи с этим также становится актуальным изучение эктопаразитов данного вида летучих мышей.

Материал и методы исследования

Отлов рукокрылых и сбор с них эктопаразитов производились в июне—августе 2004 г. в окрестностях г. Киль (Северная Германия), мае—августе 2007 г. в окрестностях поселков Кондинское и Ягодный, а также в заказнике «Верхне-Кондинский» (Ханты-Мансийский автономный округ), в ноябре 2012 г. в Староладожских штольнях (окрестности г. Волхов, Ленинградская обл.), в декабре 2012 г. в заповеднике «Тигирекский» (Северо-Западный Алтай), в феврале 2013 г. в штольне пос. Слюдорудник (Челябинская обл.), в июне 2013 г. в окрестностях г. Кыштым (Челябинская обл.) (рис. 1).

В общей сложности обследовано 59 особей прудовой ночницы, собрано 1484 экз. паразитических членистоногих, которые были помещены в 70%-ный раствор этанола, а летучие мыши возвращены в убежища.

Собраный материал включает гамазовых, аргасовых, иксодовых клещей и блох. Изготовление препаратов производилось по стандартной методике [2]: клещей переносили в жидкость Фора—Берлезе, блох выдерживали в течение суток в 10%-ном растворе щелочи КОН, а затем также помещали в жидкость Фора—Берлезе. Постоянные препараты эктопаразитов хранятся в Зоологическом музее ИЭРиЖ УрО РАН. Определение эктопаразитов производилось при помощи светового микроскопа Eclipse 50i с использованием определителей и таксономических публикаций по различным группам эктопаразитов [3–5].

Индекс зараженности рассчитывался как среднее количество эктопаразитов данного вида на одной особи хозяина (без учета незараженных особей). Индекс встречаемости рассчитывался как доля зараженных особей [6]. Для характеристики компонентов фауны эктопаразитов принята классификация Ю. С. Балашова [7] на виды-ядра, виды-сателлиты и случайные виды.

Упитанность животных характеризовали индексом BCI (Body Condition Index), который представляет собой отношение наблюдаемого веса тела W (г) к ожидаемому

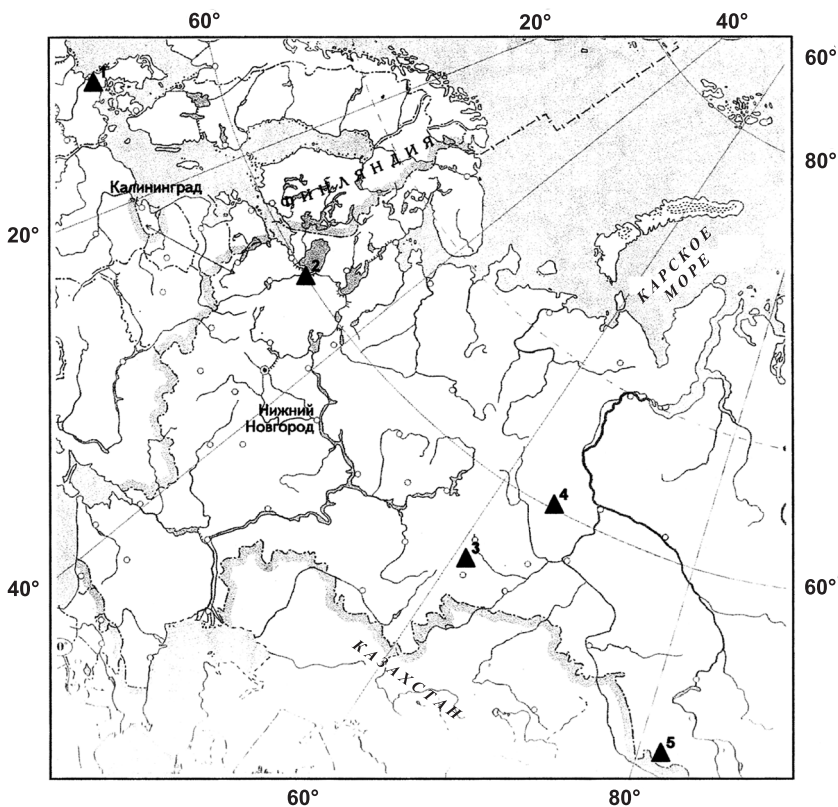


Рис. 1. Места сбора материала:

1 — г. Киль (Северная Германия); 2 — Староладожские штольни (окрестности г. Волхов, Ленинградская обл.); 3 — штольня пос. Слюдорудник, окрестности г. Кыштым (Челябинская обл.); 4 — окрестности поселков Кондинское и Ягодный, заказник «Верхне-Кондинский» (Ханты-Мансийский автономный округ); 5 — заповедник «Тигирекский» (Северо-Западный Алтай).

W_0 : $BCI = W/bR^3$, где R (см) — длина предплечья, b — коэффициент для прудовой ночницы $0,14 \text{ г/см}^3$ [8].

При исследовании годовой динамики численности гамазового клеща *Macrohysus corethroproctus* дополнительно использованы ранее опубликованные данные по зимовкам в Смолинской пещере [9], в Большой Коноваловской пещере, а также данные обследования летней колонии прудовой ночницы вблизи Аргазинского водохранилища (база отдыха «Березка») [10]. Всего в анализе годовой динамики численности гамазового клеща *M. corethroproctus* использовано 125 особей прудовой ночницы и 4920 экз. эктопаразита.

В статистическом анализе индекс встречаемости (ИВ) приведен как шансы (Ш) особей хозяина, зараженных и незараженных (Ш = З/НЗ) эктопаразитом. В качестве индекса обилия (ИО) использовали медиану (Ме), а также среднее геометрическое (СГ и его 95%-ный ДИ) (экз./особь), вычисленное только по зараженным особям [6]. Данные анализировали в пакете Statistica (StatSoft, 2001) с помощью аппарата нелинейного оценивания (алгоритм Левенберга—Марквардта) и идей робастной регрессии [11, 12].

Результаты исследования и их обсуждение

Ниже представлен аннотированный список собранных клещей и насекомых (табл. 1).

Spinturnix myoti (Kolenati, 1956). Транспалеарктический вид-олигофаг, хозяевами которого являются преимущественно виды рода *Myotis* [13]. С прудовой ночницы

Таблица 1. Находки эктопаразитов прудовой ночницы

Место	Северная Германия, г. Киль	Староладожские штольны	Башкирия (заповедник «Шульган-Таш»)	Слюдорудник (2013)	Окрестности г. Кыштым (2013)	Алтай (Тигирекский заповедник)	ХМАО	Итого
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Количество обследованных особей прудовой ночницы	6	14	1	2	23	2	11	59
Убежище (летнее / зимнее)	Л	3	3	3	Л	3	Л	
<i>Spinturnix myoti</i>	64 10,7 100	8 1,6 36	4	-	189 8,6 96	-	64 9,1 64	325
<i>S. plecotinus</i>	-	-	1	-	-	-	-	1
<i>Macronyssus corethroproctus</i>	32 6,4 83	679 48,5 100	13	130 65 100	132 9,4 61	25 25 50	14 7 18	1025
<i>M. ellipticus</i>	-	10 1,4 50	-	-	-	-	-	10
<i>Steatonyssus periblepharus</i>	10 3,3 50	-	1	-	-	-	-	11
<i>S. spinosus</i>	-	-	-	-	1 1 4	-	-	1
<i>Ornithonyssus pipistrelli</i>	4 2 33	-	-	-	-	-	-	4
<i>Ornithonyssus</i> sp.	-	9 4,5 14	-	-	-	-	-	9
<i>Carios vespertilionis</i>	18 9 33	-	-	-	-	-	-	18
<i>Ixodes vespertilionis</i>	-	-	-	-	-	-	2 2 9	2
<i>Myodopsylla trisellis</i>	-	4 4 0,7	-	-	11 1,6 30	-	-	15

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Ischnopsyllus variabilis</i>	–	–	–	–	10 1,7 30	–	–	10
<i>I. intermedius</i>	17 4,3 66	–	–	–	–	–	–	17
<i>I. obscurus</i>	–	–	–	–	–	–	4 2 18	4
<i>I. hexactena</i>	–	–	–	–	1 1 4	–	–	1
<i>Nycteribia kolenatii</i>	–	–	–	–	–	–	4 1 9	4
<i>Penicillidia monoceros</i>	–	6 2 21	–	6 3 100	5 1,3 17	–	10 1,7 64	27
Итого	145	716	19	136	349	25	94	1484

П р и м е ч а н и е. Первая строка — абсолютное количество экземпляров, вторая строка — индекс зараженности (ИЗ); третья строка — индекс встречаемости (ИВ) (%).

ранее был собран на Балтике (Латвия, Эстония) [13], на Урале [10], в Северной Польше [14]. В наших сборах вид представлен 8 особями (5 ♂♂, 3 ♀♀) из Староладожских штолен, 64 особями (20 ♂♂, 25 ♀♀ (из них 13 с внутриутробными яйцами), 11 N2, 8 N1) из окрестностей Киля, 64 особями с территории ХМАО (18 ♂♂, 30 ♀♀ (из них 19 с внутриутробными яйцами), 7 N2, 9 N1), 189 особями из окрестностей пос. Кыштым (46 ♂, 69 ♀♀ (из них 22 с внутриутробными яйцами), 33 N2, 36 N1).

Spinturnix plecotinus (Koch, 1839). Транспалеарктический вид, основными хозяевами считаются бурый ушан (*Plecotus auritus* Linnaeus, 1758) и серый ушан (*Plecotus austriacus* Fischer, 1829) [3, 13, 15]. Обнаружена одна особь данного вида (\$) в заповеднике Шульган-Таш (Башкирия).

Macronyssus corethroproctus (Oudemans, 1902). Вид-монофаг, основной хозяин — прудовая ночница [16, 17], ареалы хозяина и паразита в общих чертах совпадают. Ранее собран с прудовой ночницы на Украине [18], в Юго-Западной Польше (Нижняя Силезия) [19], Германии [20], на Урале [9, 10]. В Балтийском регионе известен из Латвии [13] и Северной Польши (Поморское воеводство) [14]. Наиболее массово представленный вид: 679 особей (1 ♂, 9 ♀♀, 669 N1) из Староладожских штолен, 32 особи (6 ♂♂, 25 ♀♀ (из них одна с внутриутробными яйцами), 1 N1) из окрестностей Киля, 130 особей из окрестностей пос. Слюдорудник (1 ♂, 1 ♀, 128 N1), 136 особей из окрестностей г. Кыштым (13 ♂♂, 85 ♀♀ (из них 46 с внутриутробными яйцами), 37 N1).

Macronyssus ellipticus (Kolenati, 1956). Вид-полифаг, паразитирующий на летучих мышах разных семейств, но предпочитающий виды хозяев, зимующих в пещерах [13]. Ранее встречен на зимующих прудовых ночницах в Польше [19], Эстонии и Ленин-

градской области [13], на Урале [10]. В наших сборах имеется 10 экз. (все N1) из Староладожских штолен.

Steatonyssus spinosus (Willmann, 1936). Временный эктопаразит — полифаг, распространённый в западной части Евразии. На прудовой ночнице ранее часто обнаруживался на территории Урала в летний период [21]. Собрана одна особь (♀ из окрестностей г. Кыштыма).

Steatonyssus periblepharus (Kolenati, 1858). Транспалеарктический вид, полифаг, паразитирующий на широком спектре хозяев семейств Vespertilionidae и Rhinolophidae, однако наиболее предпочтительными являются виды родов *Myotis* (ночницы) и *Pipistrellus* (нетопыри) [19, 22], причем в большей степени *S. periblepharus*, очевидно, ориентирован на нетопырей, поскольку все находки паразита сделаны в пределах ареала видов данного рода. На прудовой ночнице обнаруживался в Прибалтике [13], Северной Польше [14]. Собрано 10 особей (1 ♀ с внутриутробным яйцом и 9 N1) в окрестностях г. Киль (Германия) и одна особь (N1) в Башкирии.

Ornithonyssus pipistrelli (Oudemans, 1902). Вид приурочен к западной части Палеарктики (Великобритания, Прибалтика) [13, 17], на прудовой ночнице отмечался в Эстонии [13]. 4 особи (все N1) собраны в окрестностях г. Киля.

***Ornithonyssus* sp.** В Староладожских штольнях собрано 9 особей (\$\$), видовая принадлежность которых нуждается в уточнении.

Carios vespertilionis (Latreille, 1796). 18 личинок данного вида собрано в окрестностях г. Киля. Эктопаразит с широким ареалом, включающим Палеарктическую, Афротропическую, Индо-Малайскую и Австралийскую области [23]. Полифаг, прокормителями которого выступает более 40 видов рукокрылых [24], однако автор работы [25] считал основным хозяином *C. vespertilionis* нетопыря-карлика *Pipistrellus pipistrellus* (Schreber, 1774). На прудовой ночнице ранее обнаружен в Германии (Северный Рейн — Вестфалия) [20], Прибалтике [13] и Северной Польше [14].

Ixodes vespertilionis (Koch, 1844) Широко распространённый вид (Европа, Ближний и Средний Восток, Африка, Япония, Австралия) [26–34]. Описан для многих видов гладконосых и подковоносых летучих мышей [28]. Единственная находка двух особей *I. vespertilionis* (личинки) на прудовой ночнице сделана в Зауралье (окрестности пос. Мортка).

Myodopsylla trisellis (Jordan, 1929). Блохи этого вида распространены в большей части Палеарктики (от Тихого океана до Балтики), основные хозяева — виды рода *Myotis* [4]. 4 особи (1 ♂, 3 ♀♀) обнаружены в Староладожских штольнях, 11 особей (1 ♂, 10 ♀♀) собрано в окрестностях г. Кыштыма.

Ischnopsyllus obscurus (Wagner, 1898). Транспалеарктический вид. Обитает между 45° и 60° с. ш. Находки в России сделаны в Центральной России, Читинской области и на юге Дальнего Востока [35]. По мнению ряда авторов [35, 36], основным хозяином *I. obscurus* выступает двухцветный кожан, с чем и связано широкое распространение данного вида блохи. Находки данного вида на прудовой ночнице ранее делались на Урале [10]. В нашем материале присутствуют 4 особи из западной части ХМАО (1 ♂, 3 ♀♀).

Ischnopsyllus variabilis (Wagner, 1898). Западно-палеарктический вид, встречающийся в Европе на перелетных рукокрылых (виды рода *Pipistrellus*, рыжая вечерница *Nyctalus noctula* (Schreber, 1774)) [36–38]. Ранее считалось, что *I. variabilis* не проникает восточнее р. Урал [35], однако наши находки блох данного вида в окрестностях

г. Кыштыма [10] свидетельствуют о том, что граница вида проходит восточнее. Во время повторных отловов на указанной территории (2013) с прудовой ночницы собрано 10 особей (6 ♂♂, 4 ♀♀).

Ischnopsyllus intermedius (Rothschild, 1898). Западнопалеарктический вид, паразитирующий на прудовой ночнице в западной части ее ареала [39]. Собрано 17 особей (4 ♂♂, 13 ♀♀) в окрестностях г. Киль (Германия).

Ischnopsyllus hexactenus (Kolenati, 1856). Транспалеарктический вид, широко распространен в Европе [36–40]. Вероятно, полифаг: находки (как в России, так и за ее пределами) сделаны на нескольких видах рукокрылых, среди которых бурый ушан, серый ушан, многие виды ночниц, рыжая вечерница [28, 36, 41]. На прудовой ночнице ранее обнаруживался на Северном Урале [10]. В нашем материале имеется одна самка из окрестностей г. Кыштыма.

Penicillidia monoceros (Speiser, 1900). (Мухи не упомянуты в материале). Вид распространен по всей Палеарктике [5, 42–45]. Собрано 27 кровососущих мух этого вида: 6 (3 ♂♂, 3 ♀♀) в Староладожских штольнях, 6 (3 ♂♂, 3 ♀♀) в штольне пос. Слюдорудник, 5 (1 ♂, 4 ♀♀) в окрестностях Кыштыма, 10 (3 ♂♂, 7 ♀♀) в западной части ХМАО. Плотностно-зависимый вид-олигофаг, паразитирующий на прудовой ночнице при ее высокой численности и на других видах ночниц, если численность *M. dasycneme* невысока [21].

Nycteribia kolenatii (Theodor et Moscona, 1954). Западно-палеарктический вид [42, 43, 46], основным хозяином которого считается водяная ночница *M. daubentonii*, часто образующая смешанные колонии с прудовой ночницей [44]. Вероятно, именно этим объясняется находка четырех особей данного вида (♀♀) в западной части ХМАО.

Литературные, а также собранные нами ранее данные свидетельствуют о том, что прудовая ночница также является хозяином гамазовых клещей *Macronyssus crosbyi* (Ewing et Stover, 1915), *Macronyssus kolenatii* (Oudemans, 1902), *Spinturnix kolenatii* (Oudemans, 1910), блох *Ischnopsyllus octactenus* (Wagner 1898), *Ischnopsyllus simplex* (Rothschild, 1906), кровососущей мухи *Penicillidia dufouri* (Westwood, 1835), клопа из группы видов *Cimex pipistrelli* (Jenyns, 1839) [10, 13, 14, 39, 47, 48] (табл. 1, 2). Таким образом, среди эктопаразитов прудовой ночницы 25 видов членистоногих (12 видов гамазовых клещей, один вид аргасового клеща, один вид иксодового клеща, 3 вида кровососущих мух, семь видов блох, один вид клопа) (табл. 2).

Ядро паразитофауны прудовой ночницы на всем протяжении ее ареала не подвергается существенным изменениям и представлено гамазовыми клещами *Spinturnix myoti* и *Macronyssus corethroproctus*.

Однако западные и восточные части ареала, по нашим предварительным данным (материал недостаточно обширен, чтобы делать скоропалительные выводы), *Myotis dasycneme* имеют некоторые отличия, прежде всего по составу блох. При продвижении с запада на восток можно заметить, что в европейской части на прудовой ночнице встречаются блохи *I. intermedius* и *I. octactenus*, начиная с Восточной Балтики добавляется *Myodopsylla trisellis*. Также в Западной и Восточной Европе на прудовой ночнице часто паразитирует аргасовый клещ *C. vespertilionis*, что связано с широким распространением на указанной территории предпочитаемых хозяев данного паразита (видов рода *Pipistrellus*), с которыми *Myotis dasycneme* образует смешанные колонии [14]. Плотность нетопырей (карлика, лесного) сокращается от Западной Европы к Уралу, где проходит восточная граница их ареала, с чем связано отсутствие находок *C. ves-*

Таблица 2. Распространение эктопаразитов прудовой ночницы

Вид эктопаразита	Балтийский регион				Русская равнина	Урал (Западный макросклон)		Урал (Восточный макросклон)				Казахстан и Западная Сибирь		
	Северная Германия, г. Киоль	Польша ***	Прибалтика **	Староладожские штольни	Удмуртия и Кировская область*	Башкирия (заповедник «Шульган-Таш»)*	ПП «Оленьи ручьи»*	Слюдорудник	Окрестности г. Кыштым	Большая Коноваловская пещера**	Смолинская пещера*	Северо-Восточный Казахстан **	Алтай (Тигирекский заповедник)	ХМАО
<i>Spinturnix myoti</i>	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	-	-	+
<i>S. plecotinus</i>	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. kolenatii</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Macronyssus diversipilis</i>	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>M. corethroproctus</i>	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	-	+	+
<i>M. crosbyi</i>	-	-	+	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-
<i>M. ellipticus</i>	-	-	+	+	-	-	+	+	+	+	+	-	-	-
<i>M. kolenatii</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Steatonyssus periblepharus</i>	+	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. spinosus</i>	-	-	-	-	+	-	+	-	+	-	-	-	-	-
<i>Ornithonyssus pipistrelli</i>	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ornithonyssus</i> sp.	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Carios vespertilionis</i>	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ixodes vespertilionis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Myodopsylla trisellis</i>	-	-	+	+	+	-	+	-	+	-	+	-	-	-
<i>Ischnopsyllus variabilis</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>I. intermedius</i>	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>I. obscurus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	+
<i>I. octactenus</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>I. hexactena</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-
<i>I. simplex</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Nycteribia kolenatii</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+
<i>Penicillidia dufouri</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>P. monoceros</i>	-	+	-	+	-	-	+	+	+	+	-	+	-	+

* Собственные данные.

** Литературные данные.

*** Собственные и литературные данные.

pertilionis и блох *I. intermedius* и *I. octactenus* на Урале и в Западной Сибири. Наиболее часто встречаемой блохой прудовой ночницы на указанных территориях становится *Myodopsylla trisellis*. Подобная ситуация наблюдается и с гамазовым клещом *Steatonyssus periblepharus*, часто встречаемым на прудовой ночнице в Балтийском регионе [13, 14]. Находки восточнее ограничиваются единственным экземпляром, собранным в Башкирии.

Вблизи южной границы ареала прудовой ночницы имеются единичные находки кровососущей мухи *P. dufouri* на ней, что связано с обитанием на данной территории ее основного хозяина — остроухой ночницы.

Сателлитами в эктопаразитофауне прудовой ночницы на протяжении всего ареала выступают кровососущая муха-никтерибиида *Penicillidia monoceros* и гамазовый клещ *Macronyssus ellipticus*. Никтерибииды *P. monoceros* явно тяготеют к прудовой ночнице даже в условиях смешанных скоплений с высокой скученностью (Смолинская пещера, Аракаевская пещера, Чертово городище) [10]. На территориях, где плотность прудовой ночницы высока, находки этого паразита на других видах хозяев не превышают 1% от общего количества. В регионах, где *Myotis dasycneme* редка, *P. monoceros* приобретает способность паразитировать и на других видах рода *Myotis*, однако, по-видимому, с меньшим репродуктивным успехом, поскольку ее индексы встречаемости и обилия невысоки [21]. Находки *Macronyssus ellipticus*, хотя и немногочисленны, но имеются практически во всех местонахождениях [10], где обнаружена прудовая ночница, причем

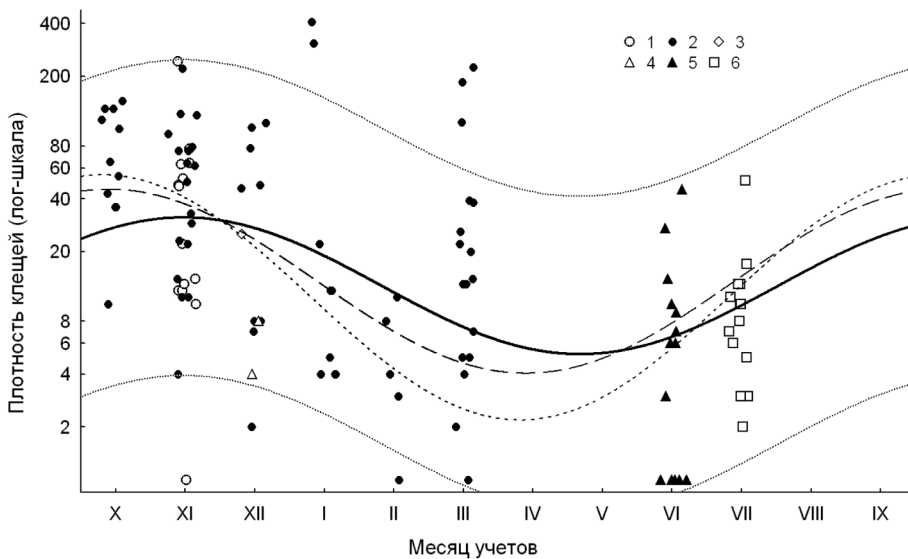


Рис. 2. Динамика плотности (жирная линия — ожидаемое значение $E(y)$, пунктир — 95% ПИ — предсказываемый интервал) гамазового клеща *Macronyssus corethroproctus* у зараженных особей прудовой ночницы ($n > 0$)

Длинный и короткий штрих — подгонка по средним значениям, жирная линия — по наблюдаемому обилию (статистики см. табл. 3). 1 — штольни Старой Ладogi; 2 — Смолинская пещера; 3 — Тигирекский заповедник; 4 — Большая Коноваловская пещера; 5 — окрестности г. Кыштым; 6 — база отдыха «Березка» (Челябинская обл.). Во избежание наложения совпадающих значений численности, малая случайная величина добавлена к значениям абсциссы (только для рисунка).

Таблица 3. Оценка (свободных) параметров гармонического колебания $\text{Log}_{10}(y) = b_0 + b_1 \cos[(2\pi/b_2)x - b_3]$, как модели сезонной динамики плотности гамазового клеща *Macronyssus corethroproctrus* у инвазированных ($n > 0$) особей прудовой ночницы

Статистики	Параметры гармонического колебания			
	Среднее (b_0)	Амплитуда (b_1)	Период (b_2)	Нач. фаза (b_3)
<i>По инд. значениям (*): $R^2 = 0,29$ $R = 0,54$, $F(4; 103) = 282,2$, $MS_{Res.} = 0,20$</i>				
b	1,11	0,39	11,4	12,03
Se(b)	0,048	0,063	0,595	0,19
t^{**}	22,98	6,14	19,16	63,31
$P \leq$	0,001	0,001	0,001	0,001
-95% ДИ	1,01	0,26	10,22	11,65
+95% ДИ	1,2	0,52	12,58	12,4
<i>По СГ без цензурирования: $R^2 = 0,63$ $R = 0,79$, $F(3; 6) = 47,3$, $MS_{Res.} = 0,10$</i>				
b	1,13	0,53	12	-0,16
Se(b)	0,11	0,16	-	0,28
t	10,1	3,2	-	-0,6
$p \leq$	0,001	0,02	-	0,59
-95% ДИ	0,85	0,12	-	-0,83
+95% ДИ	1,40	0,93	-	0,52
<i>По СГ (*), $R^2 = 0,90$ $R = 0,80$, $F(3; 6) = 122,0$, $MS_{Res.} = 0,05$</i>				
b	1,14	0,55	12	0,06
Se(b)	0,07	0,1	-	0,18
t	15,27	5,32	-	0,31
$p \leq$	0,001	0,001	-	0,76
-95% ДИ	0,96	0,31	-	-0,37
+95% ДИ	1,32	0,79	-	0,49
<i>По СГ (*, без марта), $R^2 = 0,95$ $R = 0,98$, $F(3; 5) = 339,9$, $MS_{Res.} = 0,013$</i>				
b	1,04	0,7	12	0,1
Se(b)	0,05	0,07	-	0,08
t	23,0	9,9	-	1,3
$p \leq$	0,001	0,001	-	0,25
-95% ДИ	0,92	0,52	-	-0,1
+95% ДИ	1,16	0,88	-	0,29

П р и м е ч а н и е. * — 5 «сверхзараженных» особей цензурированы: «-» — параметр фиксирован; ** — число степеней свободы знаменателя F -статистики и t -критерия идентичны. Без цензурирования: $\text{Log}_{10}(y) = 1,13 + 0,53 \cos(2\pi/12)x - 0,16$.

приурочены к зимним убежищам (штольни Старой Ладogi, штольня пос. Слюдорудник, Большая Коноваловская пещера, Аракаевская пещера, Смоленская пещера).

Собранные нами данные позволяют исследовать динамику численности гамазового клеща *Macronyssus corethroproctus* (специфического эктопаразита прудовой ночницы и наиболее массово представленного в материале) на протяжении годового цикла (рис. 2, табл. 3).

Динамика численности эктопаразита на протяжении года адекватно описывается простой синусоидой (см. рис. 2, табл. 3), причем максимум численности (наибольшие значения индексов зараженности и обилия) приходится на начало зимовки (ноябрь). Как встречаемость, так и обилие *M. corethroproctus* снижается на протяжении пребывания рукокрылых в зимних убежищах [9], и минимум численности, вероятно, имеет место в апреле—мае, т. е. в конце зимовки, когда зимующая колония распадается, и часть особей прудовой ночницы (прежде всего, самки) покидают зимние убежища. Обращает на себя внимание присутствие группы «суперзараженных» особей [9], летучих мышей с аномально ($\lg(N_i) \gg CI_i + 2sd_i$) высоким количеством эктопаразитов, а также летучих мышей, свободных от *M. corethroproctus* (11 из 125). «Суперзараженные» животные (преимущественно самки) встречаются в колонии Смоленской пещеры, и только одна особь (самец) — в колонии из штолен Старой Ладogi. Объяснить факт присутствия в колонии «суперзараженных» особей, равно как и низкозараженных, пока сложно, но можно предположить, что большое / малое количество эктопаразитов на отдельном хозяине может отражать иммунный статус животного.

Ранее некоторые авторы [49] указывали, что в летний период численность клещей *Macronyssidae* зависит от пола и возраста, но не связана с упитанностью хозяина. На нашем материале данная закономерность не находит подтверждения — у обследованных особей не обнаружено взаимосвязи зараженности с полом, упитанностью и массой тела. В целом в летних убежищах численность эктопаразитов ниже, чем в зимних.

Следует также отметить кардинальную смену половозрастной структуры суперпопуляции *M. corethroproctus* после окончания зимовки. В зимних убежищах более 95% суперпопуляции эктопаразита представлено неполовозрелой стадией (протонимфами), что согласуется с данными зарубежных авторов [31, 50, 51], а также собственными данными по другим видам рода *Macronyssus* [21]. Самки с внутриутробными яйцами и дейтонимфы в данный период не отмечены, самцы крайне редки, а падение количества протонимф не сопровождается увеличением числа взрослых особей, из чего следует, что ни размножение, ни развитие клещей рода *Macronyssus* на зимовках рукокрылых в уральских пещерах не происходит (табл. 4). Можно предположить, что возможность клещей рода *Macronyssus* размножаться в период гibernации хозяев лимитирована температурой убежищ. В пещерах Северного Урала она не превышает +5 °С, в то время как большинство пещер и штолен Центральной и Южной Европы характеризуются более теплыми условиями: +8° ... +10 °С и выше, в связи с чем авторы отмечают в данных регионах увеличение численности эктопаразитов на протяжении зимовки. Так, по сведениям А. Эстрада-Пена и соавторов [51], на северо-западе Испании наиболее активно процесс размножения видов *M. ellipticus* и *Macronyssus cyclospis* (Oudemans, 1906) (хозяин — обыкновенный длиннокрыл *Miniopterus schreibersi* (Kuhl, 1817)) протекает в зимних убежищах, а Ф. Дусбабек [31] и Р. Хайтлингер [19] указывали, что в течение зимовки на свет успевает появиться три генерации клещей этих видов. Некоторые авторы также указывают температуру

Таблица 4. Численность гамазового клеща *Mastomysus corethoproctus* на протяжении года

Убежище	Зимние убежища												Летние убежища			
	Слюдорудник (20.10.2010)	Смолинская (10.10.2009)	Смолинская (26.10.2010)	Старая Ладога (13.11.2012)	Смолинская (23.11.2010)	В. Коноваловская (03.12.2011)	Алтай (04.12.2012)	Аракевская (17.01.2010)	Слюдорудник (13.02.2013)	Аракевская (25.02.2011)	Смолинская (29.03.2011)	Итого	Кыштым (01.06.2013)	Северная Поляша (23.06.2011)	Бережка (09.07.2011)	Итого
Самцы	-	1	-	1	1	-	-	-	1	-	1	5	11	5	9	25
Самки	-	11	37	9	15	-	-	2	1	4	3	82	83 (44)	19 (14)	28 (17)	130 (75)
Протонимфа	33	486	760	669	519	13	25	95	128	23	403	3154	37	1	117	155
Дейтонимфа	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	5	6
Итого	33	498	797	679	535	13	25	97	130	27	407	3241	132	25	159	316

Примечание. В скобках — количество самок с внутриутробными яйцами в общем количестве самок.

убежищ как фактор, лимитирующий размножение эктопаразитов: в частности, С. Лоренцо и Дж. М. Палмеирим [52] отмечали, что для эктопаразитов различных групп (насекомые, клещи) температурный оптимум, при котором происходит размножение, лежит выше 11 °С.

В летних убежищах протонимфы также преобладают (почти 50% суперпопуляции), однако доля самцов возрастает по сравнению с периодом зимовки (8%), количество самок также существенно увеличивается (41%, причем больше половины из них — самки с внутриутробными яйцами). Таким образом, процесс размножения видов рода *Macronyssus* происходит в течение всего лета, его начало совпадает с периодом размножения хозяев, доля преимагинальных стадий не уменьшается на протяжении всего лета. Очевидно, в течение летних месяцев успевает появиться несколько генераций клеща, о чем свидетельствуют сделанные нами в разное время находки дейтонимф (кратковременной непитающейся стадии у макрониссид). Но процесс размножения клещей *Macronyssus corethroproctus*, очевидно, наиболее активно происходит в конце лета — начале осени.

* * *

Авторы признательны канд. биол. наук К. А. Берникову (Сургутский государственный университет ХМАО — Югры) за предоставленный материал.

Литература

1. *Большаков В. Н., Орлов О. Л., Снитыко В. П.* Летучие мыши Урала. Екатеринбург: Академкнига, 2005. 176 с.
2. *Брегетова Н. Г.* Гамазовые клещи (Gamasoidea): краткий определитель. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 243 с.
3. *Stanyukovich M. K.* Keys to the gamasid mites (Acari: Parasitiformes, Mesostigmata, Macronyssoidea et Laelaptoidea) parasiting bats (Mammalia, Chiroptera) from Russia and adjacent countries // *Rudolstädter naturhistorische Schriften*. 1997. Vol. 7. P. 13–46.
4. *Медведев С. Г.* Блохи сем. Ischnopsyllidae (Siphonaptera) фауны России и сопредельных стран // *Энтомолог. обозрение*. 1996. Т. 75, вып. 2. С. 438–454.
5. *Определитель насекомых Дальнего Востока России / под общ. ред. П. А. Лера*. Т. 6. Ч. 1: Двукрылые и блохи. Ч. 1. Владивосток: Дальнаука, 1999. 665 с.
6. *Беклемишев В. Н.* Биоценологические основы сравнительной паразитологии. М.: Наука, 1970. 502 с.
7. *Балашиов Ю. А.* Паразитизм клещей и насекомых на наземных позвоночных. СПб.: Наука, 2009. 357 с.
8. *Васеньков Д. А., Потапов М. А.* Применение индекса упитанности в изучении экологии рукокрылых // *Plecotus et al.* 2007. № 10. С. 21–31.
9. *Орлова М. В., Орлов О. Л., Кишняев И. А.* Динамика численности гамазового клеща *Macronyssus corethroproctus* (Oudemans, 1902) в период зимовки хозяина — прудовой ночницы (*Myotis dasycneme* (Boie, 1825)) // *Экология*. 2012. № 4. С. 303–307.
10. *Орлова М. В., Орлов О. Л.* Эктопаразиты прудовой ночницы *Myotis dasycneme* (Boie, 1825) (Chiroptera, Vespertilionidae) на Урале // *Евразийский энтомологический журнал*. 2011. № 10 (4). С. 517–521.
11. *Atkinson A., Riani M.* Robust diagnostic regression analysis. New York: Springer-Verlag, 2000. 328 p. (Springer series in statistics.)
12. *Motulsky H. J., Brown R. E.* Detecting outliers when fitting data with nonlinear regression — a new method based on robust nonlinear regression and the false discovery rate // *BMC Bioinformatics*. 2006, 7:123. URL: <http://www.biomedcentral.com/1471-2105/7/123> (дата обращения: 08.08.2013).

13. Станюкович М. К. Гамазовые и аргазовые клещи рукокрылых Прибалтики и Ленинградской области // Паразитология. 1990. Т. 24, вып. 3. С. 193–199.
14. Orlova M. V., Zappart A. Interaction of ectoparasites in cohabitating colonies of pond bats *Myotis dasycneme* (Boie, 1825) and species of genus *Pipistrellus* from northern Poland // Ann. Parasitology. 2012. Vol. 58 (4). P. 211–215.
15. Baker A. S., Craven J. C. Checklist of the mites (Arachnida: Acari) associated with bats (Mammalia: Chiroptera) in the British Isles // Systematic and Applied Acarology Special Publications. 2003. Vol. 14. P. 1–20.
16. Vitzthum H. Milben, Acari // Die Tierwelt Mitteleuropas. 1929. Vol. 111, pt. 3. S. 1–112.
17. Radovsky F. The Macronyssidae and Laelapidae (Acarina: Mesostigmata) parasitic on bats. Berkeley: Univ. of Calif., 1967. 288 p.
18. Пинчук Л. М. Клещи рода *Ichoronyssus* (Gamasoidea: Dermanissidae) от летучих мышей Прут-Днестровского междуречья // Паразиты животных и растений. Кишинев, 1970. Вып. 5. С. 73–87.
19. Haitlinger R. Pasozyty zewnetrzne nietoperzy Dolnego Slaska. IV. Macronyssidae, Dermanissidae, Vegaiaidae // Wiadomosci parazitologiczne. 1978. Vol. 24. P. 707–718.
20. Haitlinger R., Walter G. Data relating to the distribution and host-specificity of bat-infesting mites (Acari, Mesostigmata, Prostigmata, Astigmata) in Germany // Drosera. 1997. Vol. 2. P. 95–112.
21. Орлова М. В. Фауна и экология эктопаразитов рукокрылых Урала: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2013. 20 с.
22. Till W. M., Evans G. O. The genus *Steatonyssus* Kolenati (Acari: Mesostigmata) // Bull. Br. Mus. nat. Hist. 1964. Vol. 11. P. 511–582.
23. Филиппова Н. А. Аргасовые клещи (Argasidae) / Фауна СССР. Паукообразные. Т. 4, вып. 3. М.: Наука, 1966. 255 с.
24. Медицинская териология / отв. ред. В. В. Кучерук. М.: Наука, 1989. 269 с.
25. Haitlinger R. Pasozyty zewnetrzne nietoperzy Dolnego Slaska. III. Spinturnicidae, Argasidae, Ixodidae (Acarina) // Wiadomosci parazitologiczne. 1978. Vol. 24. P. 475–490.
26. Fielding J. W. Australasian ticks. Melbourne: Govt Printer, 1924. 114 p. (Dept. Publ. Hlth. Australia; N 3).
27. Leruth R. La biologie du domaine souterrain et la faune cavernicole de la Belgique. Brusseles: Mem. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg., 1939. 506 p.
28. Arthur D. R. The *Ixodes* ticks of Chiroptera (Ixodoidea, Ixodidae) // J. Parasitology. 1956. Vol. 42. P. 180–196.
29. Thompson G. B. Further notes on *Argas* (*Argas*) *reflexus* (Fabr.), *Argas* (*Carios*) *vespertilionis* (Latreille) and *Ixodes vespertilionis* Koch (Ixodoidea) // Entomologist's Monthly Magazine. 1968. Vol. 103. P. 153–154.
30. Thompson G. B. Records of ticks (Ixodoidea) from Lancashire and Cheshire // Lancashire and Cheshire Fauna Soc. 1972. Vol. 61. P. 22–25.
31. Dusbabek F. The zone of bat acarinia in Central Europe // Folia parasitologica. 1972. T. 19. P. 139–154.
32. Успенская И. Г., Скворцов В. Г., Дорошенко А. В. *Ixodes vespertilionis* Koch на летучих мышах Молдавии // Паразиты теплокровных животных Молдавии. Кишинев, 1976. С. 78–86.
33. Филиппова Н. А. Иксодовые клещи подсемейства Ixodinae / Фауна СССР. Паукообразные. Т. 4, вып. 4. Л.: Наука, 1977. 393 с.
34. Бобкова О. А. Распространение иксодидных клещей (Ixodoidea, Parasitiformes) — эктопаразитов рукокрылых (Chiroptera) в Украине // Вестн. зоол. 2003. Т. 37, № 6. С. 23–28.
35. Медведев С. Г. Экологические особенности и распространение блох сем. Ischnopsyllidae (Siphonaptera) // Паразитологический сборник. М.; Л., 1989. Т. 36. С. 21–43.
36. Rupp D., Zahn A., Ludwig P. Actual records of bat ectoparasites in Bavaria (Germany) // Spixiana. 2004. Vol. 27 (2). P. 185–190.
37. Haitlinger R., Ruprecht A. Parasitic arthropods (Siphonaptera, Diptera, Acari) of bats from western part of the Bialowieza Primeval Forest // Nyctalus (N. F.). 1992. Vol. 4, N 3. P. 315–319.
38. Haitlinger R., Lupicki D. Arthropods (Acari, Siphonaptera, Heteroptera, Psocoptera) associated with *Nyctalus noctula* (Schreber, 1774) (Chiroptera: Vespertilionidae) in Southern Poland // Wiadomosci Parazytologiczne. 2008. Vol. 54, N 2. P. 123–130.
39. Медведев С. Г. Экология блох сем. Ischnopsyllidae (Siphonaptera) фауны СССР // Паразитологический сборник. М.; СПб., 1993. Т. 37. С. 17–40.
40. Hurka K. Bat fleas (Aphaniptera, Ischnopsyllidae) of Czechoslovakia. Contribution to the distribution, morphology, bionomy, ecology and systematics. Pt I. Subgenus *Ischnopsyllus* Westw // Acta Fauna Entomol. Mus. Pragae. 1963. Vol. 9. P. 57–120.
41. Медведев С. Г., Мазинг М. В. Блохи семейства Ischnopsyllidae (Siphonaptera) Прибалтики // Паразитология. 1987. Т. 21, вып. 3. С. 459–466.

42. Theodor O. Nycteribiidae // Die Fliegen der palaarktischen Region. Lieferung 174 / ed. by E. Lindner. Stuttgart: E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Erwin Nägele), 1954. P. 1–44.
43. Nowosad A. *Nycteribia kolenatii* Theodor et Moscona i *Penicillidia monoceros* Speiser (Nycteribiidae, Diptera) // Pol. Pismo ent. 1974. Vol. 44. P. 559–570.
44. Haitlinger R. Pasozyty zewnetrzne nietoperzy Dolnego Slaska. VI. Acarina, Siphonaptera, Diptera (Nycteribiidae) // Wiadomosci parazitologiczne. 1979. Vol. 25. P. 119–130.
45. Фарафонова Г.В., Мазинг М.В. Находки мух-никтерибид в Прибалтике // Паразитология. 1985. Т. 19, вып. 4. С. 317–318.
46. Hutson A. M. Diptera: keds, flat-flies & bat-flies (Hippoboscidae & Nycteribiidae) // Handbooks for the Identification of British Insects. Royal Entomological Soc. of London, 1984. Vol. 10, pt. 7. 40 p.
47. Полканов А. Ю. К фауне и экологии эктопаразитов рукокрылых Казахстана // Двукрылые насекомые и их значение в сельском хозяйстве. Л., 1987. С. 82–84.
48. Balvin O. Revision of the West Palaearctic *Cimex* species // Bulletin of Insectology. 2008. Vol. 61. P. 129–130.
49. Zahn A., Rupp D. Ectoparasite load in European vespertilionid bats // J. Zool., Lond. 2004. Vol. 262, N 4. P. 1–9.
50. Reisen W. K., Kennedy M. L., Reisen N. T. Winter ecology of ectoparasites collected from hibernating *Myotis velifer* (Allen) in southwestern Oklahoma (Chiroptera: Vespertilionidae) // J. Parasitol. 1976. Vol. 62. P. 628–635.
51. Estrada-Pena A., Balcells E., Serra-Cobo J. Los artropodos ectoparasitos de murciélagos en Espaca // Los Murcilagos de Espaca y Portugal / ed. by J. Benzal, O. De Paz. Madrid, 1991. P. 253–279.
52. Lourenço S., Palmeirim J. M. Which factors regulate the reproduction of ectoparasites of temperate-zone cave-dwelling bats? // Parasitology Res. 2008. Vol. 104, iss. 1. P. 127–134.

Статья поступила в редакцию 14 октября 2013 г.

Сведения об авторах

Орлова Мария Владимировна — кандидат биологических наук
 Чистяков Дмитрий Владимирович — научный сотрудник
 Орлов Олег Леонидович — кандидат биологических наук
 Крюгер Фрауке — стажер-исследователь
 Кишняев Иван Александрович — кандидат биологических наук

Orlova Maria V. — Ph.D.
 Chistiakov Dmitrii V. — Research Associate
 Orlov Oleg L. — Ph.D.
 Kruger F. — intern-researcher
 Kshnyasev Ivan A. — Ph.D.