

МИНОБРНАУКИ РОССИИ

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего образования

«ПЕНЗЕНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Пензенский педагогический институт им. В.Г. Белинского

Факультет
физико-математических и естественных наук

Кафедра
«Зоология и экология»

Направление подготовки

06.04.01 «Биология»

Профиль

«Молекулярная биология и генетика»

МАГИСТЕРСКАЯ ДИССЕРТАЦИЯ

на тему:

**«ИЗМЕНЧИВОСТЬ МИТОХОНДРИАЛЬНОГО ГЕНА COI
ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМ. NYCTERIBIIDAE
(DIPTERA: HIPPOBOSCOIDEA)»**

Студент _____ Малявина Мария Сергеевна

Руководитель _____ Смирнов Д.Г.

Нормоконтролёр _____ Бытракова Н.В.

Рецензент _____ Кобозева Е.А.
н.с. Пензенского филиала
ФБУЗ «Всероссийский центр
карантина растений»

Работа допущена к защите (протокол заседания кафедры от _____ № ____)

Заведующий кафедрой _____ Титов С.В.

Работа защищена с отметкой _____ (протокол заседания ГЭК от _____ № ____)

Секретарь ГЭК _____ Бытракова Н.В.

Пенза 2026

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	3
Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	7
1.1. Филогенетические и филогеографические исследования	7
1.2. Вклад исследователей в области микробиологии и эпидемиологии в накопление молекулярно-генетических данных	13
1.3. Исследование сем. Nycteribiidae в России и сопредельных территориях	17
Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ	21
2.1. Отлов рукокрылых и сбор эктопаразитов	21
2.2. Пробоподготовка и выделение ДНК	26
2.3. Полимеразная цепная реакция, электрофорез продуктов ПЦР	27
2.4. Статистическая обработка данных	30
Глава 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ	31
3.1. Оценка внутри- и межвидовой изменчивости гена цитохромоксидазы-I у представителей сем. Nycteribiidae	31
3.2. Митохондриальная филогения сем. Nycteribiidae	51
Выводы	55
Благодарности	56
Список литературы	57
Приложение	67

ВВЕДЕНИЕ

Nycteribiidae (Diptera: Hippoboscoidea) (никтерибииды, мухи-кровососки, паучницы) – семейство узкоспециализированных эктопаразитов летучих мышей, представленное в России и Беларуси 21 видом кровососущих членистоногих 4 родов: *Nycteribia* Latreille 1796, *Basilina* Miranda-Ribeiro 1903, *Penicillidia* Kolenati 1863 и *Phthiridium* Hermann 1804 (Orlova *et al.*, 2021; Ларченко и др., 2024; Szentivanyi *et al.*, 2016). Мухи-кровососки, как и их хозяева – летучие мыши, распространены по всему миру. В настоящее время известно более 500 видов никтерибиид и стреблид, паразитирующих на летучих мышах разных родов (Morse *et al.*, 2013). Первое издание, содержащее определительные ключи для никтерибиид мира, было опубликовано в 1967 году и включало морфологические описания всех хранящихся на тот момент в коллекции Британского музея видов мух-кровососок летучих мышей (Theodor, 1967).

Следует признать, современных работ, содержащих определительные ключи для никтерибиид, относительно много, но они, по большей части, разрознены и носят региональный характер. Так, в последнем определителе мух-кровососок Европы (Mlynarova *et al.*, 2023) содержатся определительные ключи только для 4 видов рода *Nycteribia* и 3 – *Penicillidia* (только в европейской части России известно 9 видов кровососок, 5 из которых не совпадают с вышеуказанными). Единственная таксономическая публикация для никтерибиид российской Азии включает лишь 5 видов кровососок (Farafonova, 1999), при том, что в чек-листе никтерибиид России отмечено присутствие в Зауралье 14 видов (Orlova *et al.*, 2021). Таким образом, наиболее полным и подробным определителем мух-паучниц до сих пор является Иллюстрированный каталог Ротшильдской коллекции никтерибиид (Theodor, 1967). При этом идентификация видов, описанных позже и не представленных в коллекции Британского музея, возможна лишь по первоописаниям (Scott, 1936; Hurka, 1969, 1972), а использование даже

современных таксономических публикаций зачастую приводит к неверному определению.

Определение паучниц затруднено также находками особей, имеющими признаки двух близких видов, описанных по морфологическим критериям. Так, в сборах эктопаразитов рукокрылых европейской части России и Беларуси не редки самцы *Nycteribia*, обладающие 9-12 зубцами V стернита (что характерно для *Nycteribia pedicularia*) и имеющие форму эдеагуса, свойственную *Nycteribia kolenatii* (по Theodor, 1968) (рис. 1). Самки, собранные с тех же особей рукокрылых, отличаются характерной хетотаксией *Nycteribia kolenatii*, а генитальная пластинка может иметь любую форму (включая промежуточные варианты между *Nycteribia kolenatii* и *Nycteribia pedicularia*) (Ларченко и др., 2024; данные автора).

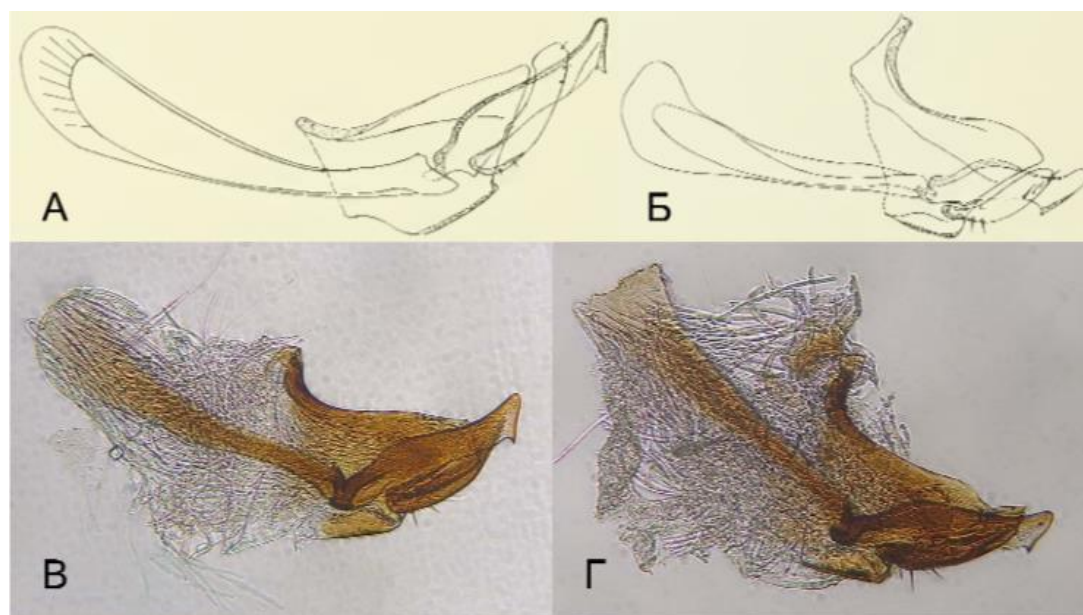


Рис. 1. Гениталии самцов *Nycteribia pedicularia* (А), *N. kolenatii* (Б) и *Nycteribia* sp. (В, Г), собранных с *Myotis daubentonii* (Ларченко и др., 2024)

Проблема отсутствия четких границ и сложности определения видов эктопаразитов рукокрылых приводит к накоплению противоречивых сведений об экологии видов: их распространении и гостальной специфичности; а также эпидемиологическом значении. Так, оба вида группы «*pedicularia*» могут быть отмечены на *Myotis daubentonii* (Kuhl 1817),

данный вид-хозяин указывается как типичный для *N. kolenatii*, тогда как *N. pedicularia* приписывается меньшая специфичность (Mlynarova *et al.*, 2023). При этом в Польше наиболее распространенным видом является *N. kolenatii*, а в Латвии для данного вида рукокрылых массово отмечаемым видом паучных указывают *N. pedicularia*, а *N. kolenatii* не указана вовсе (Frank *et al.*, 2015). В исследовании паучных рукокрылых Казахстана авторы отмечают *N. kolenatii* на остроухих ночницах, а *N. pedicularia* – только в субстрате под колонией *Myotis blythii* Tomes 1857 (Досжанов, 1989). При этом виды группы «*pedicularia*» являются наиболее изученными из всех представителей паучных России. Многие другие виды (например, *Phthiridium biarticulatum* Hermann 1804, *Nycteribia allotopa* Speiser 1901), известны лишь по единичным находкам (Orlova *et al.*, 2021), поэтому информация о морфологической изменчивости и скрытом разнообразии этих видов на территории страны отсутствует.

Кроме того, в образцах никтебриид обнаружены следующие возбудители опасных для человека заболеваний бактериальной, грибковой и вирусной природы: *Bartonella*, *Rickettsia*, *Borrelia*, *Mycoplasma*, вирус Марбург, рабдовирусы и филовирсы (Wilkinson *et al.*, 2016; Obame-Nkoghe *et al.*, 2016; Paweska *et al.*, 2021; Han *et al.*, 2022; Wang *et al.*, 2023; Aznar-Lopez *et al.*, 2013; Kemenesi *et al.*, 2022). Однако векторная компетентность мух-кровососок в отношении указанных патогенов пока остается недоказанной, а публикации, направленные на изучение виroma и бактериома этих паразитов, зачастую не содержат информации о конкретных видах паучных, имеющих эпидемиологическое значение, что также обусловлено сложностью видовой идентификации мух-кровососок по морфологическим критериям.

В сложившихся обстоятельствах наиболее точным способом установления видов паучных является молекулярно-генетический скрининг с использованием консервативных маркеров (например, митохондриального гена с-цитохромоксидазы I). Однако на данный момент в генетической базе

NCBI содержатся нуклеотидные последовательности лишь 16 видов никтерибид из 21, обитание которых было отмечено на рукокрылых России. При этом 283 последовательности загружены в генетический банк без указания видовой принадлежности организмов. Что же касается ядерных маркеров, использование их для идентификации паучниц на данный момент не представляется возможным из-за отсутствия в генбанке нуклеотидных последовательностей большей части видов.

Целью данной работы было изучение изменчивости митохондриального гена *c*-цитохромоксидазы I у разных видов мух-паучниц сем. Nycteribiidae, паразитирующих на рукокрылых Старого и Нового Света.

Задачи исследования включают:

1. Установление видового состава мух-паучниц летучих мышей России и сопредельных регионов.
2. ДНК-баркодирование образцов паучниц и пополнение генетического банка NCBI нуклеотидными последовательностями редких видов и видов, нуждающихся в таксономической ревизии;
3. Сравнительный анализ участка гена *c*-цитохромоксидазы I у мух-паучниц различных видов и территорий;
4. Установление митохондриальной филогении сем. Nycteribiidae.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Филогенетические и филогеографические исследования

Одно из первых исследований молекулярной филогении мух-кровососок, паразитирующих на рукокрылых, было посвящено вопросу происхождения адаптаций к паразитизму мух-кровососок Старого и Нового Света (сем. Nycteribiidae и Streblidae) и показало, что указанные семейства не являются монофилетичными, а отмечаемые морфологические сходства их представителей, вероятно, являются следствиями конвергентной эволюции групп (Nirmala *et al.*, 2001). При этом авторы отмечают, что несмотря на четкую топологию, получаемую при анализе митохондриального маркера 16S РНК, положение никтерибиид меняется при анализе матрицы, составленной по сиквенсам ядерного гена 18S РНК (рис. 2). Возможно, причина конфликта митохондриальной и ядерной топологии и невозможности прийти к однозначному выводу лежит в использовании последовательностей ограниченного числа (только 3) видов мух-кровососок, паразитирующих на рукокрылых (Dittmar *et al.*, 2006).

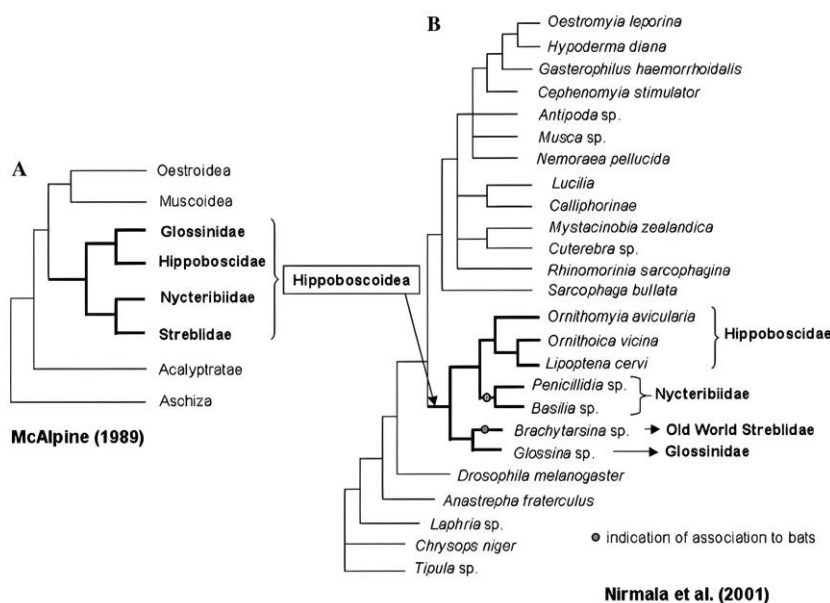


Рис. 2. (А) Филогенетическое древо Hippoboscoidea, основанное на морфологии, согласно McAlpine (1989). (Б) Консенсус двенадцати деревьев, полученных с помощью метода максимального правдоподобия для объединенной матрицы ДНК (16S рДНК + 18S рДНК), согласно Nirmala *et al.* (2001) (Dittmar *et al.*, 2006)

Тем не менее, парафилия сем. Streblidae и рода *Basilia* (сем. Nycteribiidae) подтверждена топологиями, составленными на основе митохондриальных маркеров *cytb*, *COI*, *16S* РНК и ядерного маркера *18S* РНК для большого количества видов кровососок рукокрылых в более позднем исследовании (Dittmar *et al.*, 2006). Филогенетические деревья, составленные Dittmar с соавторами, включают 4 основные клады: OWC (Old World Clade: все представители сем. Nycteribiidae, включая вторичные виды *Basilia* из Нового Света, и рода *Megastrebla*, *Raymondia*, *Brachyotheca*, *Ascodipteron*), NWC (New World Clade: рода *Trichobius* и *Strebla*), Hipoboscidae (эктопаразиты птиц и млекопитающих) и Glossinidae (мухи цеце). Что касается парафиии рода *Basilia*, в топологии, построенной по методу максимального правдоподобия, виды *B. forcipata* и *B. corynorhini* находятся в одной кладе с *Penicillidia* sp., а *B. coronata indivisa* группируется с *Phthiridium fraterna*, однако использование алгоритма максимальной парсимонии приводит к противоположным результатам. Тем не менее, род является парафилетичным, что противоречит правилам систематики, поэтому авторы предложили разделить его на *Basilia* и *Tripselia* в соответствии с ранней систематической работой, базирующейся на морфологических критериях (Scott, 1917). Впоследствии классификация по Scott так и не укоренилась из-за отсутствия в его работе подробных ключей для определения и полного списка видов представителей родов *Basilia* и *Tripselia*, а авторы более современных работ продолжают обращать внимание на проблему парафиии рода *Basilia* и необходимость ревизии общепринятой таксономии, предложенной Theodor и Maa (Duron *et al.*, 2014; Ramasindrazana *et al.*, 2017). Нерешенным остается и вопрос парафиии стреблид Старого и Нового Света (Frank *et al.*, 2013; Poon *et al.*, 2023).

Восстановление двух основных кластеров (OWC и NWC) в топологии Dittmar подтверждает гипотезу Wenzel и Tipton (1966) о древнем происхождении и независимой диверсификации таксонов мух-кровососок рукокрылых Старого и Нового Света, основанную на отсутствии общей

паразитофауны стреблид даже в таких космополитичных семействах летучих мышей, как Emballonuridae, Molossidae и Vespertilionidae. В работе Dittmar с соавторами предлагает также возможную схему расселения мух-кровососок летучих мышей (рис. 3). Согласно этой теории, центр разнообразия кровососок Старого Света и всех *Basilia* spp. находится в Восточном регионе (OR), тогда как предковое распространение мух-кровососок Нового Света авторы связывают с Неотропической областью (NT), где наблюдается самое высокое видовое разнообразие. Было установлено, что только два вида мигрировали из Неотропической области в Неоарктическую (NA), и это были предки *Trichobius major* / *T. corynorhini*.

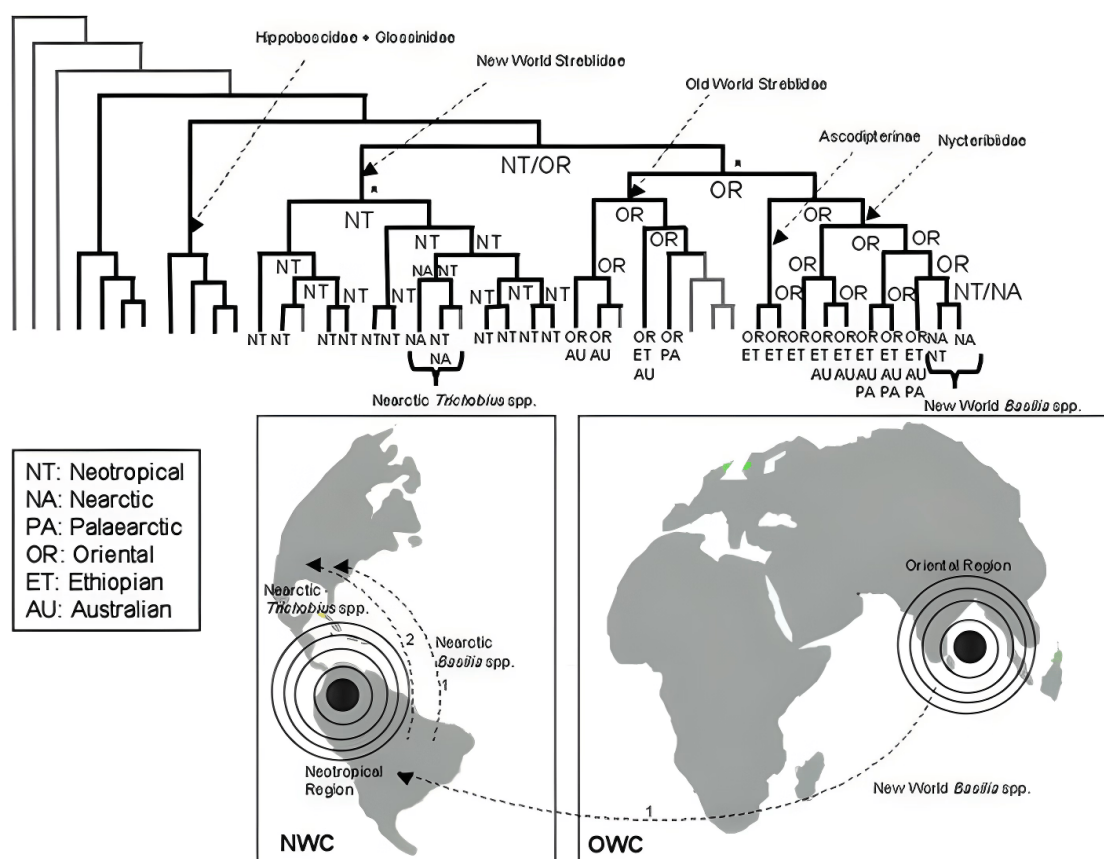


Рис. 3. Результаты DV-анализа с использованием топологии максимального правдоподобия (BMCMC). Серые ветви обозначают линии, не включенные в анализ. Крестиками обозначены базальные узлы, представляющие интерес; выводы, сделанные за пределами этой точки, не учитывались при интерпретации. Стрелками обозначены два пути распространения: (1) распространение *Trichobius* spp. в Неоарктике; (2) распространение *Basilia* spp. из Старого Света в Неотропику и Неоарктику (Dittmar *et al.*, 2006)

Безусловно, основной вклад в расселение и эволюцию постоянных облигатных паразитов вносят биогеографические особенности формирования фауны хозяев (Kochin *et al.*, 2010; Nieberding, Morand, 2007). Никтерибииды при этом являются достаточно узкоспециализированными эктопаразитами и сохраняют привязанность к основному хозяину даже при высоком обилии в убежище других видов рукокрылых (Pejić *et al.*, 2021), что позволяет предполагать формирование у них устойчивых кофилогенетических связей с конкретными видами или даже популяциями летучих мышей (van Schaik *et al.*, 2017). Однако сравнительный анализ митохондриальной филогении мухи-паучницы *Basilina nana* и трех изолированных популяций ее основного хозяина *Myotis bechsteinii* показал, что четкая генетическая дифференциация хозяина лишь частично отражается на генетической структуре облигатного паразита (рис. 4). Авторы объясняют это существованием на Пиренейском полуострове дополнительного ледникового рефугиума двух наиболее вероятных альтернативных хозяев *B. nana* (*Plecotus auritus* и *Myotis nattereri* s.l.) и последующей экспансией эктопаразита в Центральную Европу (van Schaik, 2017; Puechmaille *et al.*, 2012; Juste *et al.*, 2004).

Кроме того, van Schaik с соавторами (2017) обнаружили свидетельства более позднего обмена генами между тремя субпопуляциями паучниц (в отличие от популяций основного хозяина *M. bechsteinii*). Механизм, обеспечивающий такое расселение паразитов на большие расстояния, неясен. Оба альтернативных хозяина, спорадически инфицированные *B. nana* (*M. nattereri* и *P. auritus*), являются оседлыми и демонстрируют схожие модели регионального расселения с *M. bechsteinii*.

На проблему несоответствия митохондриальной филогении хозяев и мух-паучниц обращают внимание и японские авторы (Nikoh *et al.*, 2011; рис. 5). Одним из вероятных путей обмена генов между паучницами, собранными в изолированных популяциях хозяев, могло служить использование в качестве прокормителей нетипичных хозяев (Nikoh *et al.*, 2011), что периодически происходит при отсутствии или низком обилии

основного. Так, транспалеарктический вид кровососок *Penicillidia monoceros* в европейской части ареала паразитирует в основном на *Myotis dasycneme*, однако за Уралом нередко встречается и на *Myotis blythii*, *M. petax* и даже *M. sibiricus* (данные автора; М.В. Орлова, личное сообщение) и органично включается в сообщества эктопаразитов, успешно выдерживая конкуренцию с другими паучницами (*Nycteribia quasiocellata*, *Basilisa truncata* и *B. rybini*). Такая лабильность в выборе экологической стратегии позволяет виду занимать более широкий ареал, чем у основного хозяина. Таким образом, несмотря на наличие коэволюционных изменений, филогенетические паттерны у никтерибиид могут отличаться от механизмов, известных для их основных хозяев, что накладывает определенные сложности на изучение филогении группы.

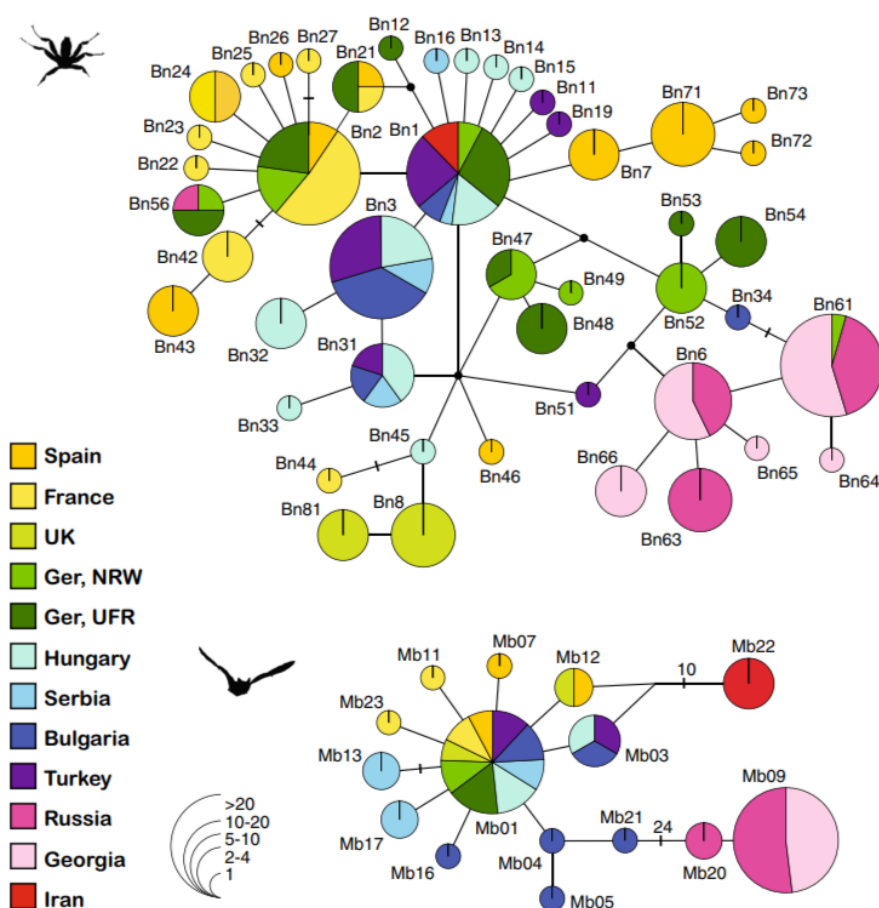


Рис. 4. Минимальное остовное дерево, построенное на основе фрагмента гена цитохромоксидазы-I (470 п.н.): 46 гаплотипов *Basilisa nana* (верхняя часть), и 15 гаплотипов *Myotis bechsteinii*, и локализация предполагаемого центра биоразнообразия (van Schaik *et al.*, 2017)

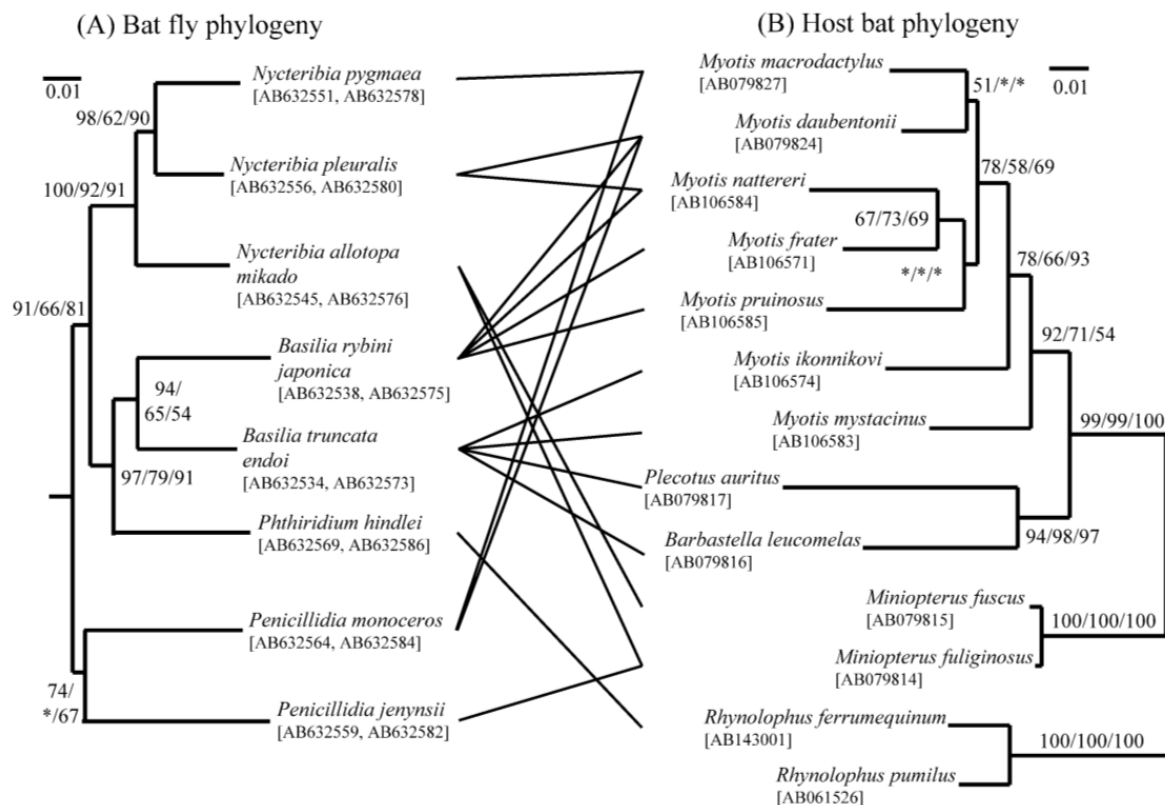


Рис. 5. Филогенетическое дерево мух-паучниц, ассоциированных с летучими мышами Японии, построенное на основе последовательностей митохондриальных генов COI и 16S РНК (Nikoh *et al.*, 2011)

Примечание: в соответствии с последними изменениями таксономического статуса некоторых азиатских видов летучих мышей оригинальные подписи авторов «*Myotis nattereri*» считать *M. bombinus*, «*M. daubentonii*» — *M. petax*, «*M. mystacinus*» — *M. sibiricus*, «*Plecotus auritus*» — *Pl. sacrimontis*, *Barbastella leucomelas* — *B. pacifica*.

1.2. Вклад исследователей в области микробиологии и эпидемиологии в накопление молекулярно-генетических данных

В 2006 году было опубликовано первое сообщение о бактериальных симбионтах мух-кровососок летучих мышей сем. Streblidae (Trowbridge *et al.*, 2006), что впоследствии привело к резкому повышению интереса специалистов в области микробиологии и экологии бактериальных сообществ к группе. В клетках стреблид Нового Света был обнаружен протеобактериальный S-эндосимбионт *Arsenophonus* sp., позднее ставший известным как мутуалист насекомых-гематофагов, страдающих от несбалансированного питания (Perotti *et al.*, 2007; Nováková *et al.*, 2016). Кроме того, стреблиды были заражены энтомопатогенным штаммом *Photorhabdus* sp., в настоящее время использующимся в производстве биоинсектицидов и способным к синтезу токсинов, угнетающих развитие других бактериальных симбионтов насекомых (Williamson, Kaya, 2003).

За два последних десятилетия было проведено и опубликовано значительное количество исследований в этой области. С формальной точки зрения этот процесс привел к выявлению и таксономическому описанию множества симбиотических линий. Что еще более важно, на основе накопленных данных начали выявляться все более интересные закономерности воздействия бактериальных эндосимбионтов на филогению самих насекомых (Нурša, Nováková, 2008). Что касается группы никтерибиид, многие аспекты влияния эндосимбионтов на их биологию соответствуют механизмам, открытым ранее на более популярных таксонах, а некоторые и по сей день остаются неизученными, однако повышение интереса исследователей к этой группе привело к масштабному баркодированию пауциц летучих мышей практически во всех биогеографических районах мира и значительному пополнению молекулярно-генетических баз данных.

Так, в 2012 году были опубликованы последовательности COI, gyrB, groEL, 16S РНК паучниц летучих мышей Японии: *Nycteribia allotopa*, *N. pygmaea*, *N. pleuralis*, *Basilia truncata*, *B. rybini*, *Penicillidia monoceros*, *P. jenynsi* и *Pthiridium hindlei*, а также впервые обнаружена бактерия *Wolbachia* sp. в образцах мух-паучниц летучих мышей (Nosokawa *et al.*, 2012). Этот симбионт характеризуется крайне противоречивым влиянием на биологию хозяина: у некоторых насекомых *Wolbachia* вызывает андроцид и цитоплазматическую несовместимость зараженных и незараженных особей (рис. 6), что приводит к утрате митохондриальной изменчивости внутри популяции (Jiggins, 2003; Sinkins, 2004). Однако последние исследования показывают, что зараженные особи могут получать эволюционные преимущества (Petteri *et al.*, 2022). Так, *Wolbachia* благоприятно влияет на уровень дофамина, тирозина, активность фенолоксидаз и количество пролина в гомогенате целого тела разных стадий развития осы-паразитоида (Черткова и др., 2025). Тем не менее, влияние бактериальных симбионтов на митохондриальную изменчивость хозяев не вызывает сомнений, поэтому в ряде исследований предлагается использовать ядерные маркеры для штрих-кодирования таксонов, способных к заражению *Wolbachia* (Hurst, Jiggins, 2005; Wendt *et al.*, 2022; Gorring, Cognato, 2023).

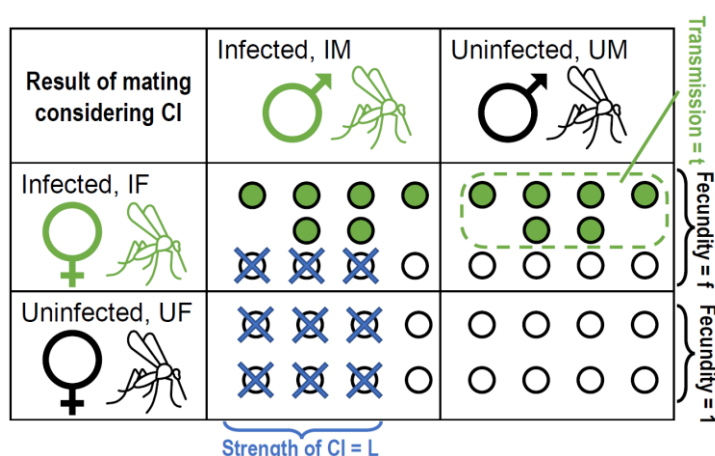


Рис. 6. Результаты спаривания и ключевые параметры размножения при наличии в популяции насекомых особей, заражённых *Wolbachia* (Petteri *et al.*, 2022)

Несмотря на это обстоятельство, ядерные маркеры, использованные ранее для изучения изменчивости никтерибиид, оказывались слишком консервативными для одних видов и, напротив, чересчур вариативными для других, что осложняет их применение с целью видовой идентификации (Verrett *et al.*, 2022). Что же касается филогенетических реконструкций, исследования мадагаскарских летучих мышей с использованием митохондриальных и ядерных маркеров показали их согласованность (Tortosa *et al.*, 2006). Важным аргументом в пользу использования в качестве маркера при баркодинге митохондриального гена цитохромоксидазы-I также являются результаты метаанализа более 2 млн нуклеотидных последовательностей гена COI насекомых, показавшие, что при обнаружении следов присутствия вольбахии методом MLST во всех геномах насекомых использованной для штрих-кодирования библиотеки (BOLD) нарушение COI происходило только в 0,16% случаев (Smith *et al.*, 2012). Авторы указывают, что наличие ДНК вольбахии в геномных экстрактах насекомых не может существенно повлиять на точность результатов анализа библиотеки ДНК-штрихкодов.

Параллельно с публикацией работ по изучению взаимоотношений паучниц с бактериальными симбионтами были возобновлены исследования векторного потенциала мух-паучниц летучих мышей в отношении опасных для человека и животных зоонозных агентов. Одной из первых работ, направленных на обнаружение патогенов в образцах мух-паучниц, показала возможность трансмиссии *Polychromophilus* spp., размножающегося в эритроцитах летучих мышей, никтерибиидами (Gardner, Molyneux, 1988). Позднее была проведена ПЦР-диагностика бартонелл у представителей рода *Cyclopodia* Западной Африки (Billeter *et al.*, 2012). Бартонеллы выявлялись у представителей сем. Nycteribiidae и позднее (Nabeshima *et al.*, 2020; Lee *et al.*, 2021; Han *et al.*, 2022; He *et al.*, 2025; Sanches *et al.*, 2025), однако компетентность данного вектора и способность участия в передаче патогена человеку до сих пор остается недоказанной. Тем не менее, во многих работах

эпидемиологического характера была предпринята попытка идентификации видов членистоногих с помощью митохондриальных маркеров, что также способствовало пополнению молекулярно-генетических баз данных последовательностями COI пауцинов с различных территорий.

1.3. Исследования Nycteribiidae в России и на сопредельных территориях

Первые упоминания о никтерибиидах бывшего СССР встречаются еще в 1927 году в статье о фауне пещер Крыма (Плигинский, 1927). Спустя некоторое время, в 1938 году, появились первые фаунистические данные о никтерибиидах Ленинградской области (Маркова, 1938). В 1957 году Л.И. Волкова опубликовала данные о никтерибиидах Поволжья, охватывающие территории Татарской и Чувашской Республик. В 1969 году К. Hurka представил первые сведения о никтерибиидах Кавказа и Средней Азии, а в 1988 году в диссертации В.Ю. Ильина были приведены данные о паучницах летучих мышей Самарской области. Кроме того, в конце XX века появились новые данные о паучницах Средней Азии и Казахстана: отдельные сведения были опубликованы Т.Н. Досжановым в 1989 году, а более подробный фаунистический список, включающий новые для территории виды — А.Ю. Полкановым и С.Г. Медведевым в 1997 году.

Существенный вклад в изучение фауны паучниц рукокрылых внесла Г.В. Фарафонова. В совместной с Е.Г. Явруяном работе 1989 года она установила видовой состав никтерибиид в Армении, а позднее в соавторстве с С.Г. Медведевым — на Дальнем Востоке (1991). Г.В. Фарафонова описала новые виды никтерибиид рода *Basilina* (1998) и разработала первые определительные ключи для дальневосточных паучниц (1999). Итогом многолетней работы стала систематизация фаунистических находок на территории России в публикации «Review of nycteribiid flies (Diptera: Nycteribiidae) of Russia» (Farafonova, Gornostaev, 2018). Ранее был опубликован чек-лист никтерибиид Европы, где для европейской части России указаны лишь два вида паучниц: *Penicillidia monoceros* и *Nycteribia kolenatii* (Szentiványi *et al.*, 2016), а также появились первые данные о никтерибиидах Монголии и Латвии (Janbauere *et al.*, 2008; Scheffler *et al.*, 2012).

Значительный прогресс в изучении никтерибиид связан с работами М.В. Орловой, охватывающими широкий географический диапазон. Её

исследования посвящены изучению фауны эктопаразитов рукокрылых, включая пауциид, на Урале (Orlova, Orlov, 2010; Orlova *et al.*, 2014), в Южной Сибири (Orlova *et al.*, 2015), на Алтае (Orlova *et al.*, 2017), в Удмуртии (Orlova *et al.*, 2011) и Прибайкалье (Orlova, Kazakov, 2016; Orlova *et al.*, 2016). Кроме того, была проведена ревизия находок эктопаразитов рукокрылых *Myotis petax*, *M. sibiricus*, *M. davidii*, *M. longicaudatus*, *M. macrodactylus*, *M. bombinus*, *M. tschuliensis*, *Plecotus ognevi* и *Murina hilgendorfi*, которым был присвоен таксономический статус вида (Orlova *et al.*, 2014; Orlova *et al.*, 2017; Orlova *et al.*, 2021). В работе «New records of bat flies (Diptera: Nycteribiidae), with an updated checklist of the nycteribiids of Russia» (2021) приведены новые данные о никтерибиидах ряда регионов — Республик Дагестан, Тыва, Бурятия, Башкортостан, Мордовия, Марий Эл, а также Амурской, Красноярской, Челябинской, Новосибирской, Кемеровской, Иркутской, Пермской, Самарской, и Приморского и Краснодарского краёв, а также систематизированы новые находки других авторов во Владимирской области и Республике Саха-Якутия (Pavlov, Vykov, 2020; Захаров и др., 2016).

Через некоторое время после выхода чек-листа были также опубликованы работы, содержащие сведения о распространении и биологии пауциид на территории Центрального (Pavlov, Vykov, 2024), Приволжского (Малявина, Смирнов, 2024), Северо-Западных федеральных округов (Висконтене и др., 2026) и Алтайского края (Viskontene *et al.*, 2025), а также их векторного потенциала в отношении возбудителей трансмиссивных заболеваний (Висконтене, Баева, 2025).

Таким образом, в настоящее время известно обитание в России 21 вида 4 родов никтерибиид, по характеру распространения объединенных в 7 биогеографических комплексов (табл. 1). Однако, несмотря на большой объем исследований, фауна пауциид-паразитов рукокрылых во многих регионах России остается неизученной, а филогенетических исследований группы с использованием молекулярно-генетических методов не проводилось вовсе.

Табл. 1. Находки мух-паучниц на рукокрылых России (Orlova *et al.*, 2021)

Вид/подвид	CR	EUR	CAU	UR	WS	CS	ES	FE
<i>Basilia mongolensis nudior</i> Hurka			+					
<i>B. mongolensis mongolensis</i> Theodor						+		
<i>B. nana</i> Theodor & Moscona		+	+					
<i>B. nattereri</i> (Kolenati)		+		+	+			
<i>B. truncatiformes</i> Farafonova						+		
<i>B. rybini</i> Hurka					+	+	+	+
<i>B. truncata</i> Theodor					+	+	+	+
<i>Nycteribia kolenatii</i> Theodor & Moscona		+		+	+			
<i>N. latreillii</i> (Leach)		+	+					
<i>N. pedicularia</i> Latreille			+		+			
<i>N. schmidlii</i> Schiner	+	+	+					
<i>N. vexata</i> Westwood	+	+	+					
<i>N. allotopa</i> Speiser								+
<i>N. quasiocellata</i> Theodor					+	+	+	+
<i>N. formosana</i> (Karaman)								+
<i>N. pygmaea</i> (Kishida)								+
<i>Penicillidia monoceros</i> Speiser		+	+	+	+	+	+	+
<i>P. conspiqua</i> Speiser		+						
<i>P. dufourii</i> (Westwood)	+	+	+					
<i>P. jenynsii</i> (Westwood)								+
<i>Phthiridium biarticulatum</i> (Hermann)	+							

Сокращения: CR – Крым, EUR – Европейская часть России, CAU – Северный Кавказ, UR – Урал, WS – Западная Сибирь, CS – Центральная Сибирь, ES – Восточная Сибирь, FE – Дальний Восток.

Необходимость молекулярно-генетического скрининга для установления биоразнообразия паучниц показала работа по никтерибиидам Беларуси (Ларченко и др., 2024). В статье авторы обращают внимание на сильное перекрытие морфологических признаков двух видов рода *Nycteribia* по классификации Theodor (1967) и рассматривают находки с промежуточными вариантами развития признаков (см. Введение). В связи с невозможностью идентификации по морфологическим критериям были проведены баркодирование образцов, собранных с территории Беларуси, и анализ митохондриальной филогении *N. kolenatii* и *Penicillidia monoceros* на основании данных авторов и последовательностей, представленных в генетическом банке NCBI. В ходе исследования выявлена генетическая неоднородность представителей вида *N. kolenatii*, которая может свидетельствовать как о неправильной видовой идентификации депонированных в GenBank сиквенсов *N. kolenatii*, так и о присутствии криптических видов среди представителей данной группы. Кроме того, особи из Беларуси, морфологически классифицированные как *N. pedicularia/kolenatii*, принадлежали к одной генетической линии, что свидетельствует о высокой внутривидовой морфологической изменчивости у представителей вида *N. kolenatii* и несостоятельности определительных ключей для этой пары видов.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

2.1. Отлов рукокрылых и сбор эктопаразитов

Для ДНК-баркодирования мух-паучниц, паразитирующих на рукокрылых России и сопредельных территорий, был проведен ряд исследовательских экспедиций, географический диапазон которых охватил 20 субъектов Российской Федерации и 5 субъектов Республики Беларусь (табл. 2, рис. 7). За период с 2011 по 2026 г. автором работы и коллегами, предоставившими значительную часть материала (см. Благодарности), было отловлено и очесано более 500 особей видов рукокрылых родов *Myotis* (основных прокормителей никтерибиид), *Vespertillio*, *Pipistrellus* и *Rhinolophus*. С животных собрано более двух тысяч особей 9 видов мух-паучниц родов *Penicillidia*, *Basilia*, *Nycteribia* и *Phthiridium*. Из них для выделения ДНК было отобрано 133 экземпляра мух-паучниц, собранных с различных видов рукокрылых. Сведения о поимке рукокрылых других видов и их обилии в отловах, структуре сообществ эктопаразитов, показатели инфекации рукокрылых паучницами и прочие данные, не вошедшие в настоящую работу, не раскрыты автором умышленно, так как этим вопросам будут посвящены отдельные публикации.

В период гибернации рукокрылых добывали в искусственных и естественных подземельях, тоннелях и фортификациях. В летний период летучих мышей отлавливали в местах концентрации (в пойменных биотопах, на лесных полянах, на вылете из дневных убежищ) паутинными орнитологическими сетями, которые устанавливали 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. Во избежание контаминации эктопаразитов от разных видов-хозяев, животных рассаживали в индивидуальные мешочки из дышащей ткани, которые выстирывали после каждый раз после использования. Очесывание проводили не позднее двух

часов после поимки. В соответствии с этическими нормами гуманного обращения с животными после очесывания все рукокрылые были выпущены в природу в местах их поимки в удовлетворительном физиологическом состоянии.

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. Мух-паучниц с одного хозяина помещали в индивидуальную пластиковую пробирку с 70%-ным раствором этанола, которую помечали соответствующей маркировкой (место сбора, дата, код экземпляра). Видовую идентификацию проводили по морфологическим признакам, указанным в определителях и таксономических публикациях (Theodor, 1967; Фарафонова, 1999; Sato *et al.*, 2016; Mlynarova *et al.*, 2023).

Табл. 2. Точки отбора проб мух-паучниц в различных субъектах Российской Федерации и Республики Беларусь (в таблице указаны только образцы, взятые для выделения ДНК)

Регион	Точки отбора проб	Координаты	Виды рукокрылых	Виды никтерибид	Кол-во особей
Калининградская область	Форт «Король Фридрих III»	54.7616, 20.5465	<i>Myotis daubentonii</i>	<i>Nycteribia kolenatii</i>	2
Республика Карелия	Пещера Девичья	61.7163, 32.2223	<i>M. daubentonii</i>	<i>N. kolenatii</i>	2
Ленинградская область	Танечкина пещера	60.0123, 32.3125	<i>M. daubentonii</i> <i>M. dasycneme</i>	<i>N. kolenatii</i> <i>Penicillidia monoceros</i>	6 4
	Петровская пещера	60.0544, 32.5952	<i>M. daubentonii</i> <i>M. dasycneme</i>	<i>N. kolenatii</i> <i>P. monoceros</i>	2 8
	Пещера Трехглазка	59.6684, 30.7949	<i>M. daubentonii</i>	<i>N. kolenatii</i>	4
	Пещера Расческа	60.0544, 32.5952	<i>M. daubentonii</i>	<i>N. kolenatii</i>	1
	дер. Васкелово	60.3653, 30.3778	<i>M. daubentonii</i>	<i>N. kolenatii</i>	4
г. Санкт-Петербург	Парк Сергеевка (Петергоф)	59.8919, 29.8378	<i>M. daubentonii</i>	<i>N. kolenatii</i>	2
Вологодская область	Дарвинский заповедник	58.5707, 37.5547	<i>M. daubentonii</i>	<i>N. kolenatii</i>	3
Тверская область	Ледяная пещера дер. Подмошье	56.5819, 34.9982	<i>M. daubentonii</i>	<i>N. kolenatii</i>	1
		58.0932, 33.9678	<i>M. dasycneme</i>	<i>P. monoceros</i>	1
Калужская область	дер. Дешовки	54.0473,	<i>M. daubentonii</i>	<i>N. kolenatii</i>	1

Регион	Точки отбора проб	Координаты	Виды рукокрылых	Виды никтерибид	Кол-во особей
Владимирская область	пос. Галкино	35.8528 54.6987, 35.8276	<i>M. daubentonii</i>	<i>N. kolenatii</i>	1
	пос. Алешино	56.2512, 41.5954	<i>M. daubentonii</i>	<i>N. kolenatii</i>	2
	НП «Смольный»	54.7451, 45.5033	<i>M. daubentonii</i>	<i>N. kolenatii</i>	2
	Сурское водохранилище	52.9646, 45.3514	<i>Pipistrellus nathusii</i>	<i>N. kolenatii</i>	2
Самарская область	шtolья Попова	53.4240,	<i>M. daubentonii</i>	<i>N. kolenatii</i>	2
		50.0073	<i>M. dasycneme</i>	<i>P. monoceros</i>	2
			<i>M. nattereri</i>	<i>Basilia natterrii</i>	2
Республика Дагестан	зак. «Янги-юртовский»	43.3291, 46.9459	<i>M. daubentonii</i> <i>M. mystacinus</i>	<i>N. kolenatii</i> <i>B. mongolensis nudior</i>	1 1
	дер. Нечаевка	43.3021, 47.2854	<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	<i>Phthiridium biarticulatum</i>	1
	Какашуринский лес	42.6993, 47.6123	<i>M. davidii</i>	<i>B. mongolensis nudior</i>	1
Свердловская область	Аракаевская пещера	56.4619, 59.2535	<i>M. dasycneme</i>	<i>P. monoceros</i>	1
	Смолинская пещера	56.4295, 61.6116	<i>M. dasycneme</i>	<i>P. monoceros</i>	1
	г. Тюмень	57.1622, 65.6198	<i>M. dasycneme</i>	<i>P. monoceros</i>	1
	Лукашино (биостанция)	57.3126, 64.9845	<i>M. dasycneme</i>	<i>P. monoceros</i>	1
Новосибирская область	Барсуковская пещера	54.3711, 83.9597	<i>M. petax</i> <i>M. dasycneme</i> <i>M. sibiricus</i>	<i>B. rybini</i> <i>N. quasiocellata</i> <i>N. kolenatii</i>	1 2 1
			<i>M. sibiricus</i>	<i>B. rybini</i>	1
				<i>B. truncata</i>	7
Алтайский край	НП «Салаир»	53.5652, 86.1272	<i>M. ikonnikovi</i> <i>M. petax</i> <i>M. blythii</i>	<i>B. truncata</i> <i>N. quasiocellata</i> <i>P. monoceros</i>	1 2 1
		51.1685, 83.0374			
		51.1852, 83.0669	<i>M. petax</i>	<i>B. rybini</i>	1
Кемеровская область	Пещеры Большая Гавриловская,	54.2577, 85.8586	<i>M. petax</i> <i>M. sibiricus</i>	<i>N. quasiocellata</i> <i>B. truncata</i>	1 1
	Малая Гавриловская	54.2612, 85.8686	<i>M. petax</i>	<i>B. rybini</i> <i>N. quasiocellata</i>	1 1
	Катунский заповедник	49.9938, 85.8295	<i>M. petax</i>	<i>N. quasiocellata</i>	2
Республика Саха-Якутия	Заповедник «Усть-Буотама»	49.9935, 85.8295	<i>M. petax</i>	<i>B. rybini</i> <i>N. quasiocellata</i>	1 1
Приморский край	пос. Барабаш	43.1963, 131.4793	<i>Myotis macrodactylus</i>	<i>B. truncata</i>	1
	г. Владивосток	43.1739, 131.9533	<i>Vespertilio sinensis</i>	<i>N. formosana</i>	1
	пос. Бельцово	44.8277, 133.5693	<i>M. petax</i>	<i>B. rybini</i>	1
	пещ. Никиширо-1	44.1728, 145.9472	<i>Myotis macrodactylus</i>	<i>P. monoceros</i>	2

Регион	Точки отбора проб	Координаты	Виды рукокрылых	Виды никтерибид	Кол-во особей
Гродненская область	дер. Калеты	53.9118, 23.6285	<i>M. daubentonii</i>	<i>N. kolenatii</i>	1
Минская область	зак. «Старо-бинский	52.7252, 27.5046	<i>M. daubentonii</i>	<i>N. kolenatii</i>	2
Витебская область	о. Жодень	55.6574, 29.5848	<i>M. daubentonii</i>	<i>N. kolenatii</i>	1
	о. Черново	55.5689, 29.8650	<i>M. daubentonii</i>	<i>N. kolenatii</i>	1
Брестская область	НП «Беловеж-ская пуца»	52.6288, 23.8559	<i>M. daubentonii</i>	<i>N. kolenatii</i>	2
Гомельская область	дер. Кармановка	54.0745, 29.4992	<i>M. daubentonii</i>	<i>N. kolenatii</i>	2

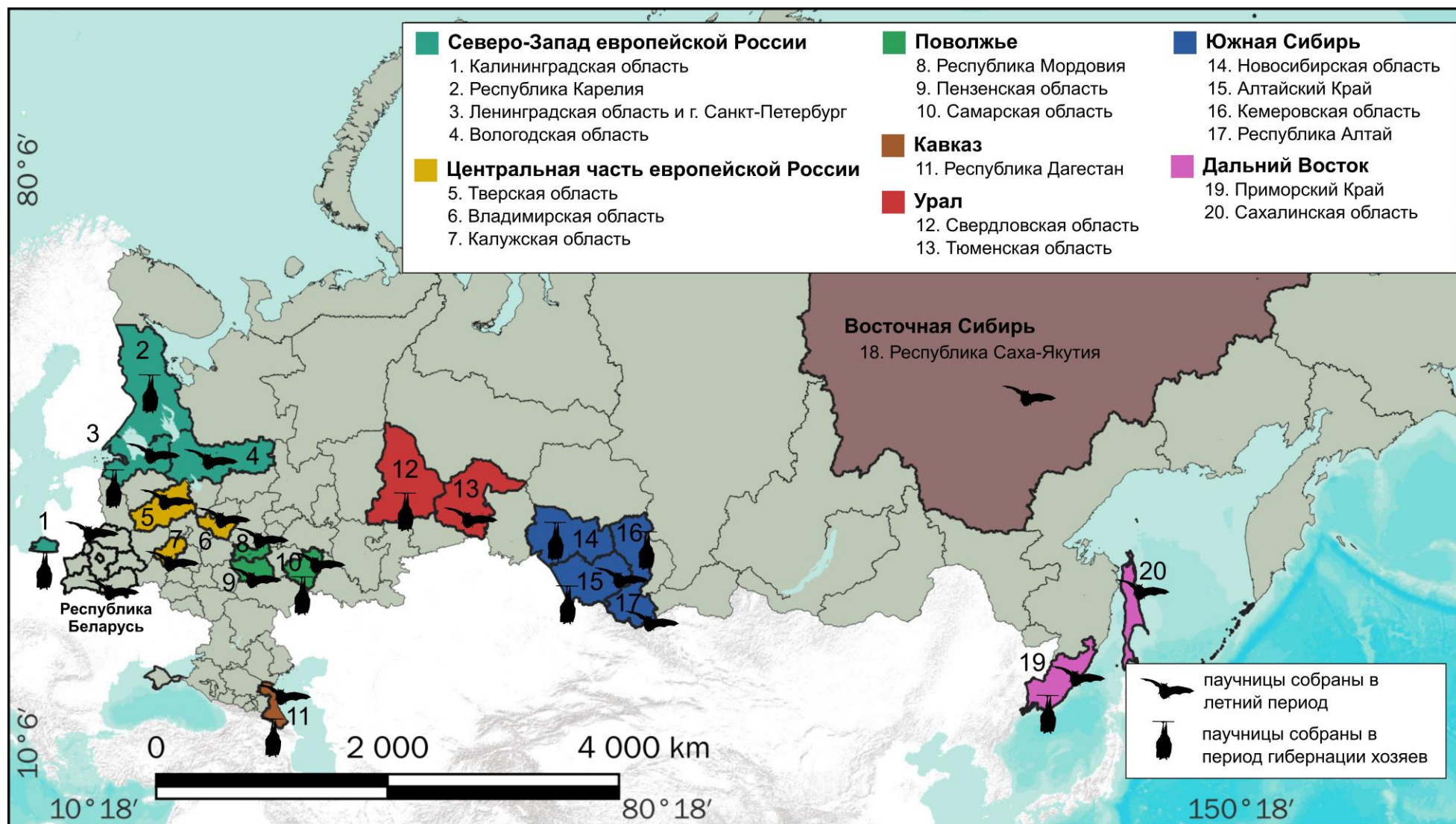


Рис. 7. Карта субъектов Российской Федерации, в которых производился сбор эктопаразитов для баркодирования мух-паучниц, паразитирующих на рукокрылых России (в Республике Беларусь пробы отобраны во всех 6 регионах, подробнее см. табл. 2)

2.2. Пробоподготовка и выделение ДНК

ДНК выделяли из мышечных тканей конечностей членистоногих, предварительно измельчив их с помощью скальпеля и мягкой пластиковой ступки и высушив от остатков спирта в течение ночи. Для выделения использовали модифицированный СТАВ-метод, рекомендованный для работы с образцами, загрязненными хитином или другими полисахаридами (Moeller *et al.*, 1992; Reineke *et al.*, 1998). Выделение проводили по следующему протоколу:

1. На 100 мл готового СТАВ-буфера смешать навески 0.1М Трис – 1.21 г, 1.4М NaCl – 8.19 г, 20mM EDTA – 0.744 г, 2% СТАВ – 2 г, долить H₂O до 100 мл, довести pH до 8.0 с помощью добавления HCl.
2. К предварительно измельченному и просушенному образцу добавить 500 мкл СТАВ-буфера и 1-10 мкл протеиназы-K (20 мг/мл), инкубировать в термостате 4–24 ч при 56 °C.
3. Добавить равный объем хлороформа, интенсивно перемешать в вортексе в течение 5 мин и затем центрифугировать на максимальных оборотах 7 мин. Обрезанным носиком перенести верхнюю фазу в чистую пробирку.
4. Добавить двойной объем ледяного (–20 °C) 96% этанола, центрифугировать в охлаждающей центрифуге в течение 20 мин на максимальных оборотах.
5. Слить спирт, добавить 500 мкл ледяного 70% этанола и интенсивно перемешать в вортексе течение 10 мин, центрифугировать в охлаждающей центрифуге в течение 20 мин на максимальных оборотах.
6. Слить спирт, высушить в течение 3–4 ч, добавить 50 мкл ddH₂O, перемешать в вортексе, хранить в морозильной камере.

2.3. Полимеразная цепная реакция, электрофорез продуктов ПЦР

В качестве маркерного региона выбран фрагмент митохондриального гена субъединицы I цитохром с-оксидазы (mtCOI), фланкированного универсальными олигонуклеотидными праймерами LCO1490 и HCO2198 состава 5' GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG 3' и 5' ТАААСТТСАГГГТГАССАААААТСА 3' соответственно (Folmer *et al.*, 1994). Полимеразную цепную реакцию проводили по следующему протоколу:

1. На одну пробу ДНК в пробирку внести deH₂O – 14 мкл, ×10 буфер B1 – 2.5 мкл, MgCl₂ 2.5 mM – 0.5 мкл, BSA 1.7 – 2 мкл, dNTP 2mM – 2 мкл, праймеры прямой и обратный 0.1 mM – по 1 мкл, Taq-полимераза – 0.1 мкл. При увеличении количества проб пропорционально увеличить количество реагентов.

2. Смесь по 23 мкл поместить в заранее подписанные пробирки объемом 500 мкл. В каждую пробирку добавить по 2 мкл образца ДНК, встряхнуть, центрифугировать «точечно» 5-10 секунд до полного оседания капель на дно пробирки.

3. Пробирки равномерно разместить в конфорках амплификатора. Запрограммировать и амплифицировать в соответствии с заранее подобранным режимом:

95 °C	120 с	активация полимеразы	
95 °C – 50 °C – 72 °C	30 с – 30 с – 45 с	денатурация – отжиг	15 циклов
		праймеров – элонгация	
95 °C – 55 °C – 72 °C	30 с – 30 с – 45 с	денатурация – отжиг	35 циклов
		праймеров – элонгация	
72 °C	300–600 с	финальная элонгация	
4 °C		заключительная выдержка	

4. При необходимости хранения продукты ПЦР поместить в морозильную камеру (–20 °C).

Электрофоретическое разделение продуктов ПЦР проводили в 6% полиакриламидном геле по стандартной методике (Цит. по: Титов, Ермаков, 2013):

1. Собрать сэндвич-блок из стекол: большое и малое стекла скрепить через спейсер с помощью специальных зажимов. Сэндвич-блок снизу герметизировать, закрепив его в специальный заливочный столик. Подобрать гребенку для формирования лунок.

2. В пробирку для приготовления геля поочередно добавить ×5 буфер TBE, ПААГ (смесь акриламида и бис-акриламида 29:1), 40% раствор PSA (персульфат аммония), дистиллированную H₂O. Полученную смесь перемешать, не допуская образования пузырей. Добавить TEMED (тетраметилэтилендиамин) и снова аккуратно перемешать.

3. Быстро залить полученную смесь в сэндвич-блок, не допуская образования пузырьков, до уровня вырезки или края короткого стекла. Вставить гребенку, не допуская образования пузырьков. Оставить гель на 20-40 мин для полимеризации.

4. После застывания смыть следы геля с наружной поверхности стекол дистиллированной водой, смочить ×1 буфером TBE и аккуратно извлечь гребенку. Остатки геля удалить из лунок, промывая их буфером. Собрать форезную камеру, закрепив сэндвич-блоки зажимами на форезной рамке. Залить внутреннюю и внешнюю камеры ×1 буфером TBE. Накрыть камеру крышкой с контактами, соблюдая полярность, включить электрический ток (90-120 В). Провести предфорез в течение 30-40 мин.

5. В планшет для образцов фрагментов ДНК в лунки поместить по 1 мкл форезной краски (глицериновый раствор смеси красителей бромфенолового синего и ксиленцианола). В каждую лунку планшета с краской добавить по 4 мкл амплификата.

6. Согласно росписи в лабораторном журнале образцы фрагментов ДНК с краской нанести на гель (каждый в отдельную лунку) специальным

листовидным наконечником. В одну из лунок геля поместить маркер, проводить электрофорез на 120-220 В в течение 40-60 мин.

7. Слить буфер из внутренней форезной камеры, разобрать сэндвич-блок; гель, оставшийся на одном из стекол, промыть дистиллированной водой и поместить на 2-3 мин в кювету с раствором бромистого этидия для окраски.

8. После необходимой экспозиции гель на стекле извлечь из красящего раствора, осторожно промыть дистиллированной водой и перенести на экран трансиллюминатора. Включить УФ-свет, наблюдать появление в геле светящихся полосок.

9. Обвести силуэты полосок на стекле маркером, вырезать полоски геля с помощью скальпеля и поместить в индивидуальные пластиковые пробирки. Размельчить с помощью пластиковой ступки.

10. Произвести элюирование ДНК из полиакриламидного геля. Для этого добавить к каждой пробе по 400 мкл раствора для элюирования и инкубировать при 55 °С в течение суток. Обрезанным носиком перенести верхнюю фазу в чистую пробирку. Повторить этапы 4-6 выделения ДНК (см. раздел 2.2).

Полученные фрагменты ДНК были переданы для секвенирования зав. каф. «Зоология и экология» ПГУ, Титову С.В. Секвенирование по Сэнгеру проведено на базе генетического анализатора ABI 3500 (Applied Biosystems, США).

2.4. Статистическая обработка данных

Хроматограммы сиквенсов обрабатывали в программе Chromas. Выравнивание и редактирование последовательностей гена COI выполняли в MEGA 12.0. Полученные последовательности будут депонированы в генетический банк NCBI под индивидуальными номерами. Внутри- и межвидовые генетические *p*-дистанции рассчитывали в MEGA 12.0 (бутстреп – 300 репликаций) (Kumar *et al.*, 2024). Для сравнительного анализа внутри- и межвидовой изменчивости COI у представителей сем. Nycteribiidae использовали участки мтДНК представителей родов *Nycteribia*, *Basilia*, *Penicillidia* и *Phthiridium* из базы данных NCBI (см. Приложение, табл. 1). Оценку полиморфизма гена, построение матриц гаплотипов и вычисление индексов нейтральности для видов производили в DNAsp (Rozas *et al.*, 2003).

Филогенетическая реконструкция построена методом максимального правдоподобия (ML), в качестве внешней группы выбраны нуклеотидные последовательности COI представителей сем. Hippoboscidae *Lipoptena cervi* (KR362298) и *Strebla guajiro* (MH282180) в программе IQTree (Wong *et al.*, 2026). Бутстреп-поддержки рассчитывали на основании 1000 репликаций, клады считали поддержанными при значениях критериев поддержки Байеса не менее 0.9, бутстреп – не менее 85%, и SH-aLRT – не менее 70. Тестирование моделей эволюции последовательностей и выбор оптимальной модели производили по наименьшим критериям AIC и BIC. Сети гаплотипического разнообразия построены с помощью программного обеспечения PopArt, используя нуклеотидные последовательности длиной не менее 421 bp (Leight, Bryant, 2015). Для сравнения гаплотипического разнообразия в выборках разного размера использовали метод разрежения выборки, основанный на логарифмической гамма-функции для вычисления комбинаторных членов (Adrain *et al.*, 2000). Статистическую обработку выполняли в программном обеспечении Past 4.17.

ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

3.1 Оценка внутри- и межвидовой изменчивости гена цитохромоксидазы-I у представителей сем. Nycteribiidae

3.1.1 *Basilia ferrisi* Schuurmans Stekhoven, 1931

В исследованных последовательностях гена цитохромоксидазы-I присутствует 11 полиморфных сайтов (рис. 8). Наиболее часто в популяции представителей *B. ferrisi* из Панамы встречался гаплотип 2 (Hap_2).

```
00112233444
89370306027
22650517342
Hap_1  CACCCCCCCTC N = 4
Hap_2  TGTTTTTTTCT N = 13
```

Рис. 8. Матрица гаплотипов панамской популяции *B. ferrisi* по гену цитохромоксидазы-I

3.1.2 *Basilia juquiensis* Guimarães, 1946

Наиболее часто в популяции представителей *B. juquiensis* из Бразилии встречались гаплотипы 1 и 11 (Hap_1, Hap_11). В исследованных последовательностях гена цитохромоксидазы-I присутствует 18 полиморфных сайтов (рис. 9).

```
122222333344555666
634489256636147112
490574496771008783
Hap_1  TACCTACCGCTACGTTCT N = 7
Hap_2  .....T..... N = 1
Hap_3  .....G...T.G..... N = 2
Hap_4  .....G...T.G....T. N = 1
Hap_5  .....G.....G..... N = 2
Hap_6  .....G..A..G..... N = 1
Hap_7  .....G..... N = 1
Hap_8  .....GT..... N = 4
Hap_9  ....CG..... N = 2
Hap_10 C...CG.....C... N = 1
Hap_11 ..T..G..... N = 9
Hap_12 .G...G....A.T..C.C N = 2
Hap_13 .G...G.....TA.C.C N = 1
Hap_14 .G.T.G....A.T..C.C N = 1
Hap_15 .G...G....A.T....C N = 1
```

Рис. 9. Матрица гаплотипов бразильской популяции *B. juquiensis* по гену цитохромоксидазы-I

По отношению к исходному гаплотипу наиболее вариабельными оказались Нар_12, Нар_13, Нар_14, отличающиеся от него на 6, 6 и 7 позиций соответственно.

3.1.3 *Basilina nana* Theodor, 1954

Анализ последовательностей гена цитохромоксидазы-I выявил 48 уникальных гаплотипов, характеризующихся довольно низкой частотой (1–2%) (рис. 10). Обнаружено 40 полиморфных сайтов, однако гаплотипы чаще отличаются от исходного на 1-2 замены.

	00111111222222222222222233333333444444	
	490235681224555667788899022447788122234	
	635056633250256471325917137080547403667	
Нар_1	ТТТААТСАТТТСТГАСТСГСААГСТТТТСТАСААТААТАГ	N = 2
Нар_2	.С.....	N = 2
Нар_3	С..	N = 2
Нар_4	С.....Т.....	N = 2
Нар_5	С.....	N = 1
Нар_6	А.Т.....А	N = 1
Нар_7	С.....	N = 1
Нар_8	С.....А.....	N = 1
Нар_9	А.....	N = 1
Нар_10	С.....	N = 1
Нар_11	С.....	N = 1
Нар_12	..С.....	N = 1
Нар_13	.С.....А.....	N = 1
Нар_14	С.....	N = 1
Нар_15	.С.....С.....	N = 1
Нар_16	.С.....С.....	N = 1
Нар_17	.С.....Т.....	N = 1
Нар_18	.С..G.....	N = 1
Нар_19	.С.....Т.....	N = 1
Нар_20	.С.....GG.....	N = 1
Нар_21	С.А	N = 1
Нар_22	С..С..	N = 1
Нар_23	А.....С.А	N = 1
Нар_24	С.А.....Т.....	N = 1
Нар_25	.С.....А.....	N = 2
Нар_26	.С.G.....А.....	N = 1
Нар_27	.С.....А.....G.....А	N = 1

Нар_28	A.....A	N = 1
Нар_29	G.....A	N = 1
Нар_30	C.....A	N = 2
Нар_31	C.....G.....A	N = 1
Нар_32	C.....T.....A	N = 1
Нар_33	T.....A	N = 1
Нар_34	C.....T.....	N = 1
Нар_35	C.....T...C.....	N = 1
Нар_36	C.....T.....A.....	N = 1
Нар_37	.C.....G.....T.....	N = 1
Нар_38	C.....A.....T.....	N = 1
Нар_39	C.....T.....G...	N = 1
Нар_40	C.....A.....T.....G.....	N = 1
Нар_41	C.....TC.....	N = 1
Нар_42	C.....A.....T.....	N = 1
Нар_43	C.....G.	N = 1
Нар_44	T.....C.....G.	N = 1
Нар_45	T.....C.....G.	N = 1
Нар_46	A.T.....	N = 1
Нар_47	.C.....G.....	N = 1
Нар_48	T.....A.....T...T.....T...G...A	N = 2

Рис. 10. Матрица гаплотипов популяции *B. nana* по гену цитохромоксидазы-I

3.1.4 *Basilia rybini* Hürka, 1969

Обнаружено 16 полиморфных сайтов. Среди исследованных последовательностей выявлено 5 уникальных гаплотипов (Россия, Алтай и Южная Сибирь), отличающихся от исходного Нар_1 (Япония) на 8 позиций (рис. 12).

	1122223455555555	
	6801344100113348	
	9124273356682411	
Нар_1	GTTCGATCGTATTTT	N = 1
Нар_2	T.AGGACGA.	N = 1
Нар_3	ACC..C.C....C..A	N = 1
Нар_4	A.C..C.....C...	N = 2
Нар_5	A.CAGC.....C...	N = 1

Рис. 12. Матрица гаплотипов *B. rybini* по гену цитохромоксидазы-I

3.1.5 *Basilia truncata* Theodor, 1966

Среди исследованных последовательностей выявлено 5 уникальных гаплотипов (Япония; Россия, Алтай и Сибирь), отличающихся от исходного

Нар_1 (Россия, Дальний Восток) на 8 позиций (рис. 12). Обнаружено 8 полиморфных сайтов.

```

22333444
22447129
09373013
Нар_1  TGTCCGCG N = 2
Нар_2  .....A N = 6
Нар_3  .АСТТ.ТА N = 6
Нар_4  .АСТТАТА N = 1
Нар_5  САСТТ.ТА N = 1

```

Рис. 13. Матрица гаплотипов *B. truncata* по гену цитохромоксидазы-I

3.1.6 *Nycteribia allotopa* Speiser, 1901

Анализ последовательностей гена цитохромоксидазы-I выявил 23 уникальных гаплотипа. Наиболее часто в популяции представителей *N. allotopa* из Японии встречался гаплотип 1 (Нар_1) (рис. 14). Обнаружено 19 полиморфных сайтов, однако гаплотипы чаще отличаются от исходного на 3-5 замены.

```

0122222233333455666
8023778801344716124
7716293738647389707
Нар_1  GTTCCCCCGGCTTTATCT N = 6
Нар_2  ..C.ТТ.Т.....А...Т. N = 3
Нар_3  ...ТТ...А.....А.... N = 2
Нар_4  ...ТТ.....А.... N = 2
Нар_5  .С..Т..... N = 2
Нар_6  ...ТТ..... N = 3
Нар_7  ..C.ТТ.....А...Т. N = 1
Нар_8  ....Т..... N = 1
Нар_9  А..... N = 1
Нар_10 .С..Т.....Т..... N = 1
Нар_11 .....Т... N = 1
Нар_12 ...ТТ.....С.. N = 1
Нар_13 .....А..... N = 1
Нар_14 ...Т..... N = 1
Нар_15 ..C.ТТ.Т.....А...ТC N = 1
Нар_16 ...ТТ...А....А.... N = 1
Нар_17 ...ТТ.Т.....А.... N = 1
Нар_18 .....Т. N = 1
Нар_19 .....Т.....Т... N = 1
Нар_20 ..С..... N = 1

```

Рис. 14. Матрица гаплотипов японской популяции *N. allotopa* по гену цитохромоксидазы-I

Анализ последовательностей гена цитохромоксидазы-I выявил 25 уникальных гаплотипов трех генетических линий (Нар_1–Нар_18, Нар_19–Нар_21, Нар_21–Нар_25). Все последовательности, полученные от никтерибиид России и Беларуси принадлежали к первой гаплотипической линии. Обнаружено 85 полиморфных сайтов (рис. 15).

Рис. 15. Матрица гаплотипов *N. kolenatii* по гену цитохромоксидазы-I

	366
	323
	584
Hap_1	GAT N = 4
Hap 2	.GC N = 1

Рис. 16. Матрица гаплотипов японской популяции *N. pleuralis* по гену COI

Среди исследованных последовательностей выявлено 2 уникальных гаплотипа (рис. 17). Обнаружено 2 полиморфных сайта.

	45
	35
	36
Hap_1	GA N = 1
Hap_2	AT N = 4

Рис. 17. Матрица гаплотипов японской популяции *N. rugosa* по гену COI

Среди исследованных последовательностей выявлено 5 уникальных гаплотипов (рис. 18). Обнаружено 43 полиморфных сайта. Наиболее вариабельным по отношению к исходному (Россия, Алтай) оказался гаплотип 2 (Россия, Южная Сибирь).

```

00000011111122222222223333333333333333444444
3347782347992356669999011113334457899123566
2811805163487080690346501475891405325687217
Hap_1 TATTGTCTTATTTCTTAAATCTTCTAATTCTTTGATTAATTAA N = 2
Hap_2 CGAC.ATCCTCCCATATCTAAACTAGTCCTACCACCATTC.TT N = 1
Hap_3 ...A..... N = 1
Hap_4 .....C.. N = 1
Hap_5 ....A..... N = 1

```

Рис. 18. Матрица гаплотипов *N. quasiocellata* по гену COI

Анализ последовательностей гена цитохромоксидазы-I выявил 24 уникальных гаплотипа, принадлежащих к двум различным подвидам (*N. schmidlii schmidlii* – Нар_2, Нар_4–Нар_24; *N. schmidlii scotti* – Нар_1, Нар_3). Обнаружено 46 полиморфных сайтов (рис. 19).

```

22222222233333333333333334444444444555555555666
356677889001113344466781122336689112455667011
896814797147895703647320214360957489767384409
Hap_1  TTTATTTAGCAGCAGACTTTTTAGTAAGCTCCCTTTAATGATACT N = 3
Hap_2  ..C.A....A...T.TT..A.CT....AT.T.....T...TA.TA N = 20
Hap_3  .....G.....AT..... N = 1

```

Нар_4	A....ACT.T..T..TTA.A.AT..TTAT...TA.ATT...ATT.	N = 1
Нар_5	..C.A....A...T.TT..A.СТ....AT.T.....T..ATA.TA	N = 1
Нар_6	..C.A....A.A.T.TT..A.СТ....AT.T.....T...TA.TA	N = 1
Нар_7	..C.A....A...T.TT..A.AT....AT.T.....T...TA.TA	N = 3
Нар_8	..C.A....A...T.TT..A.СТ....AT.T...C.T...TA.TA	N = 3
Нар_9	..C.A....A...T.TT..A.СТ....AT.TT....T...TA.TA	N = 1
Нар_10	..C.A....A...T.TT..A.ATA...AT.T.....T...TA.TA	N = 1
Нар_11	..C.A....A...T.TT..A.СТ....ATCT.....T...TA.TA	N = 1
Нар_12	..C.A....A...T.TT..A..T....AT.T.....T...TA.TA	N = 1
Нар_13	..CTA....A...T.TT..A.СТ....AT.T.....T...TA.TA	N = 1
Нар_14	..C.A....A...T.TT..A.СТ....AT.....T...TA.TA	N = 1
Нар_15	..C.A....A...T.TT.CA.СТ....AT.T.....T...TA.TA	N = 1
Нар_16	..C.A....A...T.TT..A.СТ.C..AT.T.....T...TA.TA	N = 1
Нар_17	..C.G....A...T.TT..A.СТ....AT.T.....T...TA.TA	N = 1
Нар_18	.CC.A....A...T.TT..A.СТ....AT.T.....T...TA.TA	N = 1
Нар_19	..C.A....A...TATT..A.СТ....AT.T.....T...TA.TA	N = 1
Нар_20	..C.A....A...T.TT.CA.AT....AT.T.....T...TA.TA	N = 1
Нар_21	..C.A....A...T.TT..A.СТ....AT.T.....T.C.TA.TA	N = 1
Нар_22	..C.A...AA...T.TT..A.СТА...AT.T...C.T...TA.TA	N = 1
Нар_23	..C.A....A...TT.TT..A.СТ....AT.T.....T...TA.TA	N = 1
Нар_24	..C.A....A...T.TT..ACCT....AT.T.....T...TA.TA	N = 1

Рис. 19. Матрица гаплотипов *N. schmidlii* по гену COI

3.1.13 *Nycteribia stylidiopsis* Theodor, 1966

Среди исследованных последовательностей выявлено 8 уникальных гаплотипов (рис. 20). Обнаружено 17 полиморфных сайтов. Наиболее вариабельным по отношению к исходному Нар_1 оказался гаплотип 2, отличающийся от него на 14 позиций.

	22223333344456666	
	68891245716901124	
	26780209389383686	
Нар_1	ATTATTCAACCGTCAT	N = 1
Нар_2	..CGCATGGTTATCT.C	N = 1
Нар_3	T..T....T..	N = 8
Нар_4	G.....T..T....T..	N = 1
Нар_5	T..T.A..T..	N = 1
Нар_6	T..T.AT.T..	N = 2
Нар_7	T..TT...T..	N = 2
Нар_8	.CC..ATGGTTATCTG.	N = 1

Рис. 20. Матрица гаплотипов *N. stylidiopsis* по гену COI

3.1.14 *Penicillidia conspicua* Speiser, 1901

Обнаружено 13 полиморфных сайтов. Среди исследованных последовательностей выявлено 16 уникальных гаплотипов, отличающихся от исходного *Нар_1* в среднем на 1–2 позиции (рис. 21). Наиболее многочисленны гаплотипы 1 и 2.

	0112222344455	
	8340168202304	
	5082726661984	
<i>Нар_1</i>	TGTAGACGTAAAT	N = 6
<i>Нар_2</i>	A.....	N = 8
<i>Нар_3</i>	A....G...	N = 1
<i>Нар_4</i>	A....G..	N = 1
<i>Нар_5</i>	A...C....	N = 1
<i>Нар_6</i>	G.	N = 1
<i>Нар_7</i>	.A.TA.....	N = 2
<i>Нар_8</i>	.A..A.....	N = 2
<i>Нар_9</i>	.A..A..A....	N = 1
<i>Нар_10</i>	T.....A	N = 1
<i>Нар_11</i>	AG.....	N = 1
<i>Нар_12</i>	..C.A.....G.	N = 1
<i>Нар_13</i>	GA	N = 1
<i>Нар_14</i>	C.....	N = 1
<i>Нар_15</i>	..C...T.....	N = 1
<i>Нар_16</i>	T.....	N = 1

Рис. 21. Матрица гаплотипов *P. conspicua* по гену COI

3.1.15 *Penicillidia dufouri* Westwood, 1834

Обнаружено 24 полиморфных сайта. Среди исследованных последовательностей выявлено 5 уникальных гаплотипа, наиболее вариабельным из которых оказался гаплотип 5 (рис. 22).

	00022222233333444455556	
	458367788011445135803780	
	352821426303392061409717	
<i>Нар_1</i>	TCCAGTTCCTCCTCTGAACCCATC	N = 3
<i>Нар_2</i>	T.....	N = 1
<i>Нар_3</i>	C.....	N = 1
<i>Нар_4</i>	T....T...	N = 1
<i>Нар_5</i>	ATTТА.ААТСТТСТС..СТТТГСТ	N = 2

Рис. 22. Матрица гаплотипов *P. dufouri* по гену COI

3.1.16 *Penicillidia fulvida* Westwood, 1834

Среди исследованных последовательностей выявлено 12 уникальных гаплотипов, наиболее вариабельным из которых оказался гаплотип 2, отличающийся от исходного на 36 позиций (рис. 23). Обнаружено 42 полиморфных сайта.

	0111122222333333333333444444444445555555556	
	503783577990012334456990112236667880333335780	
	509278917282405470691176251760692475235683807	
Нар_1	АТТТСТТТАТТТАСАААТАТАТТТАТААТТАААТАТТСТТАТТАТ	N = 35
Нар_2	СААСТС.АТСССТТТ.Т.САСАССТАТТ...ТТС..СТАСТ.ССА	N = 2
Нар_3	C...	N = 11
Нар_4	Т.....G...G.....	N = 1
Нар_5	Т.....	N = 1
Нар_6	Т.....C...	N = 1
Нар_7	C.....	N = 1
Нар_8	C.....	N = 1
Нар_9	А.....	N = 1
Нар_10	А.....	N = 6
Нар_11	С.....	N = 1
Нар_12	С.....	N = 1

Рис. 23. Матрица гаплотипов *P. fulvida* по гену цитохромоксидазы-I

3.1.17 *Penicillidia jenynsii* Westwood, 1834

Среди исследованных последовательностей выявлено 5 уникальных гаплотипов (рис. 24). Обнаружено 17 полиморфных сайтов. Наиболее вариабельным по отношению к исходному Нар_1 оказался гаплотип 2, отличающийся от него на 14 позиций.

	011223334566	
	700374459604	
	369510326516	
Нар_1	GCGCATGCAGCT	N = 2
Нар_2	А.....	N = 1
Нар_3	А..ТТ.АТ..Т.	N = 1
Нар_4	Т..Т....	N = 1
Нар_5	АТА.ТСАТГАТС	N = 2

Рис. 24. Матрица гаплотипов *P. jenynsii* по гену COI

3.1.18 *Penicillidia leptothrinax* Speiser, 1908

Обнаружено 14 полиморфных сайтов. Среди исследованных последовательностей выявлено 14 уникальных гаплотипов, отличающихся от исходного Нар_1 в среднем на 2–4 позиции (рис. 25).

	01222223334556	
	70037780471560	
	93851762035624	
Нар_1	АСАСТТТСТТGTCT	N = 1
Нар_2	С...А...	N = 3
Нар_3	...Т..С...А.Т.	N = 1
Нар_4	Т.....С...А...	N = 2
Нар_5	.Т.ТА.СТС.А...	N = 1
Нар_6	СС...АА..	N = 1
Нар_7	С..СА...	N = 1
Нар_8	.Т.....С.....	N = 1
Нар_9	С.....	N = 1
Нар_10	С..С.....	N = 1
Нар_11	...Т..С...А...	N = 1
Нар_12	С..СА..С	N = 1
Нар_13	С...А.Т.	N = 1
Нар_14	..G...С.....	N = 1

Рис. 25. Матрица гаплотипов *P. leptothrinax* по гену COI

3.1.19 *Penicillidia monoceros* Speiser, 1900

Обнаружено 15 полиморфных сайтов. Среди исследованных последовательностей выявлено 5 уникальных гаплотипов, наиболее вариабельным из которых оказался Нар_5 (рис. 26).

	000000000011111	
	344677888802336	
	869708025865030	
Нар_1	ААААAGСТТАТGАТА	N = 23
Нар_2	.G.....Т.....	N = 5
Нар_3	.G...Т...Т.....	N = 1
Нар_4	А...	N = 1
Нар_5	Т.ТTG.АСА.С.ТCG	N = 1

Рис. 26. Матрица гаплотипов *P. monoceros* по гену COI

3.1.20 *Phthiridium biarticulatum* Hermann, 1804

Обнаружено 12 полиморфных сайтов. Среди исследованных последовательностей выявлено 9 уникальных гаплотипов, отличающихся от исходного Нар_1 на 1–8 позиций (рис. 27).

```

001122223344
892746780106
655957363118
Hap_1  TTCATGACGCGC
Hap_2  C.TGA....TT.
Hap_3  C.TGA...ATT.
Hap_4  C.TGAA...TT.
Hap_5  ..T.....T.
Hap_6  ..T...G...TT
Hap_7  .....T.
Hap_8  C.TGA..T.TT.
Hap_9  CCTGA....TT.

```

Рис. 27. Матрица гаплотипов *Phth. biarticulatum* по гену COI

3.1.21 Оценка соответствия оптимальной выборке и показатели гаплотипического разнообразия

Сравнительный анализ гаплотипического разнообразия в выборках разного размера показал, что наблюдение приближенного к максимальному числа существующих гаплотипов и полиморфных сайтов возможно при наличии 82 нуклеотидных последовательностей от одного вида (рис. 28). Однако, с учетом неоднородности показателей изменчивости гена цитохромоксидазы-I у представителей различных родов, размеры оптимальной выборки для *Penicillidia* spp. могут быть существенно меньше. Таким образом, показатели, рассчитанные для видов, выборки которых содержат менее 25 последовательностей, вероятно, не отражают и половины реального гаплотипического разнообразия.

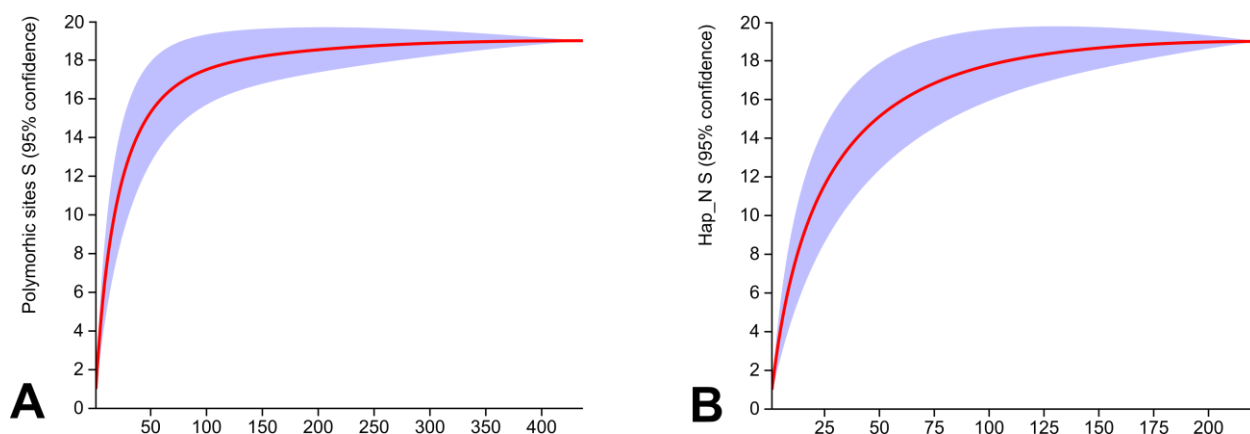


Рис. 28. Динамика роста показателей гаплотипического разнообразия представителей сем. Nycteribiidae по гену цитохромоксидазы-I с увеличением исследуемой выборки (А – количество полиморфных сайтов, В – число уникальных гаплотипов)

Число проанализированных последовательностей для различных видов нуктерибиид варьировало от 6 до 49 (табл. 3), что также могло повлиять на показатели гаплотипического разнообразия и интерпретацию результатов. Однако следует отметить, что последовательности, полученные от видов в пределах рода, в основном характеризовались идентичными соотношениями консервативных и переменных сайтов, несмотря на объем выборки, взятой для расчета показателей разнообразия. Процент переменных сайтов (V) у большей части видов варьировал от 0.3 до 3.9, число парсимони-информативных позиций (P) – от 2 до 14. Число транзиций (si) превышает число трансверсий (sv) в 2 раза практически во всех рассмотренных случаях (среднее значение соотношения $si/sv = 7/3$). Средний уровень нуклеотидного разнообразия на сайт (Pi) составил 0.0058 ± 0.0052 , количество различающихся нуклеотидов (k) – 0.3849 ± 2.303 , среднее гаплотипическое разнообразие (Hd) – 0.7807 ± 0.1789 . Высокая дисперсия показателей говорит о наличии выбросов, связанных с высоким отклонением от средних значений видов *Basilia nana*, *Nycteribia kolenatii*, *N. schmidlii* и *Penicillidia fulvida* (табл. 3). Каждый из случаев требует отдельного рассмотрения и более подробно описан в следующем разделе данной главы.

Что касается *P. fulvida*, высокий полиморфизм гена, вероятно, свидетельствует о скрытом разнообразии и существовании двух генетических линий, изолированных друг от друга на материковой части Африки и островах. Крайне высокий полиморфизм гена характерен для *Nycteribia kolenatii*, однако в данном случае анализ гаплотипов показал наличие среди румынских образцов трех симпатричных генетических линий, дистанции между которыми сходны с межвидовыми, рассчитанными для других представителей рода (табл. 4, рис. 30, 32). Высокая переменность гена у *N. schmidlii* может быть обусловлена различным происхождением двух генетических линий (*N. schmidlii schmidlii* и *N. schmidlii scotti*, характеризующихся схожей морфологией и ранее считавшихся подвидами) генотипированных в Европе и Африке соответственно (рис. 33).

Высокое гаплотипическое разнообразие *Basilia nana* рассмотрено в работе van Schaik с соавторами (2017). Авторы отмечают, что нуклеотидное разнообразие в каждой популяции варьировало от 0 до 2.836. При этом гаплотипы были распределены в соответствии с географическим положением, однако, помимо низкой общей дивергенции последовательностей, не было выявлено четкой дивергенции между популяциями из Европы, Кавказа и Ирана. Средняя попарная дифференциация между популяциями составила 0.394, и все пары популяций, кроме 14, значительно различались.

Таблица 4 содержит значения генетических *p*-дистанций между представителями различных видов изучаемого семейства. Внутривидовые дистанции (диагональные элементы таблицы) варьируют в узком диапазоне от 0.0012 до 0.0283 (в среднем 0.0093 ± 0.0065), что отражает относительно невысокий уровень внутривидового полиморфизма. В то же время большинство межвидовых дистанций существенно выше — нередко превышают 0.05–0.07 и в ряде случаев достигают значений свыше 0.13, указывая на длительную эволюционную обособленность таксонов. Анализ матрицы генетических *p*-дистанций демонстрирует, что внутривидовые дистанции (значения по диагонали) в целом существенно ниже межвидовых, что согласуется с ожидаемым паттерном генетической дифференциации таксонов; при этом варьирование стандартного отклонения указывает на неоднородность уровня полиморфизма внутри отдельных видов. Межвидовые дистанции демонстрируют выраженную гетерогенность и в большинстве случаев превышают 0.05, что соответствует ожидаемому уровню дивергенции между таксонами видового ранга. Однако отмечено несколько пар видов (*Penicillidia dufouri* – *P. monoceros*, *Nycteribia pleuralis* – *N. allotopa*, *N. pleuralis* – *N. pygmaea*) с пониженными значениями дистанции, что может указывать на недавнее расхождение или наличие событий гибридизации в их эволюционной истории.

Табл. 3. Показатели изменчивости последовательностей митохондриального гена цитохромоксидазы-I у различных представителей семейства Nycteribiidae (красным цветом отмечены повышенные значения)

Species	N of SEQ	N of sites	Total N of sites	C (nucl./%)	V (nucl./%)	P	ii in avg	si in avg	sv in avg	R	k	Pi ± SD	h	Hd ± SD
Genus Basilia														
<i>B. ferrisi</i>	17	617	484	473 / 98.5	11 / 2.2	11	480	4	0	nc	4.2059	0.00869 ± 0.00257	2	0.382 ± 0.113
<i>B. juguiensis</i>	36	645	645	627 / 97.2	18 / 2.8	11	642	3	0	14.1	3.0778	0.00477 ± 0.00061	15	0.894 ± 0.032
<i>B. nana</i>	55	470	458	431 / 91.7	39 / 8.3	19	466	4	0	53.4	3.9569	0.00864 ± 0.004	48	0.995 ± 0.004
<i>B. rybini</i>	6	658	578	561 / 97.1	18 / 3.1	3	571	4	2	1.5	5.9333	0.01028 ± 0.00303	5	0.933 ± 0.122
<i>B. truncata</i>	16	658	585	650 / 98.7	8 / 1.2	6	607	3	0	nc	3.15	0.00538 ± 0.0005	5	0.742 ± 0.073
Genus Nycteribia														
<i>N. allotopa</i>	35	658	652	635 / 96.5	22 / 3.3	16	652	3	1	3.1	3.758	0.00576 ± 0.00062	23	0.96 ± 0.02
<i>N. kolenatii</i>	71	658	455	560 / 85.1	98 / 14.9	58	597	4	7	0.6	8.4753	0.01863 ± 0.00381	25	0.682 ± 0.064
<i>N. pleuralis</i>	6	658	657	655 / 99.5	3 / 0.5	none	657	1	0	nc	1.0	0.00152 ± 0.00068	3	0.6 ± 0.215
<i>N. pygmaea</i>	5	658	657	656 / 99.7	2 / 0.3	none	657	0	0	1.0	0.8	0.00122 ± 0.00072	2	0.4 ± 0.237
<i>N. quasiocellata</i>	6	650	610	605 / 99.2	5 / 0.8	2	607	1	1	1.4	2.4	0.00394 ± 0.0000005	5	0.9 ± 0.161
<i>N. schmidlii</i>	49	658	381	337 / 88.5	44 / 11.5	20	377	2	2	0.9	4.2543	0.01117 ± 0.00309	24	0.831 ± 0.054
<i>N. stylidiopsis</i>	17	658	420	632 / 96.1	26 / 3.9	14	624	5	1	8.8	3.3677	0.00802 ± 0.00276	8	0.779 ± 0.099
Genus Penicillidia														
<i>P. conspicua</i>	30	658	547	534 / 97.6	13 / 2.4	7	545	2	0	6.5	1.9425	0.0000002 ± 0.00045	16	0.897 ± 0.016
<i>P. dufouri</i>	8	658	579	633 / 96.2	25 / 3.8	8	592	7	3	2.8	9.8571	0.01702 ± 0.00581	5	0.857 ± 0.108
<i>P. fulvida</i>	62	658	566	603 / 91.6	55 / 8.4	47	645	2	2	0.9	3.0925	0.00546 ± 0.00265	12	0.648 ± 0.06
<i>P. jenynsii</i>	7	658	658	646 / 98.2	12 / 1.8	11	652	5	1	9.5	6.0	0.00912 ± 0.00181	5	0.905 ± 0.103
<i>P. leptothrinax</i>	17	658	570	641 / 97.4	17 / 2.6	6	645	3	0	5.6	2.6618	0.00467 ± 0.0008	14	0.971 ± 0.032
<i>P. monoceros</i>	31	658	621	606 / 97.5	15 / 2.4	12	616	4	1	2.8	5.01905	0.0000021 ± 0.00145	6	0.686 ± 0.0079
Genus Phthiridium														
<i>Ph. biarticulaum</i>	19	658	600	588 / 98	12 / 2	5	597	2	1	3.9	2.76023	0.0046 ± 0.00000007	9	0.772 ± 0.094

Примечание: N of SEQ – количество сиквенсов, N of sites – максимальная длина последовательностей, Total N of sites – количество нуклеотидов в последовательностях, за исключением пропущенных значений, C – количество консервативных сайтов, V – количество вариабельных сайтов, P – парсимони-информативные сайты, ii – идентичные основания, si – транзиции, sv – трансверсии, R – соотношение количества транзиций к количеству трансверсий, k – среднее количество различающихся нуклеотидов, Pi – нуклеотидное разнообразие (на сайт), h – количество гаплотипов, Hd – гаплотипическое разнообразие. Последовательности, опубликованные в генетическом банке NCBI, но не определенные до вида, а также виды с количеством последовательностей менее 5 исключены из анализа.

Табл. 4. Межвидовые генетические *p*-расстояния для видов сем. Nycteribiidae по последовательностям гена COI – снизу от диагонали, SD – сверху от диагонали, внутривидовые генетические *p*-расстояния для видов сем. Nycteribiidae – по диагонали (повышенные значения внутривидовой *p*-расстояния более 0.05 выделены красным цветом, экстремально низкие значения межвидовой *p*-расстояния – синим цветом)

	NK	PM	PB	BT	BR	NQ	NA	NP _y	NP	PJ	PF	NS	NS _t	PL	PC	BN	BF	PD	BJ
NK	0.0162	0.0087	0.0101	0.0089	0.0116	0.0080	0.0088	0.0095	0.0091	0.0103	0.0100	0.0081	0.0084	0.0109	0.0105	0.0122	0.0128	0.0094	0.0112
PM	0.0723	0.0173	0.0099	0.0094	0.0104	0.0095	0.0088	0.0106	0.0101	0.0093	0.0086	0.0101	0.0108	0.0097	0.0111	0.0118	0.0122	0.0051	0.0119
PB	0.0815	0.0858	0.0045	0.0094	0.0107	0.0093	0.0104	0.0106	0.0100	0.0113	0.0113	0.0113	0.0114	0.0123	0.0119	0.0116	0.0133	0.0110	0.0126
BT	0.0711	0.0745	0.0706	0.0077	0.0104	0.0090	0.0095	0.0096	0.0093	0.0113	0.0114	0.0091	0.0111	0.0115	0.0115	0.0100	0.0131	0.0096	0.0122
BR	0.0990	0.0870	0.0836	0.0763	0.0124	0.0107	0.0101	0.0120	0.0123	0.0116	0.0122	0.0117	0.0127	0.0115	0.0115	0.0088	0.0133	0.0112	0.0130
NQ	0.0653	0.0756	0.0757	0.0617	0.0904	0.0283	0.0077	0.0069	0.0035	0.0110	0.0105	0.0084	0.0091	0.0112	0.0110	0.0110	0.0119	0.0100	0.0107
NA	0.0735	0.0789	0.0876	0.0735	0.0913	0.0569	0.0106	0.0084	0.0078	0.0107	0.0100	0.0099	0.0096	0.0092	0.0108	0.0116	0.0119	0.0094	0.0109
NP _y	0.0757	0.0837	0.0809	0.0561	0.0996	0.0442	0.0558	0.0012	0.0079	0.0115	0.0107	0.0099	0.0104	0.0104	0.0113	0.0122	0.0121	0.0108	0.0112
NP	0.0659	0.0737	0.0740	0.0566	0.0937	0.0198	0.0472	0.0403	0.0015	0.0114	0.0110	0.0098	0.0098	0.0113	0.0115	0.0126	0.0126	0.0110	0.0119
PJ	0.0920	0.0836	0.1035	0.1078	0.1150	0.1060	0.1110	0.1093	0.1035	0.0091	0.0105	0.0109	0.0113	0.0095	0.0096	0.0128	0.0137	0.0098	0.0125
PF	0.0836	0.0662	0.1009	0.0972	0.1050	0.0849	0.0854	0.0852	0.0810	0.0829	0.0057	0.0107	0.0123	0.0097	0.0108	0.0135	0.0134	0.0089	0.0119
NS	0.0529	0.0821	0.0858	0.0665	0.1000	0.0648	0.0805	0.0717	0.0640	0.0979	0.0850	0.0102	0.0079	0.0113	0.0113	0.0126	0.0133	0.0110	0.0122
NS _t	0.0614	0.0983	0.0943	0.0810	0.1072	0.0713	0.0844	0.0783	0.0696	0.1082	0.1064	0.0486	0.0082	0.0119	0.0115	0.0126	0.0131	0.0118	0.0121
PL	0.0960	0.0806	0.1102	0.0912	0.1023	0.0870	0.0784	0.0766	0.0792	0.0732	0.0684	0.0923	0.1059	0.0047	0.0100	0.0128	0.0135	0.0103	0.0135
PC	0.0931	0.0872	0.1139	0.0894	0.1035	0.0915	0.0954	0.0940	0.0886	0.0865	0.0774	0.0912	0.0975	0.0736	0.0032	0.0125	0.0143	0.0114	0.0132
BN	0.0983	0.0937	0.0826	0.0668	0.0558	0.0803	0.0922	0.0790	0.0860	0.1159	0.1088	0.1003	0.0941	0.1022	0.0967	0.0084	0.0151	0.0121	0.0146
BF	0.1248	0.1105	0.1291	0.1285	0.1386	0.1112	0.1093	0.1079	0.1108	0.1405	0.1218	0.1299	0.1299	0.1193	0.1274	0.1407	0.0078	0.0126	0.0100
PD	0.0811	0.0300	0.0890	0.0743	0.0901	0.0808	0.0850	0.0810	0.0786	0.0883	0.0724	0.0888	0.1061	0.0809	0.0857	0.0954	0.1204	0.0154	0.0123
BJ	0.1102	0.1091	0.1283	0.1171	0.1300	0.1062	0.1011	0.1055	0.1109	0.1326	0.1109	0.1266	0.1303	0.1285	0.1165	0.1302	0.0666	0.1144	0.0048

Примечание: BF – *Basilia ferrisi*, BJ – *B. juguensis*, BN – *B. nana*, BR – *B. rybini*, BT – *B. rybini*, NA – *Nycteribia allotopa*, NK – *N. kolenatii*, NP – *N. pleuralis*, NP_y – *N. pygmaea*, NQ – *N. quasiocellata*, NS – *N. schmidlii*, NS_t – *N. stylidiopsis*, PC – *Penicillidia conspiqua*, PD – *P. dufouri*, PF – *P. fulvida*, PJ – *P. jenynsii*, PL – *P. leptothrinax*, PM – *P. monoceros*, PB – *Phthiridium biarticulatum*.

Сеть гаплотипов, построенная по матрице фрагментов гена цитохромоксидазы-I *Nycteribia kolenatii*, демонстрирует древовидную структуру с чётко выраженным центральным гаплотипом, предположительно выполняющим роль предкового варианта. От него отходят еще 11 неветвящихся и 4 ветвящихся генетических линии, отражающих накопление мутационных изменений в популяциях. Наблюдается преобладание коротких связей между узлами, указывающих на единичные мутационные события, при этом отдельные периферийные гаплотипы удалены от центра на несколько шагов. Общая конфигурация сети допускает гипотезу о недавнем демографическом расширении с сохранением генетического разнообразия. Наибольшее разнообразие гаплотипов отмечено для территории Румынии, что позволяет предположить локализацию центра биоразнообразия видов группы «*pedicularia*» в Юго-Восточной Европе.

Особого внимания заслуживают 2 генетические линии, отличающиеся от центрального гаплотипа на 35 и 25 позиций (7.7 и 5.5%) соответственно. Для одной из них (рис. 29) авторы отмечают в качестве хозяина большую ночницу *Myotis myotis* (McKee *et al.*, 2019), которая в каталоге Ротшильдской коллекции никтегрибид указана в качестве одного из хозяев морфологически сходного вида *Nycteribia pedicularia* (Theodor, 1967). Это обстоятельство позволяет предположить неверное определение пауцид по морфологическим критериям (проблемы определения вида и неоднозначность ключей для идентификации вида подробно рассмотрены во введении), однако результаты могут быть также связаны с наличием скрытого разнообразия среди представителей *Nycteribia kolenatii*, обитающего на территории Юго-Восточной Европы. Вторая генетическая линия *N. kolenatii*, также отличная от центрального гаплотипа на уровне межвидовой дистанции, по всей видимости, является самостоятельным видом, однако сравнение с остальными образцами *N. kolenatii* не представляется возможным из-за отсутствия в публикации фотографий и комментариев о морфологии экземпляров и видах-хозяевах.

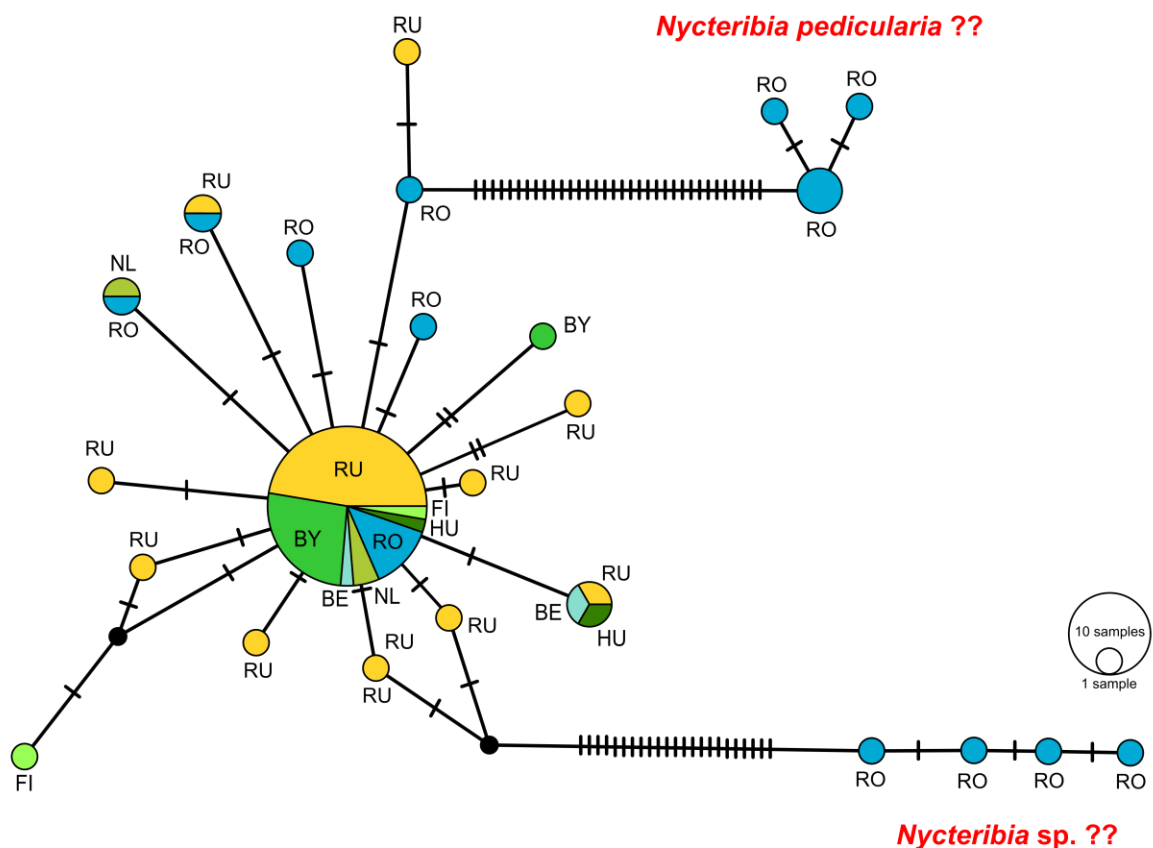


Рис. 29. Сеть гаплотипического разнообразия *Nycteribia kolenatii*, построенная на основе матрицы последовательностей митохондриального гена цитохромоксидазы-I

Анализ сети гаплотипов *Nycteribia schmidlii* выявляет более сложную картину эволюционных отношений между вариантами (рис. 30). Центральный гаплотип, обладающий наибольшей частотой, вероятно, является предковым для ряда дивергентных линий. Географическая маркировка узлов позволяет проследить определённую закономерность: гаплотипы, характерные для большей части европейской популяции и относящиеся к подвиду *Nycteribia schmidlii schmidlii*, сосредоточены в центре сети, тогда как варианты из Африки образуют обособленную группу гаплотипов подвида *Nycteribia schmidlii scotti*, связанную с центром через 2 промежуточных гаплотипа. Периферийные гаплотипы, хотя и менее распространены, образуют устойчивые кластеры, возможно, связанные с локальными адаптациями. Пространственное распределение узлов и длина соединительных рёбер между промежуточными гаплотипами в совокупности указывают на многоэтапный процесс расселения с периодами изоляции и

последующего смешения популяций. На общей конфигурации сети выделяется гаплотип румынского образца, связанного с центральным через ряд промежуточных вариантов, образующими многочисленные петли. Данный гаплотип, вероятно, также относится к самостоятельному неизвестному виду рода *Nycteribia*, однако идентификация этого вида с помощью молекулярно-генетических методов пока невозможна, поэтому линии присвоен неопределенный таксономический статус.

Рис. 30. Сеть гаплотипического разнообразия *Nycteribia schmidlii*, построенная на основе матрицы последовательностей митохондриального гена цитохромоксидазы-I

невелико, несмотря на широкий транспалеарктический ареал и массовую численность вида на всем его протяжении. Простая конфигурация сети допускает гипотезу о взрывном расселении с сохранением генетического разнообразия в большей части ареала. Гаплотип, характерный для японской и дальневосточной популяций *P. monoceros*, формирует отдельный периферийный узел, свидетельствуя о недавнем начале независимой эволюции линий. Китайская же популяция *P. monoceros* связана с центральным гаплотипом через два промежуточных варианта, что указывает на более длительную дивергенцию линий. Гаплотип из Китая с экстремально высоким числом замен и сгруппировавшийся на филогенетической реконструкции с *Penicillidia oceanica* (рис. 33), исключен из анализа гаплотипов из-за высокой вероятности неверного морфологического определения экземпляра.

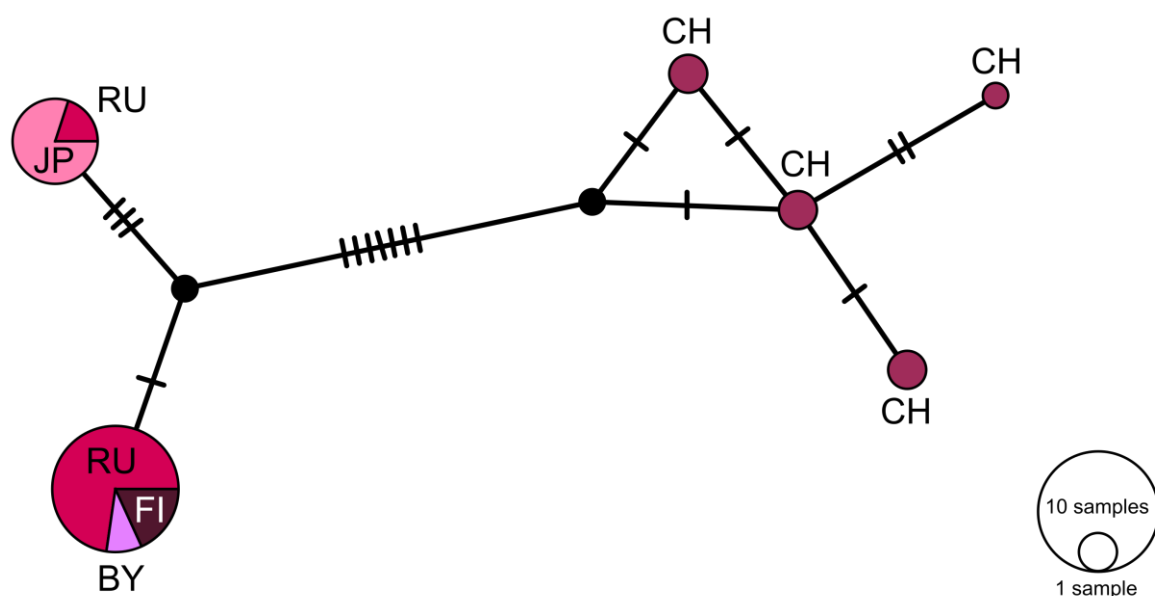


Рис. 31. Сеть гаплотипического разнообразия *Penicillidia monoceros*, построенная на основе матрицы последовательностей митохондриального гена цитохромоксидазы-I

Сеть гаплотипов *Penicillidia fulvida* характеризуется умеренным разнообразием и наличием доминирующего центрального варианта, окружённого рядом производных форм (рис. 32). Большинство гаплотипов связано с центром короткими рёбрами, что указывает на ограниченное число мутационных различий. Центр биоразнообразия вида, по всей видимости,

локализован в Африке. Выявлена чётко очерченная островная генетическая линия, приуроченная к фауне Мадагаскара. Линия характеризуется статистически значимой генетической дистанцией относительно прочих гаплотипов *P. fulvida* и демонстрирует низкий уровень гаплотипического разнообразия внутри группы, что типично для изолированных популяций.

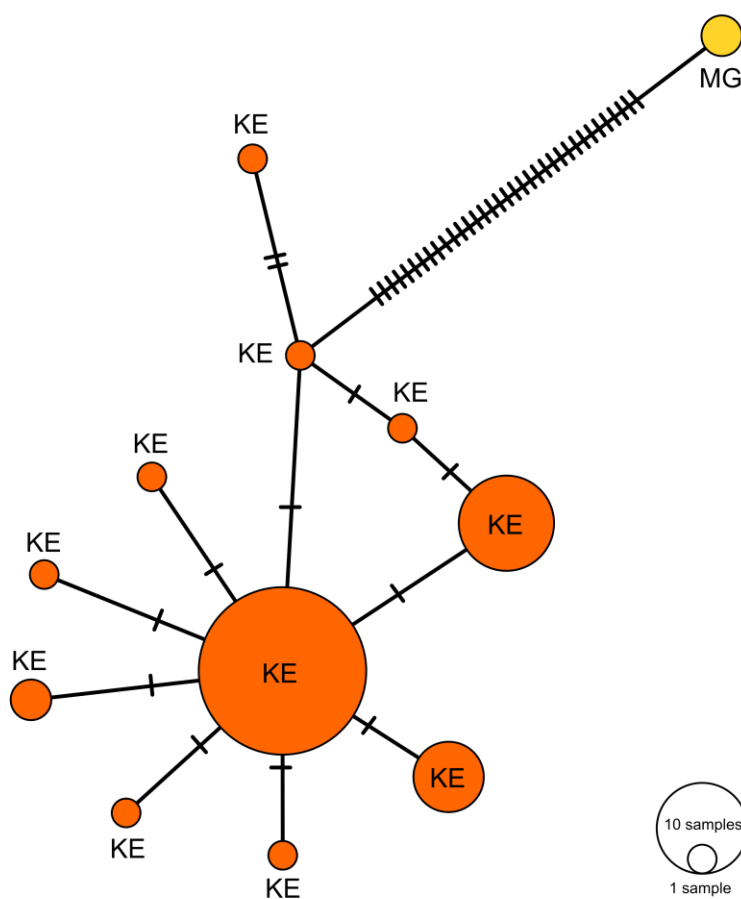


Рис. 32. Сеть гаплотипического разнообразия *Penicillidia fulvida*, построенная на основе матрицы последовательностей митохондриального гена цитохромоксидазы-I

3.2. Митохондриальная филогения сем. Nycteribiidae

Филогенетическое дерево, реконструированное на основе матрицы контактенированных последовательностей гена цитохромоксидазы-I, демонстрирует чёткое разделение таксонов на 5 хорошо поддерживаемых клад, 4 из которых соответствуют родам сем. Nycteribiidae, что свидетельствует о достаточной информативности выбранного маркера для разрешения вопросов митохондриальной филогении в исследуемой группе (рис. 33). Уровни поддержки на ключевых узлах превышают установленные значения (см. Материалы и методы), подтверждая надёжность выделенных группировок. Отдельные ветви с низкой поддержкой указывают на участки дерева, где филогенетические связи остаются неоднозначными, возможно, из-за недостаточного числа информативных сайтов или быстрой радиации таксонов.

Топология дерева отражает сложную картину эволюционных взаимоотношений: большая часть видов формирует монофилетические клады, соответствующие их таксономической принадлежности. При этом некоторые таксоны (род *Basilia*, виды *Nycteribia kolenatii*, *Penicillidia monoceros*, *P. fulvida*) не образуют единой группы, а распределены по разным ветвям, что может свидетельствовать о скрытом разнообразии, ошибках в текущей видовой идентификации образцов, либо неполной сортировке предковых гаплотипов. Исходя из результатов анализа гаплотипического разнообразия этих видов (раздел 3.1), *Nycteribia kolenatii*, действительно, является парафилетичной кладой и содержит как минимум 3 генетические линии, дистанции между которыми превышают допустимые внутривидовые значения, рассчитанные для семейства. Этот кейс подчеркивает необходимость таксономической ревизии представителей видов группы «*pedicularia*» и разработки однозначных ключей для видовой идентификации их по морфологическим признакам, а также пересмотра находок вида *N. pedicularia* на территории Восточной и Северной Европы.

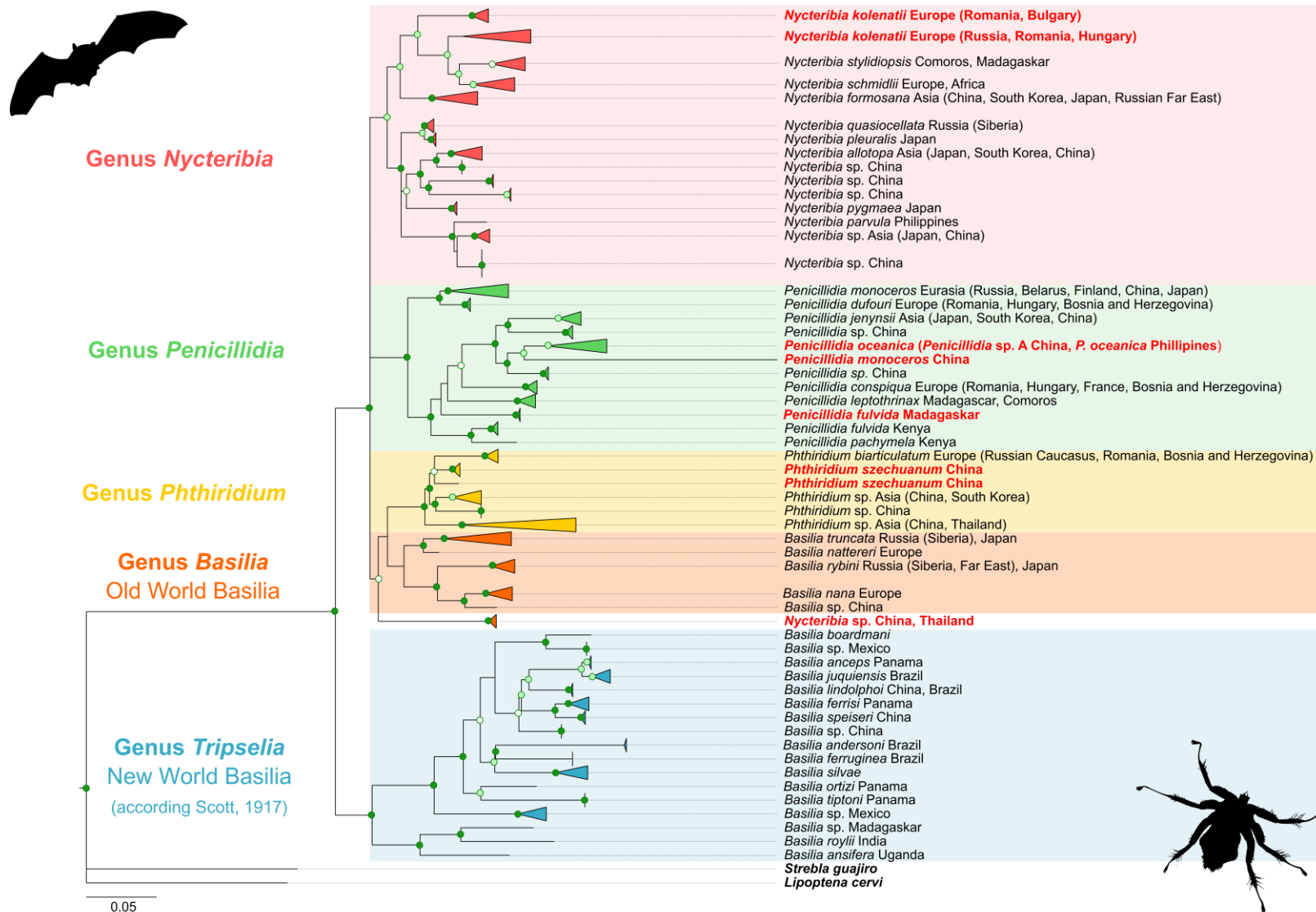


Рис. 33. Филогенетическая реконструкция сем. Nycteribiidae, построенная на основе матрицы последовательностей митохондриального гена COI

Парафилия таксона *P. fulvida*, также, вероятно, связана с существованием криптического вида пенициллидии, представленного островной генетической линией (Мадагаскар). Нетипичное же положение единственного резко отличного образца *P. monoceros* (Китай), может объясняться неверным определением особи или другими ошибками на различных этапах пробоподготовки и выделения ДНК, поэтому экземпляр был исключен из анализа гаплотипического разнообразия. Некоторые неидентифицированные до вида особи *Penicillidia* из Китая сгруппировались с образцами *P. oceanica* из Тайланда и были предположительно отнесены к этому таксону.

Наблюдается тесная взаимосвязь между представителями родов *Basilia* и *Phthiridium*, однако их объединение в общую кладу не поддерживается высокими значениями поддержек. Определение причин наличия в этой ветви третьего таксона (*Nycteribia* sp., Тайланд) затруднительно, однако родовая принадлежность образца, вероятно, была установлена авторами неверно.

Структура таксона *Basilia* свидетельствует о несоответствии традиционной систематики филогенетической реконструкции: при формировании таксономической группы приоритет, как правило, отдавался конгруэнтным морфологическим признакам, а не строгому следованию принципу монофилии. Представители рода *Basilia* образуют две парафилетичные клады, имеющих независимые центры происхождения: OWC (Old World Clade) и NWC (New World Clade), что согласуется с тенденциями, отмеченными другими авторами (Dittmar *et al.*, 2006; Najera-Cortazar *et al.*, 2023). Это обстоятельство подчеркивает необходимость таксономической ревизии таксона и выделением базилий Нового Света (видов *B. boardmani*, *B. anceps*, *B. juquiensis*, *B. lindophoi*, *B. ferrisi*, *B. speiseri*, *B. ferruginea*, *B. silvae*, *B. tiptoni*, *B. ortyzi*, *B. ansifera*, *B. royli*) в отдельный род, при этом уместным было бы деление в соответствии с ранней систематической работой, базировавшейся на морфологии головных

признаков (Scott, 1917), и разделение базилий на роды *Basilia* Miranda-Ribeiro и *Tripselia* (Scott). Полученные результаты, безусловно, требуют проведения дополнительных исследований с использованием ядерных маркеров.

Примечательно также, что клада базилий *Basilia* Miranda-Ribeiro имеет общее происхождение с другими родами никтерибиид Старого Света (*Nycteribia*, *Penicillidia* и *Phthiridium*), тогда как клада *Tripselia* держится обособленно, но при этом включает некоторые виды, по всей видимости, вторично проникшие через Берингию в Азию (*B. lindophoi*, *B. royli*) и даже в Африку (*B. ansifera*). Положение этих видов на филогенетической реконструкции дискуссионно и требует дополнительных исследований.

ВЫВОДЫ

1. Внутривидовые генетические p -дистанции у представителей сем. Nycteribiidae варьируют в узком диапазоне от 0.0012 до 0.0283, что отражает относительно невысокий уровень внутривидового полиморфизма митохондриального гена цитохромоксидазы-I.

2. Межвидовые дистанции демонстрируют выраженную гетерогенность и в большинстве случаев превышают 0.05, что соответствует ожидаемому уровню дивергенции между таксонами видового ранга. Однако отмечено несколько пар видов (*Penicillidia dufouri* – *P. monoceros*, *Nycteribia pleuralis* – *N. allotopa*, *N. pleuralis* – *N. pygmaea*) с пониженными значениями дистанции, что может указывать на недавнее расхождение или наличие событий гибридизации в их эволюционной истории.

3. Структура таксона *Basilina* свидетельствует о несоответствии традиционной систематики филогенетической реконструкции: при формировании таксономической группы приоритет, как правило, отдавался конгруэнтным морфологическим признакам, а не строгому следованию принципу монофилии. Представители рода *Basilina* образуют две парафилетичные клады (OWC – *Basilina* Mirando-Ribeiro, и NWC – *Tripselia* Scott).

4. Анализ гаплотипов *Nycteribia kolenatii* показал наличие среди румынских образцов трех симпатричных генетических линий, p -дистанции между которыми сходны с межвидовыми, рассчитанными для других представителей рода.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор искренне выражает признательность научному руководителю, д.б.н., проф. каф. «Зоология и экология» Смирнову Д.Г. за профессиональное руководство, ценные рекомендации и постоянную поддержку на всех этапах написания магистерской диссертации, а также д.б.н., зав. каф. «Зоология и экология» Титову С.В. за проведение секвенирования образцов и консультационную поддержку при лабораторной обработке материала, и к.б.н., доценту каф. «Зоология и экология» Ермакову О.А. за экспертные замечания и помощь в интерпретации результатов исследования.

Отдельную благодарность хотелось бы выразить коллегам-хироптерологам и паразитологам, предоставившим значительную часть материала для исследования: Висконтене А.Л. (ЗИН РАН, ЦНИИ Эпидемиологии Роспотребнадзора), Орловой М.В. (Тюменский медицинский государственный университет), Корзикову В.А. (ФБУЗ ЦГиЭ в Калужской обл.), Ларченко А.И. (МФТИ им. Н.Э. Баумана), Горобейко У.В. (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН), Бaeвой И.Г. (Тигирекский государственный заповедник), Быкову Ю.А. (Национальный парк «Мещера»), Захарову Е.С. (Северо-восточный федеральный университет им. А.А. Аммосова) и Виноградовой Е.А. (Тверской государственный университет); а также Вехнику В.П. (Жигулевский государственный заповедник), Вехник В.А. (ИЭВБН РАН), Кирилловой Н.Ю. (ИЭВБН РАН), Кириллову О.А. (ИЭВБН РАН), Хижкину Е.А. (Петрозаводский государственный университет), Шапкину О.А. (Дарвинский государственный заповедник), Маслову А.А. (ИСиЭЖ СО РАН), Алексееву А.А. (ФИЦ ФТМ), Рогуленко А.В. (Национальный парк «Угра»), Ситниковой Е.Ф. (Государственный заповедник «Брянский лес»), Кадетовой А.Н. (МГУ им. М.В. Ломоносова) за помощь в организации экспедиций и участие в сборе материала на территориях Самарской, Калининградской, Вологодской, Кемеровской, Новосибирской обл., Республик Мордовия и Карелия и Приморского края.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ларченко А.И., Орлова М.В., Саварин В.В. и др. 2024. Видовой состав, распространение, хост-специфичность, морфологические и генетические особенности мух кровососок рукокрылых (Diptera, Nycteribiidae) в Беларуси // Юг России: экология, развитие. Т.19. №2. С.40–56.
2. Висконтене А.Л., Баева И.Г. 2025. Паучницы рукокрылых (Diptera: Nycteribiidae) и их роль в трансмиссии инфекций в Алтайском крае // Горные экосистемы Южной Сибири: изучение, охрана и рациональное природопользование: тезисы IV международной научно-практической конференции, посвящённой 25-летию Тигирекского заповедника и 5-летию национального парка «Салаир». Барнаул, 27–30 апреля 2025 г. Барнаул. 140 с.
3. Висконтене А., Хижкин Е., Шапкин О. и др. 2026. Насекомые-эктопаразиты рукокрылых северо-запада России // Млекопитающие в меняющемся мире: актуальные проблемы териологии (XII съезд Териологического общества при РАН) : материалы конференции с международным участием, 2–6 февраля 2026 г., г. Москва / ИПЭЭ РАН. Москва : Товарищество научных изданий КМК. С.61.
4. Волкова Л.И. 1957. Кровососущие мухи Татарской и Чувашской Республик // Ученые записки Казанского Государственного университета. №117 (2). С.241–245.
5. Досжанов Т.Н. 1988. О мухах-кровососках (Diptera: Hippoboscoidea) рукокрылых Казахстана // Рукокрылые: экология, морфология, эхолокация, паразиты и охрана. С.156–158.
6. Захаров Е.С., Троева И.С., Орлова М.В. и др. 2016. К познанию экологии рукокрылых Центральной Якутии // Наука и образование. №4. С. 134–140.
7. Ильин В.Ю. 1988. Рукокрылые (Chiroptera, Vespertilionidae) лесостепной зоны Правобережного Поволжья : дис. ... канд. биол. наук. Ленинград : ЛГУ. 178 с.

8. Малявина М.С., Смирнов Д.Г. 2024. Структура сообществ эктопаразитов рукокрылых (Chiroptera: Vespertilionidae), зимующих в искусственных подземельях Самарской Луки // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. №2 (46). С.73–92.
9. Фарафонова Г.В. 1999. Сем. Nycteribiidae // Определитель насекомых Дальнего Востока России. Двукрылые и блохи. Т.6, ч.1. Владивосток : Дальнаука. С.581–588.
10. Черткова Е.А., Алексеев А.А., Лобанова А.П. и др. 2025. Влияние *Wolbachia* на морфологию и ряд аспектов иммунитета хозяина *Habrobracon hebetor* (Say) // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. №1. С.44–57.
11. Billeter S.A., Hayman D.T., Peel A.J. *et al.* 2012. Bartonella species in bat flies (Diptera: Nycteribiidae) from western Africa // Parasitology. Vol.139. No.3. P.324–329.
12. Orlova M.V., Kapitonov V.I., Grigor'ev A.K. *et al.* 2011. Bat ectoparasites of Udmurtia Republic // Bulletin of the Udmurt University. Series Biology. Vol.21. No.2. P.134–137.
13. Obame-Nkoghe J., Leroy C., Ngoua P. *et al.* 2016. Bat flies (Diptera: Nycteribiidae and Streblidae) infesting cave-dwelling bats in Gabon: diversity, dynamics and potential role in *Polychromophilus melanipherus* transmission // Parasites & vectors. Vol.9. No.1. P.333.
14. Han H.J., Li Z.M., Li X. *et al.* 2022. Bats and their ectoparasites (Nycteribiidae and Spinturnicidae) carry diverse novel *Bartonella* genotypes, China // Transboundary and emerging diseases. Vol.69. No.4. P.e845–e858.
15. Han H.J., Li Z.M., Li X. *et al.* 2022. Bats and their ectoparasites (Nycteribiidae and Spinturnicidae) carry diverse novel *Bartonella* genotypes, China // Transboundary and emerging diseases. Vol.69. No.4. P.e845–e858.
16. van Schaik J., Dekeukeleire D., Gazaryan S. *et al.* 2018. Comparative phylogeography of a vulnerable bat and its ectoparasite reveals dispersal of a non-

mobile parasite among distinct evolutionarily significant units of the host // *Conserv Genet.* Vol.19. P.481–494.

17. Yang J., Huang X., Wang Y. *et al.* 2023. Complete mitochondrial genome of *Penicillidia jenynsii* (Diptera: Hippoboscoidea: Nycteribiidae) and phylogenetic relationship // *Parasitology.* Vol.150. No.7. P.623–630.

18. Nabeshima K., Sato S., Kawai J. *et al.* 2020. Detection and phylogenetic analysis of *Bartonella* species from bat flies on eastern bent-wing bats (*Miniopterus fuliginosus*) in Japan // *Comparative immunology, microbiology and infectious diseases.* Vol.73. P.101570.

19. Aznar-Lopez C., Vazquez A., Echevarria J.E. *et al.* 2013. Detection of rhabdovirus viral RNA in oropharyngeal swabs and ectoparasites of Spanish bats // *Journal of General Virology.* No.94. P.69–75.

20. Folmer O., Black M., Hoeh W. *et al.* 1994. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates // *Molecular Marine Biology Biotechnology.* Vol.3. No.5. P.294–299.

21. Rozas J., Sánchez-DelBarrio J.C., Messeguer X. *et al.* 2003. DnaSP, DNA polymorphism analyses by the coalescent and other methods // *Bioinformatics.* Vol.19. No.18. P.2496–2497.

22. Orlova M.V., Chistiakov D.A., Orlov O.L. *et al.* 2014. Ectoparasite fauna of pond bat *Myotis dasycneme* (Boie, 1825), (Chiroptera, Vespertilionidae) in Northern Eurasia // *Biological Communications.* No.1. P.24–38.

23. Orlova M.V., Kazakov D.V., Kravchenko L.B. *et al.* 2017. Ectoparasite fauna of the Siberian bat *Myotis sibiricus* (Chiroptera: Vespertilionidae) with a revision of previous data on ectoparasites from Brandt's bat *Myotis brandtii* s. l. and the whiskered bat *M. mystacinus* s. l. of the Eastern Palearctic // *Entomological Review.* Vol.97. P.1166–1173.

24. Medvedev S.G., Stanjukovich M.K., Tiunov M.P. *et al.* 1991. Ectoparasites of bats from the Far East of USSR // *Parazitologiya.* Vol.25. No.1. P.27–38.

25. Scheffler I., Dolch D., Ariunbold J. *et al.* 2012. Ectoparasites of bats in Mongolia, Part 2 (Ischnopsyllidae, Nycteribiidae, Cimicidae and Acari) // *Erforschung Biologischer Ressourcen der Mongolei*. No.12. P.135–152.
26. Orlova M.V., Zhigalin A.V., Orlov O.L. *et al.* 2017. Ectoparasites of *Myotis blythii* (Chiroptera: Vespertilionidae) in natural reserve «Tigirekskiy» // *Proceedings of the Tigirek Reserve*. No.9. P.95–99.
27. Morse S.F., Olival K.J., Kosoy M. *et al.* 2013. Evolution, multiple acquisition, and localization of endosymbionts in bat flies (Diptera: Hippoboscoidea: Streblidae and Nycteribiidae) // *Applied and Environmental Microbiology*. Vol.79. No.9. P.2952–2961.
28. Tortosa P., Dsouli N., Gomard Y. *et al.* 2013. Evolutionary History of Indian Ocean Nycteribiid Bat Flies Mirroring the Ecology of Their Hosts // *PLoS ONE*. Vol.8. No.9. URL: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0075215>
29. Farafonova G.V. 1999. Family Nycteribiidae // *Key to the insects of Russian Far East*. Vol.6. Diptera and Siphonaptera. Part 1. Vladivostok : Dal'nauka. P.581–595.
30. Farafonova G.V. 1998. New species of Nycteribiid flies of the genus *Basilina* Miranda Ribeiro, 1903 (Diptera, Nycteribiidae) // *Entomological Review*. No.77 (1). P.224–228.
31. Farafonova G.V. & Yavruyan E.G. 1989. Nycteribiid flies of Armenia // *Biologicheskii Zhurnal Armenii*. No.4. P.425–427.
32. Farafonova G.V. & Gornostaev N.G. 2018. Review of nycteribiid flies (Diptera: Nycteribiidae) of Russia // *Russian Entomological Journal*. Vol.27. No.4. P.435–438.
33. Viskontene A., Baeva I., Solntseva S. *et al.* 2025. First records of bats near Multa lakes, Altai (Russia): diet and ectoparasites // *Barbastella*. Vol.18. No.1. P.26–34.
34. Frank R. 2013. Macroparasites of Microchiroptera: bat ectoparasites of Central and South America // *Bats (Chiroptera) as Vectors of Diseases and Parasites: Facts and Myths*. P.87–130.

35. Puechmaille S.J., Allegrini B., Boston E.S.M. *et al.* 2012. Genetic analyses reveal further cryptic lineages within the *Myotis nattereri* species complex // *Mamm Biol.* No.77. P.224–228.
36. Kruskop S.V., Borisenko A.V., Ivanova N.V. *et al.* 2012. Genetic diversity of northeastern Palaearctic bats as revealed by DNA barcodes // *Acta Chiropterologica.* Vol.14. No.1.
37. Gorrington P. & Cognato A. 2023. The Case for a Nuclear Barcode: Using the CAD CPS Region for Species and Genus Level Discrimination in Beetles // *Diversity.* No.15. P.847.
38. Ramasindrazana B., Dick C.W., Goodman S.M. *et al.* 2017. Hidden diversity of Nycteribiidae (Diptera) bat flies from the Malagasy region and insights on host-parasite interactions // *Parasites & Vectors.* Vol.10. No.1. P.630.
39. Wang R., Han H.J., Su L.J. *et al.* 2023. High prevalence and genetic diversity of hemoplasmas in bats and bat ectoparasites from China // *One Health.* Vol.16. No.1. P.1660.
40. Perotti M.A., Catala S.S., Ormeno A.G. *et al.* 2007. Host-symbiont interactions of the primary endosymbiont of human head and body lice // *The FASEB Journal.* Vol.21. No.4. P.1058–1066.
41. Hůrka K. 1969. *Basilia (Basilia) rybini* sp. n. and notes on the Nycteribiidae of the Caucasus and Central Asia (Diptera, Pupipara) // *Acta Entomologica Bohemoslovaca.* No.66 (6). P.387–398.
42. Hůrka K. 1972. *Basilia mongolensis nudior* subsp. n. nebst Bemerkungen zur Nycteribien – und Streblidenfauna Thrakiens (Diptera: Pupipara) // *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien.* No.76. P.709–713.
43. Hurst G.D. & Jiggins F.M. 2005. Problems with mitochondrial DNA as a marker in population, phylogeographic and phylogenetic studies: the effects of inherited symbionts // *Proc R Soc B.* No.272 (1572). P.1525–1534.
44. Hypša V. & Nováková E. 2008. Insect symbionts and molecular phylogenetics // *Insect Symbiosis, Volume 3.* CRC Press. P.19–50.

45. Kemenesi G., Tóth G.E., Bakonyi B.A. *et al.* 2022. Isolation of infectious Lloviu virus from Schreiber's bats in Hungary // Nature communications. Vol.13. No.1. P.1706.
46. Wong T.K.F., Ly-Trong N., Ren H. *et al.* 2026. IQ-TREE 3: phylogenomic inference software using complex evolutionary models // Molecular Biology and Evolution. Vol.43. No.5.
47. Jiggins F.M. 2003. Male-killing *Wolbachia* and mitochondrial DNA: selective sweeps, hybrid introgression and parasite population dynamics // Genetics. No.164 (1). P.5–12.
48. Kochin B.F., Bull J.J. & Antia R. 2010. Parasite evolution and life history theory // PLoS Biol. Vol.8. No.10. P.1000524.
49. Leigh J.W. & Bryant D. 2015. PopART: full-feature software for haplotype network construction // Methods in Ecology and Evolution. Vol.6. No.9. P.1110–1116.
50. Markova L.I. 1938. Influence of winter hibernation on parasite fauna of bats // Zoologicheskii Zhurnal. No.7. P.33–145.
51. Matveev V.A., Kruskop S.V. & Kramerov D.A. 2005. Revalidation of *Myotis petax* Hollister, 1912 and its new status in connection with *Myotis daubentonii* (Kuhl, 1817) (Vespertilionidae, Chiroptera) // Acta Chiropterologica. Vol.7. No.1. P.23–37.
52. Kumar S., Stecher G., Suleski M. *et al.* 2024. MEGA12: Molecular Evolutionary Genetic Analysis Version 12 for Adaptive and Green Computing // Molecular Biology and Evolution. Vol.41. No.12. P.msae263.
53. Juste J., Ibáñez C., Muñoz J. *et al.* 2004. Mitochondrial phylogeography of the long-eared bats (*Plecotus*) in the Mediterranean Palaearctic and Atlantic Islands // Mol Phylogenet Evol. No.31. P.1114–1126.
54. Dittmar K., Porter M.L., Murray S. *et al.* 2006. Molecular phylogenetic analysis of nycteribiid and streblid bat flies (Diptera: Brachycera, Calyptratae): implications for host associations and phylogeographic origins // Molecular phylogenetics and evolution. Vol.38. No.1. P.155–171.

55. Sanches G.S., Rodrigues L., Torrejón E. *et al.* 2025. Molecular Survey of Anaplasmataceae Agents, *Rickettsia* spp., *Bartonella* spp., and Piroplasmids in Ectoparasites from Cave-Dwelling Bats in Mainland Portugal // Pathogens. Vol.14. P.273.
56. Orlova M.V., Zhigalin A.V., Khritankov A.M. *et al.* 2015. New findings of ectoparasites of bats (Chiroptera: Vespertilionidae) in Southern Siberia // Entomological Review. Vol.95. No.5. P.681–686.
57. Orlova M.V., Krusko S.V., Zhigalin A.V. *et al.* 2021. New records of bat flies (Diptera: Nycteribiidae), with an updated checklist of the nycteribiids of Russia // Zootaxa. Vol.4927. No.3. P.410–430.
58. Orlova M.V., Zhigalin A.V., Orlov O.L. *et al.* 2014. New records of ectoparasites of the eastern water bat *Myotis petax* Hollister, 1912 (Vespertilionidae, Chiroptera) and the revision of the material previously collected from *Myotis daubentonii* s. lato in the eastern Palaearctic // Entomological Review. Vol.94. No.9. P.1306–1312.
59. Nieberding C.M. & Morand S. 2007. Comparative phylogeography: the use of parasites for insights into host history // Micromammals and macroparasites: from evolutionary ecology to management. Tokyo : Springer. P.277–293.
60. Nirmala X., Hypša V. & Žurovec M. 2001. Molecular phylogeny of Calyptratae (Diptera: Brachycera): the evolution of 18S and 16S ribosomal rDNAs in higher dipterans and their use in phylogenetic inference // Insect Molecular Biology. Vol.10. No.5. P.475–485.
61. Nováková E. 2016. Genome sequence of Candidatus Arsenophonus lipopteni, the exclusive symbiont of a blood sucking fly *Lipoptena cervi* (Diptera: Hippoboscidae) // Standards in genomic sciences. Vol.11. No.1. P.72.
62. Duron O., Gottlieb N., Gomes S.G.S. *et al.* 2014. Origin, acquisition and diversification of heritable bacterial endosymbionts in louse flies and bat flies // Molecular ecology. Vol.23. No.8. P.2105–2117.

63. Orlov O.L. & Orlova M.V. 2010. Bats of Natural Park «Olenyok» and their ectoparasites // Bulletin of the Udmurt University. Biology Series. Vol.20. No.3. P.40–43.
64. Orlova M.V. & Kazakov D.V. 2016. Bat (Chiroptera: Vespertilionidae) ectoparasites in Baikalian Siberia // Bulletin of Udmurt University. Series Biology. Vol.26. No.2. P.121–127.
65. Orlova M.V. & Orlov O.L. 2018. Contribution to the ectoparasite fauna of bats (Chiroptera: Vespertilionidae, Rhinolophidae) of Crimea // Entomological Review. Vol.98. P.319–323.
66. Orlova M.V. 2011. Ectoparasite associations of bats from Urals (Russia) // Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy. Vol.22 No.1. P.105–110.
67. Orlova M.V., Kazakov D.V. & Gashev S.N. 2016. New data on bat (Chiroptera: Vespertilionidae) ectoparasites (Acarina; Insecta) in Baikalian Siberia // Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Vol.121. No.5. P.20–25.
68. Orlova M.V. & Zhigalin A.V. 2014. New records of the bat fly *Basilia mongolensis* in the mountains of Asia (Diptera) // Vespertilio. No.17. P.127–128.
69. Frank R., Kuhn T., Werblow A. *et al.* 2015. Parasite diversity of European *Myotis* species with special emphasis on *Myotis myotis* (Microchiroptera, Vespertilionidae) from a typical nursery roost // Parasites and Vectors. Vol.8. No.101. P. 2–13.
70. Pliginsky V.G. 1927. To the cave fauna of Crimea III // Russkoe Entomologičeskoe Obozrenie. Vol.21. P.171–180.
71. Polkanov A.Yu. & Medvedev S.G. 1997. On the fauna of flies of the family Nycteribiidae (Diptera) from the Middle Asia and Kazakhstan // Parazitologiya. No.31. P.116–124.
72. Orlova M.V., Orlov O.L., Krusko S.V. *et al.* 2013. Possibilities for identification of cryptic species of Chiroptera using host-specific ectoparasites // Biology Bulletin. Vol.40. No.1. P.111–113.

73. Wendt M., Kulaneck D., Varga Z. *et al.* 2022. Pronounced mito-nuclear discordance and various *Wolbachia* infections in the water ringlet *Erebia pronoe* have resulted in a complex phylogeographic structure // *Sci Rep.* Vol.12. P.5175.
74. Hosokawa T., Nikoh K., Shimada M. *et al.* 2012. Reductive genome evolution, host-symbiont co-speciation and uterine transmission of endosymbiotic bacteria in bat flies // *The ISME journal.* Vol.6. No.3. P.577–587.
75. Lee H., Seo M.G., Lee S.H. *et al.* 2021. Relationship among bats, parasitic bat flies, and associated pathogens in Korea // *Parasites & vectors.* Vol.14. No.1. P.503.
76. Scott H. 1936. Descriptions and records of Nycteribiidae (Diptera Pupipara), with a discussion of the genus *Basilia* // *Journal of the Linnean Society.* No.39. P.479–505.
77. Scott H. 1917. Notes on Nycteribiidae with descriptions of two new genera // *Parasitology.* No.9. P.593–610.
78. Pejić B., Budinski I., van Schaik J. *et al.* 2021. Sharing roosts but not ectoparasites: high host-specificity in bat flies and wing mites of *Miniopterus schreibersii* and *Rhinolophus ferrumequinum* (Mammalia: Chiroptera) // *Curr Zool.* Vol.68. No.5. P.507–516.
79. Sinkins S.P. 2004. *Wolbachia* and cytoplasmic incompatibility in mosquitoes // *Insect biochemistry and molecular biology.* No.34 (7). P.723–729.
80. Poon E.S.K., Rossiter S.J., Ades G.W.J. *et al.* 2023. Species richness of bat flies and their associations with host bats in a subtropical East Asian region // *Parasites & vectors.* Vol.16. No.1. P.37.
81. Szentivanyi T., Estók P. & Földvári M. 2016. Checklist of host associations of European bat flies (Diptera: Nycteribiidae, Streblidae) // *Zootaxa.* Vol.4205. No.2. P.101–126.
82. Szentiványi T., Földvári M. & Estók P. 2016. Checklist of host associations of European bat flies (Diptera: Nycteribiidae, Streblidae) // *Zootaxa.* Vol.4205. No.2. P.101–126.

83. Wilkinson D.A., Duron M.E., Hernandez M.G. *et al.* 2016. The bacteriome of bat flies (Nycteribiidae) from the Malagasy region: a community shaped by host ecology, bacterial transmission mode, and host-vector specificity // *Applied and Environmental Microbiology*. Vol.82. No.6. P.1778–1788.
84. Theodor O. 1967. An illustrated catalogue of the Rothschild collection of Nycteribiidae in the British Museum (Natural History), with keys and short descriptions for the identification of subfamilies, genera, species and subspecies. London : British Museum (Natural History). 506 p.
85. Trowbridge R.E., Dittmar K. & Whiting M.F. 2006. Identification and phylogenetic analysis of Arsenophonus- and Photorhabdus-type bacteria from adult Hippoboscidae and Streblidae (Hippoboscoidea) // *Journal of Invertebrate Pathology*. Vol.91. No.1. P.64–68.
86. Mlynárová L., Korytár L., Manko P. *et al.* 2023. Updated taxonomic key of European Nycteribiidae (Diptera), with a host-parasite network // *Diversity*. Vol.15. No.4. 573.
87. Van de Peer Y. & Salemi M. 2009. Phylogenetic inference based on distance methods // *The phylogenetic handbook*. Vol.2. P.142–159.
88. Pawęska J.T., Storm N., Markotter W. *et al.* 2021. Vector competence of *Eucampsipoda africana* (Diptera: Nycteribiidae) for Marburg virus transmission in *Rousettus aegyptiacus* (Chiroptera: Pteropodidae) // *Viruses*. Vol.13. No.1. 2578.
89. Wenzel R. & Tipton V.J. 1966. Some relationships between mammal hosts and their ectoparasites // *Ectoparasites of Panama*. Chicago : Field Museum of Natural History. P.677–723.
90. Williamson V.M. & Kaya H.K. 2003. Sequence of a symbiont // *Nature biotechnology*. Vol.21. No.11. P.1294–1295.
91. Smith M.A., Bertrand C., Crosby K. *et al.* 2012. Wolbachia and DNA barcoding insects: patterns, potential, and problems // *PloS one*. Vol.7. No.5. P.e36514.

Приложение

Табл. 1. Гаплотипы и соответствующие им номера последовательностей из генетического банка NCBI, использованные для анализа внутри- и межвидовой изменчивости митохондриального гена COI у представителей сем. Nycteribiidae

Гаплотип	ID NCBI	Страна	Вид хозяина	N	Публикация
<i>Basilia ferrisi</i> Schuurmans Stekhoven, 1931					
BF1	MH282012, MH282018, MH282020, MH282021	Панама	NA	4	—
BF2	MH282013 – MH282017, MH282019, MH282022 – MH282028	Панама	NA	13	—
<i>Basilia juquiensis</i> Guimarães, 1946					
BJ1	OL847595 – OL847601	Бразилия	<i>Myotis riparius</i>	7	Speer <i>et al.</i> , 2019
BJ2	OL847602	Бразилия	<i>M. riparius</i>	1	Speer <i>et al.</i> , 2019
BJ3	OL847603 – OL847604	Бразилия	<i>M. riparius</i>	2	Speer <i>et al.</i> , 2019
BJ4	OL847605	Бразилия	<i>M. riparius</i>	1	Speer <i>et al.</i> , 2019
BJ5	OL847606 – OL847607	Бразилия	<i>M. riparius</i>	2	Speer <i>et al.</i> , 2019
BJ6	OL847608	Бразилия	<i>M. riparius</i>	1	Speer <i>et al.</i> , 2019
BJ7	OL847609	Бразилия	<i>M. riparius</i>	1	Speer <i>et al.</i> , 2019
BJ8	OL847610 – OL847613	Бразилия	<i>M. riparius</i>	4	Speer <i>et al.</i> , 2019
BJ9	OL847614 – OL847615	Бразилия	<i>M. riparius</i>	2	Speer <i>et al.</i> , 2019
BJ10	OL847616	Бразилия	<i>M. riparius</i>	1	Speer <i>et al.</i> , 2019
BJ11	OL847617 – OL847625	Бразилия	<i>M. riparius</i>	9	Speer <i>et al.</i> , 2019
BJ12	OL847626 – OL847627	Бразилия	<i>M. riparius</i>	2	Speer <i>et al.</i> , 2019
BJ13	OL847628	Бразилия	<i>M. riparius</i>	1	Speer <i>et al.</i> , 2019
BJ14	OL847629	Бразилия	<i>M. riparius</i>	1	Speer <i>et al.</i> , 2019
BJ15	OL847630	Бразилия	<i>M. riparius</i>	1	Speer <i>et al.</i> , 2019
<i>Basilia nana</i> Theodor, 1954					
BN1	MG321263, MK140104	НА, Венгрия	<i>M. bechsteinii</i> , <i>M. myotis</i>	2	van Schaik <i>et al.</i> , 2017 McKee <i>et al.</i> , 2019
BN2	MG321264, MK140068	НА, Бельгия	<i>M. bechsteinii</i> , <i>M. bechsteinii</i>	2	van Schaik <i>et al.</i> , 2017 McKee <i>et al.</i> , 2019
BN3	MG321265, MG321275	НА	<i>M. bechsteinii</i>	2	van Schaik <i>et al.</i> , 2017
BN4	MG321266, PP975059	НА, Грузия	<i>M. bechsteinii</i> , <i>M. daubentonii</i>	2	van Schaik <i>et al.</i> , 2017 Timm <i>et al.</i> , 2023
BN5	MG321267	НА	<i>M. bechsteinii</i>	1	van Schaik <i>et al.</i> , 2017

BN6	MG321268	NA	<i>M. bechsteinii</i>	1	van Schaik <i>et al.</i> , 2017
BN7	MG321269	NA	<i>M. bechsteinii</i>	1	van Schaik <i>et al.</i> , 2017
BN8	MG321270	NA	<i>M. bechsteinii</i>	1	van Schaik <i>et al.</i> , 2017
BN9	MG321271	NA	<i>M. bechsteinii</i>	1	van Schaik <i>et al.</i> , 2017
BN10	MG321272	NA	<i>M. bechsteinii</i>	1	van Schaik <i>et al.</i> , 2017
BN11	MG321273	NA	<i>M. bechsteinii</i>	1	van Schaik <i>et al.</i> , 2017
BN12	MG321274	NA	<i>M. bechsteinii</i>	1	van Schaik <i>et al.</i> , 2017
BN13	MG321276	NA	<i>M. bechsteinii</i>	1	van Schaik <i>et al.</i> , 2017
BN14	MG321277	NA	<i>M. bechsteinii</i>	1	van Schaik <i>et al.</i> , 2017
BN15	MG321278	NA	<i>M. bechsteinii</i>	1	van Schaik <i>et al.</i> , 2017
BN16	MG321279	NA	<i>M. bechsteinii</i>	1	van Schaik <i>et al.</i> , 2017
BN17	MG321280	NA	<i>M. bechsteinii</i>	1	van Schaik <i>et al.</i> , 2017
BN18	MG321281	NA	<i>M. bechsteinii</i>	1	van Schaik <i>et al.</i> , 2017
BN19	MG321282	NA	<i>M. bechsteinii</i>	1	van Schaik <i>et al.</i> , 2017
BN20	MG321283	NA	<i>M. bechsteinii</i>	1	van Schaik <i>et al.</i> , 2017
BN21	MG321284	NA	<i>M. bechsteinii</i>	1	van Schaik <i>et al.</i> , 2017
BN22	MG321285	NA	<i>M. bechsteinii</i>	1	van Schaik <i>et al.</i> , 2017
BN23	MG321286	NA	<i>M. bechsteinii</i>	1	van Schaik <i>et al.</i> , 2017
BN24	MG321287	NA	<i>M. bechsteinii</i>	1	van Schaik <i>et al.</i> , 2017
BN25	MG321288,	NA,	<i>M. bechsteinii</i> ,	2	van Schaik <i>et al.</i> , 2017
	MK140070	Бельгия	<i>M. bechsteinii</i>		McKee <i>et al.</i> , 2019
BN26	MG321289	NA	<i>M. bechsteinii</i>	1	van Schaik <i>et al.</i> , 2017
BN27	MG321290	NA	<i>M. bechsteinii</i>	1	van Schaik <i>et al.</i> , 2017
BN28	MG321291	NA	<i>M. bechsteinii</i>	1	van Schaik <i>et al.</i> , 2017
BN29	MG321292	NA	<i>M. bechsteinii</i>	1	van Schaik <i>et al.</i> , 2017
BN30	MG321293,	NA,	<i>M. bechsteinii</i> ,	2	van Schaik <i>et al.</i> , 2017
	MK140071	Бельгия	<i>M. bechsteinii</i>		McKee <i>et al.</i> , 2019
BN31	MG321294	NA	<i>M. bechsteinii</i>	1	van Schaik <i>et al.</i> , 2017
BN32	MG321295	NA	<i>M. bechsteinii</i>	1	van Schaik <i>et al.</i> , 2017
BN33	MG321296	NA	<i>M. bechsteinii</i>	1	van Schaik <i>et al.</i> , 2017
BN34	MG321297	NA	<i>M. bechsteinii</i>	1	van Schaik <i>et al.</i> , 2017
BN35	MG321298	NA	<i>M. bechsteinii</i>	1	van Schaik <i>et al.</i> , 2017
BN36	MG321299	NA	<i>M. bechsteinii</i>	1	van Schaik <i>et al.</i> , 2017
BN37	MG321300	NA	<i>M. bechsteinii</i>	1	van Schaik <i>et al.</i> , 2017
BN38	MG321301	NA	<i>M. bechsteinii</i>	1	van Schaik <i>et al.</i> , 2017
BN39	MG321302	NA	<i>M. bechsteinii</i>	1	van Schaik <i>et al.</i> , 2017
BN40	MG321303	NA	<i>M. bechsteinii</i>	1	van Schaik <i>et al.</i> , 2017
BN41	MG321304	NA	<i>M. bechsteinii</i>	1	van Schaik <i>et al.</i> , 2017
BN42	MG321305	NA	<i>M. bechsteinii</i>	1	van Schaik <i>et al.</i> , 2017
BN43	MG321306	NA	<i>M. bechsteinii</i>	1	van Schaik <i>et al.</i> , 2017
BN44	MG321307	NA	<i>M. bechsteinii</i>	1	van Schaik <i>et al.</i> , 2017
BN45	MG321308	NA	<i>M. bechsteinii</i>	1	van Schaik <i>et al.</i> , 2017
BN46	MG321309	NA	<i>M. bechsteinii</i>	1	van Schaik <i>et al.</i> , 2017
BN47	MK140069	Бельгия	<i>M. bechsteinii</i>	1	McKee <i>et al.</i> , 2019
BN48	MK140102	Венгрия, Румыния	<i>M. bechsteinii</i> , <i>M. myotis</i>	2	McKee <i>et al.</i> , 2019
<i>Basilia rybini</i> Hurka, 1969					
BR1	AB632538	Япония	<i>M. petax</i> (как <i>M. daubentonii</i>)	1	Hosokawa <i>et al.</i> , 2012

<i>Basilia truncata</i> Theodor, 1966					
BT3	AB632530 – AB632532, AB632533, AB632534 – AB632535	Япония	<i>Barbastella pacifica</i> (как <i>B. leucomelas</i>), <i>Plecotus sacrimontis</i> (как <i>Pl. auritus</i>), <i>Myotis sibiricus</i> (как <i>M. mystacinus</i>)	6	Hosokawa <i>et al.</i> , 2012
BT4	AB632536	Япония	<i>Myotis sibiricus</i> (как <i>M. mystacinus</i>)	1	Hosokawa <i>et al.</i> , 2012
BT5	AB632537	Япония	<i>M. ikonnikovi</i>	1	Hosokawa <i>et al.</i> , 2012
<i>Nycteribia allotopa</i> Speiser, 1901					
NA1	AB632539 – AB632540, AB632541 – AB632542, AB632544, LC522005	Япония	<i>Miniopterus fuscus</i> , <i>Rhinolophus pumilus</i> <i>M. fuliginosus</i>	6	Hosokawa <i>et al.</i> , 2012 –
NA2	AB632543, LC521998, LC522000	Япония	<i>Rhinolophus pumilus</i> , <i>M. fuliginosus</i>	3	Hosokawa <i>et al.</i> , 2012 –
NA3	AB632545, LC522014	Япония	<i>M. fuliginosus</i>	2	Hosokawa <i>et al.</i> , 2012 –
NA4	AB632546, LC522001	Япония	<i>M. fuliginosus</i>	2	Hosokawa <i>et al.</i> , 2012 –
NA5	AB632547, LC522004	Япония	<i>M. fuliginosus</i>	2	Hosokawa <i>et al.</i> , 2012 –
NA6	LC521999, LC522002, LC715184	Япония	<i>M. fuliginosus</i>	3	–
NA7	LC522006	Япония	<i>M. fuliginosus</i>	1	–
NA8	LC522007	Япония	<i>M. fuliginosus</i>	1	–
NA9	LC522008	Япония	<i>M. fuliginosus</i>	1	–
NA10	LC522009	Япония	<i>M. fuliginosus</i>	1	–
NA11	LC522010	Япония	<i>M. fuliginosus</i>	1	–
NA12	LC522011	Япония	<i>M. fuliginosus</i>	1	–
NA13	LC522012	Япония	<i>M. fuliginosus</i>	1	–
NA14	LC522013	Япония	<i>M. fuliginosus</i>	1	–
NA15	LC522015	Япония	<i>M. fuliginosus</i>	1	–
NA16	LC522016	Япония	<i>M. fuliginosus</i>	1	–
NA17	LC522017	Япония	<i>M. fuliginosus</i>	1	–
NA18	LC522018	Япония	<i>M. fuliginosus</i>	1	–
NA19	LC522019	Япония	<i>M. fuliginosus</i>	1	–
NA20	LC522020	Япония	<i>M. fuliginosus</i>	1	–
NA21	LC522022	Япония	<i>M. fuliginosus</i>	1	–
NA22	LC522026	Япония	<i>M. fuliginosus</i>	1	–
NA23	LC715183	Япония	<i>M. fuliginosus</i>	1	–
<i>Nycteribia kolenatii</i> Theodor et Moscona, 1954					
NK1	MK140067, MK140123	Нидерланды, Румыния	<i>Myotis daubentonii</i>	2	McKee <i>et al.</i> , 2019

NK3	MK140063 –	Бельгия,	<i>M. daubentonii</i> ,	15	McKee et al., 2019
	MK140064,				
	MK140065 –	Нидерланды,			
	MK140066,				
	MK140117 –	Румыния,	<i>Rhinolophus</i>		
	MK140118,		<i>ferrumequinum</i> ,		
	MK140120,		<i>M. daubentonii</i> ,		
	MK140121,		<i>M. oxygnathus</i> ,		
	MK140122		<i>Miniopterus</i>		
			<i>schreibersii</i>		
	MK140119,	Венгрия,	<i>M. daubentonii</i> ,		
	MK140127,				
	PP261939 –	Беларусь	<i>M. daubentonii</i>		Ларченко и др., 2024
	PP261942				
NK4	MK140129	Румыния	<i>Rh. ferrumequinum</i>	1	McKee et al., 2019
NK5	PP975062	Германия	<i>M. daubentonii</i>	1	Timm et al., 2023
NK6	MK140128	Румыния	<i>M. daubentonii</i>	1	McKee et al., 2019
NK10	MK140124	Румыния	<i>M. daubentonii</i>	1	McKee et al., 2019
NK11	MK140125	Румыния	<i>M. daubentonii</i>	1	McKee et al., 2019
NK12	MK140126	Румыния	<i>Miniopterus</i>	1	McKee et al., 2019
			<i>schreibersii</i>		
NK13	MK140131	Румыния	<i>Myotis daubentonii</i>	1	McKee et al., 2019
NK14	MK140132	Румыния	<i>M. daubentonii</i>	1	McKee et al., 2019
NK15	MK140133	Румыния	<i>M. oxygnathus</i>	1	McKee et al., 2019
NK16	MK140134	Румыния	<i>M. myotis</i>	1	McKee et al., 2019
NK17	MK140157 –	Румыния	неизвестен	3	McKee et al., 2019
	MK140159				
NK18	MK140160	Румыния	неизвестен	1	McKee et al., 2019
NK19	MK140161	Румыния	неизвестен	1	McKee et al., 2019
NK20	PP975056	Германия	<i>M. daubentonii</i>	1	Timm et al., 2023
NK21	PP975057	Болгария	<i>M. myotis</i>	1	Timm et al., 2023
NK22	PP975058	Болгария	<i>M. myotis</i>	1	Timm et al., 2023
NK23	PP975060	Грузия	<i>M. daubentonii</i>	1	Timm et al., 2023
NK24	PP975061	Грузия	<i>M. daubentonii</i>	1	Timm et al., 2023
NK25	PP975063	Германия	<i>M. daubentonii</i>	1	Timm et al., 2023
<i>Nycteribia pleuralis</i> Maa, 1968					
NP1	AB632553 –	Япония	<i>M. bombinus</i>	4	Hosokawa et al., 2012
	AB632554,		(как <i>M. nattereri</i>),		
	AB632556,		<i>M. sibiricus</i>		
	AB632557		(как <i>M. mystacinus</i>)		
			<i>M. petax</i>		
			(как <i>M. daubentonii</i>)		
NP2	AB632555	Япония	<i>M. macrodactylus</i>	1	Hosokawa et al., 2012
NP3	AB632558	Япония	<i>M. petax</i>	1	Hosokawa et al., 2012
			(как <i>M. daubentonii</i>)		
<i>Nycteribia pygmaea</i> Kishida, 1932					
NPpy1	AB632548	Япония	<i>M. macrodactylus</i>	1	Hosokawa et al., 2012
NPpy2	AB632549 –	Япония	<i>M. macrodactylus</i>	4	Hosokawa et al., 2012
	AB632552				

<i>Nycteribia schmidlii</i> Schiner, 1853					
NS1	KF021502, KF021504, KF021503	Кения	<i>Miniopterus africanus</i> ,	3	Tortosa <i>et al.</i> , 2013
NS2	KF453428, MK140135 – MK140141, MK140141 – MK140151, MK140142, MK140148, MZ380293, MZ380295, MZ380299, MZ380306	Франция, Румыния, Венгрия, Босния и Герцеговина	<i>M. inflatus</i> неизвестен, <i>M. schreibersii</i> , <i>Myotis oxygnathus</i> , <i>M. schreibersii</i> , <i>M. schreibersii</i>	20	Duron <i>et al.</i> , 2014 McKee <i>et al.</i> , 2019 Pejic <i>et al.</i> , 2021
NS3	KF453429	Габон	<i>M. schreibersii</i>	1	Duron <i>et al.</i> , 2014
NS4	MK140130	Румыния	<i>M. schreibersii</i>	1	McKee <i>et al.</i> , 2019
NS5	MK140149	Румыния	<i>M. schreibersii</i>	1	McKee <i>et al.</i> , 2019
NS6	MK140150	Румыния	<i>M. schreibersii</i>	1	McKee <i>et al.</i> , 2019
NS7	MK140152 – MK140153, MZ380296	Румыния Босния и Герцеговина	<i>M. schreibersii</i>	3	McKee <i>et al.</i> , 2019 Pejic <i>et al.</i> , 2021
NS8	MK140154 – MK140155, MZ380310	Румыния Босния и Герцеговина	<i>M. schreibersii</i> , <i>Myotis daubentonii</i> , <i>Miniopterus schreibersii</i>	3	McKee <i>et al.</i> , 2019 Pejic <i>et al.</i> , 2021
NS9	MK140156	Румыния	<i>M. schreibersii</i>	1	McKee <i>et al.</i> , 2019
NS10	MZ380294	Босния и Герцеговина	<i>M. schreibersii</i>	1	Pejic <i>et al.</i> , 2021
NS11	MZ380297	Босния и Герцеговина	<i>M. schreibersii</i>	1	Pejic <i>et al.</i> , 2021
NS12	MZ380298	Босния и Герцеговина	<i>M. schreibersii</i>	1	Pejic <i>et al.</i> , 2021
NS13	MZ380300	Босния и Герцеговина	<i>M. schreibersii</i>	1	Pejic <i>et al.</i> , 2021
NS14	MZ380301	Босния и Герцеговина	<i>M. schreibersii</i>	1	Pejic <i>et al.</i> , 2021
NS15	MZ380302	Босния и Герцеговина	<i>M. schreibersii</i>	1	Pejic <i>et al.</i> , 2021
NS16	MZ380303	Босния и Герцеговина	<i>M. schreibersii</i>	1	Pejic <i>et al.</i> , 2021
NS17	MZ380304	Босния и Герцеговина	<i>M. schreibersii</i>	1	Pejic <i>et al.</i> , 2021
NS18	MZ380305	Босния и Герцеговина	<i>M. schreibersii</i>	1	Pejic <i>et al.</i> , 2021
NS19	MZ380307	Босния и Герцеговина	<i>M. schreibersii</i>	1	Pejic <i>et al.</i> , 2021
NS20	MZ380308	Босния и Герцеговина	<i>M. schreibersii</i>	1	Pejic <i>et al.</i> , 2021

NS21	MZ380309	Босния и Герцеговина	<i>M. schreibersii</i>	1	Pejic et al., 2021
NS22	MZ380311	Босния и Герцеговина	<i>M. schreibersii</i>	1	Pejic et al., 2021
NS23	MZ380312	Босния и Герцеговина	<i>M. schreibersii</i>	1	Pejic et al., 2021
NS24	MZ380313	Босния и Герцеговина	<i>M. schreibersii</i>	1	Pejic et al., 2021
<i>Nycteribia stylidiopsis</i> Speiser, 1908					
NSt1	KF021505	Союз Коморских островов	<i>M. griveaudi</i>	1	Tortosa et al., 2013
NSt2	KF021506	Мадагаскар	<i>M. petersoni</i>	1	Tortosa et al., 2013
NSt3	KF021507 – KF021510, KF021515 – KF021517, KF453430, MF462045	Мадагаскар	<i>M. gleni</i> , <i>M. griveaudi</i>	8	Tortosa et al., 2013
		Союз Коморских островов	неизвестен		Duron et al., 2014
NSt4	KF021508	Мадагаскар	<i>M. griveaudi</i>	1	Tortosa et al., 2013
NSt5	KF021511	Мадагаскар	<i>M. majori</i>	1	Tortosa et al., 2013
NSt6	KF021512 – KF021513	Мадагаскар	<i>M. majori</i>	2	Tortosa et al., 2013
NSt7	KF021514, MF462044	Мадагаскар	<i>M. aelleni</i>	2	Tortosa et al., 2013 Ramazindrazana et al., 2017
NSt8	MF462046	Мадагаскар	<i>M. goudoti</i>	1	Ramazindrazana et al., 2017
<i>Penicillidia conspiqua</i> Speiser, 1901					
PC1	KF021535, МК140162 – МК140163, МК140165 – МК140166, МК140168, МК140164, MZ396956, MZ396960, MZ396962	Франция, Румыния, Венгрия, Босния и Герцеговина	неизвестен, <i>M. schreibersii</i> , <i>Myotis oxygnathus</i> , <i>Miniopterus schreibersii</i>	10	Duron et al., 2014 McKee et al., 2019 Pejic et al., 2021
PC2	МК140167, МК140169 – МК140174, МК140180, MZ396953 – MZ396954, MZ396959	Румыния, Босния и Герцеговина	<i>M. schreibersii</i>	12	McKee et al., 2019 Pejic et al., 2021
PC3	МК140175	Румыния	<i>M. schreibersii</i>	1	McKee et al., 2019

PC4	MK140176	Румыния	<i>M. schreibersii</i>	1	McKee et al., 2019
PC5	MK140177	Румыния	<i>M. schreibersii</i>	1	McKee et al., 2019
PC6	MK140179, MZ396961	Румыния, Босния и Герцеговина	<i>M. schreibersii</i>	2	McKee et al., 2019 Pejic et al., 2021
PC7	MZ396955	Босния и Герцеговина	<i>M. schreibersii</i>	1	Pejic et al., 2021
PC8	MZ396957, MZ396963, MZ396964	Босния и Герцеговина	<i>M. schreibersii</i>	3	Pejic et al., 2021
PC9	MZ396958	Босния и Герцеговина	<i>M. schreibersii</i>	1	Pejic et al., 2021
<i>Penicillidia dufouri</i> (Westwood, 1834)					
PD1	MK140181, MK140182, MZ389896	Румыния, Венгрия, Босния и Герцеговина	<i>Myotis myotis</i> , <i>Miniopterus schreibersii</i>	3	McKee et al., 2019 Pejic et al., 2021
PD2	MK140183	Венгрия	<i>Myotis myotis</i>	1	McKee et al., 2019
PD3	MZ389897	Босния и Герцеговина	<i>Miniopterus schreibersii</i>	1	Pejic et al., 2021
PD4	MZ389898	Босния и Герцеговина	<i>Miniopterus schreibersii</i>	1	Pejic et al., 2021
PD5	NC_079651, OQ658726	Китай	неизвестен	2	не опубликован
<i>Penicillidia fulvida</i> (Bigot, 1885)					
PF1	EF531222, KF021520, ON704674 – ON704675, ON704683 – ON704700, ON704704, ON704710, ON704711, ON704679 – ON704682, ON704701, ON704702, ON704709, ON704703	неизвестна, Кения	неизвестен, <i>M. africanus</i> , <i>Miniopterus sp.</i> , <i>Myotis tricolor</i> , <i>Rhinolophus cf. landeri</i> , <i>Rh. clivosus</i> ,	35	Petersen et al., 2007 Tortosa et al., 2023 Verrett et al., 2019
PF2	KF021518, KF021519	Мадагаскар	<i>Triaenops afer</i> <i>Miniopterus gleni</i> , <i>M. griveaudi</i>	2	Tortosa et al., 2023

PF3	ON704664, ON704668, ON704665, ON704669, ON704714 – ON704716, ON704666, ON704667, ON704721, ON704670	Кения	<i>Rhinolophus fumigatus, Miniopterus sp., Myotis tricolor, Coleura afra</i>	11	Verrett <i>et al.</i> , 2019
PF4	ON704671	Кения	<i>Taphozous hildegardae</i>	1	Verrett <i>et al.</i> , 2019
PF5	ON704672	Кения	<i>Miniopterus sp.</i>	1	Verrett <i>et al.</i> , 2019
PF6	ON704673	Кения	<i>Myotis tricolor</i>	1	Verrett <i>et al.</i> , 2019
PF7	ON704676	Кения	<i>Miniopterus sp.</i>	1	Verrett <i>et al.</i> , 2019
PF8	ON704677	Кения	<i>Miniopterus sp.</i>	1	Verrett <i>et al.</i> , 2019
PF9	ON704678	Кения	<i>Nycteris thebaica</i>	1	Verrett <i>et al.</i> , 2019
PF10	ON704705 – ON704706, ON704708, ON704718, ON704719, ON704707	Кения	<i>Rhinolophus fumigatus, Rh. cf. landeri</i>	6	Verrett <i>et al.</i> , 2019
PF11	ON704713	Кения	<i>Miniopterus sp.</i>	1	Verrett <i>et al.</i> , 2019
PF12	ON704720	Кения	<i>Miniopterus sp.</i>	1	Verrett <i>et al.</i> , 2019
<i>Penicillidia jenynsii</i> Westwood, 1835					
PJ1	AB632559, AB632561	Япония	<i>M. fuliginosus</i>	2	Hosokawa <i>et al.</i> , 2012
PJ2	AB632560	Япония	<i>M. fuliginosus</i>	1	Hosokawa <i>et al.</i> , 2012
PJ3	AB632562	Япония	<i>M. fuliginosus</i>	1	Hosokawa <i>et al.</i> , 2012
PJ4	AB632563	Япония	<i>M. fuliginosus</i>	1	Hosokawa <i>et al.</i> , 2012
PJ5	OQ127278, NC_085813	Китай	неизвестен	2	Yang <i>et al.</i> , 2023
<i>Penicillidia leptothrinax</i> Speiser, 1908					
PL1	KF021521	Мадагаскар	<i>M. griveaudi</i>	1	Tortosa <i>et al.</i> , 2023
PL2	KF021522, KF021523, KF021528	Мадагаскар	<i>M. griveaudi, M. manavi, M. soroculus</i>	3	Tortosa <i>et al.</i> , 2023
PL3	KF021524	Союз Коморских островов	<i>M. griveaudi</i>	1	Tortosa <i>et al.</i> , 2023
PL4	KF021525, KF021533	Мадагаскар	<i>M. manavi, M. mahafaliensis</i>	2	Tortosa <i>et al.</i> , 2023
PL5	KF021526	Мадагаскар	<i>M. manavi</i>	1	Tortosa <i>et al.</i> , 2023
PL6	KF021527	Мадагаскар	<i>M. majori</i>	1	Tortosa <i>et al.</i> , 2023
PL7	KF021529	Мадагаскар	<i>M. petersoni</i>	1	Tortosa <i>et al.</i> , 2023
PL8	KF021530	Мадагаскар	<i>M. gleni</i>	1	Tortosa <i>et al.</i> , 2023
PL9	KF021531	Мадагаскар	<i>M. gleni</i>	1	Tortosa <i>et al.</i> , 2023
PL10	KF021532	Мадагаскар	<i>M. mahafaliensis</i>	1	Tortosa <i>et al.</i> , 2023

PL11	KF021534	Мадагаскар	<i>M. soroculus</i>	1	Tortosa <i>et al.</i> , 2023
PL12	MF462049	Мадагаскар	<i>M. manavi</i>	1	Ramasindrazana <i>et al.</i> , 2017
PL13	MF462050	Мадагаскар	<i>M. manavi</i>	1	Ramasindrazana <i>et al.</i> , 2017
PL14	MF462051	Мадагаскар	<i>M. manavi</i>	1	Ramasindrazana <i>et al.</i> , 2017
<i>Penicillidia monoceros</i> Speiser, 1900					
PM1	MW590967, MW590972, MZ627717, MZ350230 – MZ350231, OP758801 – OP758803, PP261938	Финляндия, Китай, Беларусь	неизвестен, <i>Myotis dasycneme</i>	2	не опубликован, не опубликован, Ларченко и др., 2024
PM2	AB632564 – AB632565, AB632566 – AB632567	Япония	<i>M. petax</i> , <i>M. macrodactylus</i>	4	Hosokawa <i>et al.</i> , 2012
PM5	OP758805	Китай	неизвестен	1	не опубликован
<i>Phthiridium biarticulatum</i> Hermann, 1804					
PB2	MK140105, MK140110, MK140106, MK140109, MK140112, MK140107, MK140108, MK140111, MZ396965	Румыния, Босния и Герцеговина	<i>Rh. euryale</i> , <i>Rh. mehelyi</i> , <i>Rh. blasii</i> , <i>Rh. ferrumequinum</i> , <i>M. capaccinii</i> , <i>Rh. ferrumequinum</i>	9	McKee <i>et al.</i> , 2019 Pejic <i>et al.</i> , 2021
PB3	MK140113	Румыния	<i>Rh. mehelyi</i>	1	McKee <i>et al.</i> , 2019
PB4	MK140114	Румыния	<i>Rh. blasii</i>	1	McKee <i>et al.</i> , 2019
PB5	MK140115, MK140116, MZ396967	Румыния, Босния и Герцеговина	<i>Rh. euryale</i> , <i>Rh. mehelyi</i> <i>Rh. ferrumequinum</i>	3	McKee <i>et al.</i> , 2019 Pejic <i>et al.</i> , 2021
PB6	MZ396966	Босния и Герцеговина	<i>Rh. ferrumequinum</i>	1	Pejic <i>et al.</i> , 2021
PB7	MZ396968	Босния и Герцеговина	<i>Rh. ferrumequinum</i>	1	Pejic <i>et al.</i> , 2021
PB8	MZ396969	Босния и Герцеговина	<i>Rh. ferrumequinum</i>	1	Pejic <i>et al.</i> , 2021
PB9	MZ396970	Босния и Герцеговина	<i>Rh. ferrumequinum</i>	1	Pejic <i>et al.</i> , 2021