

# Видовой состав, распространение, хост-специфичность, морфологические и генетические особенности мух кровососок рукокрылых (Diptera, Nycteribiidae) в Беларуси

Александра И. Ларченко<sup>1</sup>, Ульяна В. Горобейко<sup>2</sup>, Екатерина В. Маковецкая<sup>1</sup>, Павел С. Кирьянов<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Научно-практический центр Национальной академии наук Беларусь по биоресурсам, Минск, Беларусь

<sup>2</sup>Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии Дальневосточного отделения Российской академии наук, Владивосток, Россия

<sup>3</sup>Институт леса НАН Беларусь, Гомель, Беларусь

## Контактное лицо

Александра И. Ларченко, научный сотрудник лаборатории популяционной экологии наземных позвоночных и управления биоресурсами ГНПО «Научно-практический центр Национальной академии наук Беларусь по биоресурсам»; 220072 Республика Беларусь, г. Минск, ул. Академическая, д. 27. Тел. +375291128849 Email [alexa.lar@mail.ru](mailto:alexa.lar@mail.ru) ORCID <https://orcid.org/0000-0002-2332-6914>

## Формат цитирования

Ларченко А.И., Горобейко У.В., Маковецкая Е.В., Кирьянов П.С. Видовой состав, распространение, хост-специфичность, морфологические и генетические особенности мух кровососок рукокрылых (Diptera, Nycteribiidae) в Беларуси // Юг России: экология, развитие. 2024. Т.19, № 2. С. 40-56. DOI: 10.18470/1992-1098-2024-2-5

Получена 16 марта 2024 г.

Прошла рецензирование 10 апреля 2024 г.

Принята 26 апреля 2024 г.

## Резюме

Цель – определить видовой состав мух кровососок (Diptera: Nycteribiidae), паразитирующих на рукокрылых, на территории Беларусь. Обозначить области их распространения и виды хозяев-прокормителей. Установить таксономическое положение белорусских образцов Nycteribiidae.

Собственная коллекция мух кровососок, собранная в 2019–2023 гг. на территории Беларусь. Видовая идентификация проводилась как по морфологическим признакам, так и с помощью молекулярно-генетических методов.

Для территории Беларусь характерна видовая спецификация научниц на рукокрылых-прокормителях: *P. monoceros* встречается преимущественно на ночнице прудовой, отмечена в северной части страны; *N. kolenatii* широко распространена по всей территории Беларусь, отмечена только на ночнице водяной. Выявлены отклонения некоторых таксономически значимых признаков изученных особей *N. kolenatii* от приведенных в определительных ключах и описаниях видов. Особи, представленные в GenBank как *N. kolenatii*, представляют собой три различные генетические линии. Белорусские образцы принадлежат к центральному гаплотипу КН1.

Мухи-паучницы в Беларусь обнаружены на двух видах рукокрылых: *M. daubentonii* и *M. dasypneme*. Генетическая неоднородность представителей вида *N. kolenatii* и обнаруженная вариабельность таксономически значимых морфологических признаков может свидетельствовать как о неправильной видовой идентификации депонированных в GenBank сиквенсов *N. kolenatii*, так и о присутствии криптических видов среди представителей данной группы. Скрытое генетическое разнообразие и выявленные морфологические особенности видов рода *Nycteribia* требуют дальнейшего изучения, включая таксономическую ревизию на основе комплексного морфологического и генетического анализа.

## Ключевые слова

Nycteribiidae, эктопаразиты, рукокрылые, паучницы, *Penicillidia monoceros*, *Nycteribia kolenatii*.

# Species composition, distribution, host-specificity, morphological and genetic characteristics of bat flies (Diptera, Nycteribiidae) in Belarus

Aleksandra I. Larchanka<sup>1</sup>, Uliana V. Gorobeyko<sup>2</sup>, Ekaterina V. Makovetskaya<sup>1</sup> and Pavel S. Kiryanov<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Scientific and Practical Centre for Bioresources, National Academy of Sciences, Minsk, Belarus

<sup>2</sup>Federal Scientific Centre, East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russian Federation

<sup>3</sup>Forest Research Institute, Gomel, Belarus

## Principal contact

Aleksandra I. Larchanka, Researcher, Laboratory of Population Ecology of Terrestrial Vertebrates and Bioresource Management SNPO, Scientific and Practical Centre for Bioresources, National Academy of Sciences of Belarus; 220072, 27 Akademicheskaya St, Minsk, Belarus.  
Tel. +375291128849

Email [alexa.lar@mail.ru](mailto:alexa.lar@mail.ru)

ORCID <https://orcid.org/0000-0002-2332-6914>

## How to cite this article

Larchanka A.I., Gorobeyko U.V., Makovetskaya E.V., Kiryanov P.S. Species composition, distribution, host-specificity, morphological and genetic characteristics of bat flies (Diptera, Nycteribiidae) in Belarus. *South of Russia: ecology, development.* 2024; 19(2):40-56. (In Russ.) DOI: 10.18470/1992-1098-2024-2-5

Received 16 March 2024

Revised 10 April 2024

Accepted 26 April 2024

## Abstract

To determine the species composition of bat flies (Diptera: Nycteribiidae) in Belarus and to indicate their areas of distribution and hosts. To establish the taxonomic position of Belarusian specimens of Nycteribiidae.

Own collection of bat flies, collected in 2019–2023 in Belarus. Species identification was carried out both by morphological characteristics and using molecular genetic methods.

There species preferences on hosts of bat flies in Belarus: *P. monoceros* is found mainly on *M. dasycneme*, recorded in the northern part of the country; *N. kolenatii* is widespread throughout Belarus, and recorded only on the *M. daubentonii*. Deviations of some morphological characteristics from the keys and descriptions of the species of the *N. kolenatii* individuals studied were revealed. The individuals presented in GenBank as *N. kolenatii* represent three different genetic lines. The Belarusian samples belong to the central haplotype KH1.

Bat flies in Belarus were found on two species of bats: *M. daubentonii* and *M. dasycneme*. The genetic heterogeneity of representatives of *N. kolenatii* and the detected variability of taxonomically significant morphological characters may indicate both incorrect species identification of *N. kolenatii* sequences deposited in GenBank, as well as the presence of cryptic species among representatives of this group. The hidden genetic diversity and identified morphological features of species of the genus *Nycteribia* require further study, including taxonomic revision based on comprehensive morphological and genetic analysis.

## Key Words

Nycteribiidae, ectoparasites, bats, bat flies, *Penicillidia monoceros*, *Nycteribia kolenatii*.

## ВВЕДЕНИЕ

Паучницы, или никтерибииды, – семейство специализированных паразитов летучих мышей, представленное в Палеарктике 55 видами [1]. Эта группа во многих регионах слабо изучена в силу особенностей своей экологии, которые затрудняют сбор материала. Для Беларуси в 1982 году специалист по данной группе Г.В. Фарафонова упоминала об обитании пяти видов паучниц в БССР [2], однако не приводила конкретного списка. В 2020 г. удалось подтвердить обитание в Беларуси двух видов – *Penicillidia monoceros* Speiser, 1900 и *Nycteribia kolenatii* Theodor & Moscona, 1954 [3].

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Учетные ловы рукокрылых проводились с 2019 по 2023 гг. в летний сезон. Отловы проводились по стандартной методике с использованием нейлоновых паутинных сетей длиной от 6 до 10 м в ночное время суток. Видовая идентификация проведена при помощи ключей для определения рукокрылых [4]. У пойманных летучих мышей определяли основные характеристики, а также собирали пробы эктопаразитов, обнаруженных на животном. Насекомые собирались пинцетом, после чего помещались в пробирки с 70 % этиловым спиртом для хранения и дальнейшей камеральной обработки. Видовая принадлежность никтерибиид устанавливалась по определительным ключам для данной группы насекомых [5], а также для некоторых экземпляров с помощью молекулярно-генетических методов. Фотографии генитальных структур сделаны с помощью микроскопа Euromex NSZ-810, камеры Euromex CMEX-5 DC.5000-Pro и программного обеспечения ImageFocus Alpha v. 1.3.7.19879.20211123.

Получение препаратов суммарной ДНК осуществлялось с использованием модифицированного СТАВ-метода. В качестве маркерного региона выбран фрагмент митохондриального гена субъединицы I цитохром с-оксидазы (mtCOI), flankированного олигонуклеотидными праймерами

следующего состава: LCO1490 (5'-GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG-3') и HCO2198 (5'-TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA-3') [6].

Полимеразная цепная реакция осуществлялась с применением набора ArtMix Форез (2X) (АртБиоТех, РБ) согласно инструкции фирмы-производителя. Электрофоретическое разделение ПЦР продуктов проводили в 1.5 % агарозном геле с использованием 1 × ТВЕ. Окраска гелей осуществлялась в растворе бромистого этидия. Секвенирующую реакцию выполняли с использованием секвенирующего буфера BigDye Terminator v1.1 Cycle Sequencing Kit согласно инструкции фирмы-производителя. Секвенирование по Сэнгеру проводили на базе генетического анализатора Applied Biosystems 3500 (Thermo Scientific, США) [7].

Редактирование и выравнивание последовательностей COI проводили с использованием программы BioEdit 7.0.9.0. Полученные последовательности были депонированы в GenBank под номерами PP26138-42. Для сравнительного анализа привлечены аналогичные участки mtДНК видов рода *Nycteribia* и *P. monoceros* из базы Национального центра биотехнологической информации США [8]. В качестве внешней группы выступили *Basilia rybini* Hurka 1969 (AB632538) и *Cyclopodia horsfieldi* Meijere, 1899 (KF273779).

В силу того, что для некоторых видов рода *Nycteribia* в GenBank была представлена неполная последовательность COI, филогенетическое дерево было построено по всем доступным последовательностям, длина которых варьировалась от 421 до 658 п.н. (табл. 1). Для построения сети гаплотипов и вычисления внутри- и межвидовых генетических дистанций использован более короткий участок COI длиной 598 п.н., при этом особи, последовательность COI которых была короче, из дальнейшего анализа были исключены. В таблице 1 приведены гаплотипы и соответствующие номера особей из GenBank, вошедших в анализ.

**Таблица 1.** Гаплотипы и соответствующие номера особей из GenBank, вошедшие в анализ  
**Table 1.** Haplotypes and corresponding GenBank samples included in the analysis

Гаплотип Haplotype	ID GenBank	Страна Country	Хозяин Host	N
<i>Nycteribia kolenatii</i> s. l.				
KH1	PP261939-42 MK140064 MK140119 MK140065-66 MK140118 MK140120 MK140121-22 MK140117 MW590968	Беларусь / Belarus Бельгия / Belgium Венгрия / Hungary Нидерланды / Netherlands Румыния / Romania Румыния / Romania Румыния / Romania Румыния / Romania Финляндия / Finland	<i>Myotis daubentonii</i> <i>Myotis daubentonii</i> <i>Myotis daubentonii</i> <i>Myotis daubentonii</i> <i>Myotis daubentonii</i> <i>Myotis oxygnathus</i> <i>Miniopterus schreibersii</i> <i>Rhinolophus ferrumequinum</i> неизвестен	14
KH2	MK140123 MK140067	Румыния / Romania Нидерланды / Netherlands	<i>Myotis daubentonii</i> <i>Myotis daubentonii</i>	2
KH3	MK140129	Румыния / Romania	<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	1
KH4	MK140126	Румыния / Romania	<i>Miniopterus schreibersii</i>	1
KH5	MZ627133	Финляндия / Finland	неизвестен	1
KH6	MK140125	Румыния / Romania	<i>Myotis daubentonii</i>	1
KH7	MK140127 MK140063	Венгрия / Hungary Бельгия / Belgium	<i>Myotis daubentonii</i> <i>Myotis daubentonii</i>	2

<b>KH8</b>	MK140124	Румыния / Romania	<i>Myotis daubentonii</i>	1
<b>KH9</b>	MK140128	Румыния / Romania	<i>Myotis daubentonii</i>	1
<b>KH10</b>	MK140131	Румыния / Romania	<i>Myotis myotis</i>	1
<b>KH11</b>	MK140132	Румыния / Romania	<i>Myotis myotis</i>	1
<b>KH12</b>	MK140134	Румыния / Romania	<i>Myotis myotis</i>	1
<b>KH13</b>	MK140133	Румыния / Romania	<i>Myotis oxygnathus</i>	1
<b>KH14</b>	MK140157-159	Румыния / Romania	<i>Myotis myotis</i>	3
<b>KH15</b>	MK140160	Румыния / Romania	<i>Myotis myotis</i>	1
<b>KH16</b>	MK140161	Румыния / Romania	<i>Myotis myotis</i>	1
<b><i>Nycteribia schmidlii</i> Schiner 1853</b>				
<b>SCH1</b>	MZ380293 MK140135 MK140136-38, MK140141, MK140143-46	Сербия / Serbia Венгрия / Hungary Румыния / Romania	<i>Miniopterus schreibersii</i> <i>Miniopterus schreibersii</i> <i>Miniopterus schreibersii</i>	
	MK140139 MK140142	Румыния / Romania Румыния / Romania	<i>Myotis daubentonii</i> <i>Myotis oxygnathus</i>	12
<b>SCH2</b>	MZ380299 MK140148 MK140147	Сербия / Serbia Венгрия / Hungary Румыния / Romania	<i>Miniopterus schreibersii</i> <i>Miniopterus schreibersii</i> <i>Miniopterus schreibersii</i>	3
<b>SCH3</b>	MZ380310 MK140154 MK140155	Сербия / Serbia Румыния / Romania Румыния / Romania	<i>Miniopterus schreibersii</i> <i>Miniopterus schreibersii</i> <i>Myotis daubentonii</i>	3
<b>SCH4</b>	MK140130	Румыния / Romania	<i>Miniopterus schreibersii</i>	1
<b>SCH5</b>	KF021502, KF021504 KF021503	Кения / Kenya Кения / Kenya	<i>Miniopterus africanus</i> <i>Miniopterus inflatus</i>	3
<b>n/a</b>	MZ380294-298, MZ380300- 306, MZ380308-13 MZ380307 MK140150 MK140151, MK140153, MK140156	Сербия / Serbia Босния и Герцеговина / Bosnia and Herzegovina Венгрия / Hungary Румыния / Romania	<i>Miniopterus schreibersii</i> <i>Miniopterus schreibersii</i> <i>Miniopterus schreibersii</i> <i>Miniopterus schreibersii</i>	
<b><i>Nycteribia stylidiopsis</i> Speiser, 1908</b>				
<b>STH1</b>	KF021512	Мадагаскар / Madagascar	<i>Miniopterus majori</i>	1
<b>STH2</b>	KF021509-10, KF021515 KF021507, KF021516-17 MF462045	Мадагаскар / Madagascar Мадагаскар / Madagascar Мадагаскар / Madagascar	<i>Miniopterus griveaudi</i> <i>Miniopterus gleni</i> <i>Myotis goudotii</i>	7
<b>STH3</b>	KF021505	Коморские о-ва / Comoros	<i>Miniopterus griveaudi</i>	1
<b>STH4</b>	MF462046	Мадагаскар / Madagascar	<i>Myotis goudotii</i>	1
<b>STH5</b>	KF021506	Мадагаскар / Madagascar	<i>Miniopterus petersoni</i>	1
<b>n/a</b>	KF021511, KF021513 KF021508 MF462044, KF021514	Мадагаскар / Madagascar Мадагаскар / Madagascar Мадагаскар / Madagascar	<i>Miniopterus majori</i> <i>Miniopterus griveaudi</i> <i>Miniopterus aelleni</i>	
<b><i>Nycteribia pleuralis</i> Maa, 1968</b>				
<b>PLH1</b>	AB632555 AB632557 AB632553-54 AB632556	Япония / Japan Япония / Japan Япония / Japan Япония / Japan	<i>Myotis macrodactylus</i> <i>Myotis petax</i> <i>Myotis bombinus</i> <i>Myotis ikonnikovi</i>	5
<b>PLH2</b>	AB632558	Япония / Japan	<i>Myotis petax</i>	1
<b><i>Nycteribia pygmaea</i> (Kishida, 1932)</b>				
<b>PYH1</b>	AB632549-52	Япония / Japan	<i>Myotis macrodactylus</i>	4
<b>PYH2</b>	AB632548	Япония / Japan	<i>Myotis macrodactylus</i>	1
<b><i>Nycteribia allotopa</i> Speiser, 1901</b>				
<b>AH1</b>	MT362937, MT362943 LC521998, LC522000, LC522015	Южная Корея / South Korea Япония / Japan	<i>Miniopterus cf. schreibersii</i> <i>Miniopterus fuliginosus</i>	5
<b>AH2</b>	MT362944 AB632541-42 AB632539-40 LC522005	Южная Корея / South Korea Япония / Japan Япония / Japan Япония / Japan	<i>Rhinolophus ferrumequinum</i> <i>Rhinolophus pumilus</i> <i>Miniopterus fuscus</i> <i>Miniopterus fuliginosus</i>	6
<b>AH3</b>	LC521999, LC522002, LC715184	Япония / Japan	<i>Miniopterus fuliginosus</i>	3
<b>AH4</b>	AB632545, LC522014	Япония / Japan	<i>Miniopterus fuliginosus</i>	2
<b>AH5</b>	LC715183	Япония / Japan	<i>Miniopterus fuliginosus</i>	1
<b>AH6</b>	MT362943	Южная Корея / South Korea	<i>Miniopterus cf. schreibersii</i>	1

AH7	LC522003, LC715185 ( <i>Nycteribia</i> sp.)	Япония / Japan	<i>Miniopterus fuliginosus</i>	2
n/a	MT362942 OQ270755	Южная Корея / South Korea Китай / China	<i>Myotis macrodactylus</i> <i>Miniopterus fuliginosus</i>	
	LC522001, LC522003-004, LC522006-13, LC522016-20, LC522022, LC5220226, AB632544, AB632546-47	Япония / Japan	<i>Miniopterus fuliginosus</i>	
<b><i>Nycteribia parvula</i> Speiser, 1900</b>				
PH1	MT362938 OP442519	Южная Корея / South Korea Китай / China	<i>Miniopterus cf. schreibersii</i> <i>Miniopterus fuliginosus</i>	
	LC521995, LC521997, LC522023	Япония / Japan	<i>Miniopterus fuliginosus</i>	9+2
	OQ184583-86 ( <i>Nycteribia</i> sp. B)	Китай, Гонконг / China, Hong Kong	<i>Miniopterus</i> sp.	AH7
PH2	LC521996, LC522021	Япония / Japan	<i>Miniopterus fuliginosus</i>	2
PH3	LC521994, LC522024	Япония / Japan	<i>Miniopterus fuliginosus</i>	2
PH4	OQ184587 ( <i>Nycteribia</i> sp. B)	Китай, Гонконг / China, Hong Kong	<i>Miniopterus</i> sp	1
PH5	KF021501	Филиппины / Philippines	<i>Miniopterus schreibersii</i>	1
n/a	MT362946 LC522025	Южная Корея / South Korea Япония / Japan	<i>Miniopterus cf. schreibersii</i> <i>Miniopterus fuliginosus</i>	
	OQ184588 ( <i>Nycteribia</i> sp. B)	Китай, Гонконг / China, Hong Kong	<i>Miniopterus</i> sp.	
<b><i>Nycteribia formosana</i> nom. dub. (Karaman, 1939)</b>				
FH1	OQ675011	Китай / China	<i>Myotis fimbriatus</i>	1
FH2	OQ184573-74 ( <i>Nycteribia</i> sp. A)	Китай, Гонконг / China, Hong Kong	<i>Myotis pilosus</i>	2
FH3	OQ184575-77 sp. A	Китай, Гонконг / China, Hong Kong	<i>Myotis pilosus</i>	3
FH4	MZ483869 ( <i>Nycteribia</i> sp.)	Япония / Japan	неизвестен / unknown	1
<b>Неизвестные <i>Nycteribia</i> sp. / unknown <i>Nycteribia</i> sp.</b>				
UNH1	MZ483870 ( <i>Nycteribia</i> sp.)	Япония / Japan	неизвестен / unknown	1
UNH2	MZ483871 ( <i>Nycteribia</i> sp.)	Япония / Japan	неизвестен / unknown	1
UNH3	OQ184578-79 ( <i>Nycteribia</i> sp. D)	Китай, Гонконг / China, Hong Kong	<i>Miniopterus magnater</i>	2
UNH4	OQ184569-72 ( <i>Nycteribia</i> sp. E)	Китай, Гонконг / China, Hong Kong	<i>Miniopterus</i> sp.	4
UNH5	OQ184580-82 ( <i>Nycteribia</i> sp. F)	Китай, Гонконг / China, Hong Kong	<i>Miniopterus pusillus</i>	3
<b><i>Penicillidia monoceros</i></b>				
H1	PP261938 MW590967 MW590972	Беларусь / Belarus Финляндия / Finland Финляндия / Finland	<i>Myotis dasycneme</i> неизвестен / unknown неизвестен / unknown	3
H2	AB632564-65 AB632566-67	Япония / Japan Япония / Japan	<i>Myotis macrodactylus</i> <i>Myotis daubentonii</i>	4
H3	MZ627717	Финляндия / Finland	неизвестен / unknown	1
H4	MZ350230	Китай / China	неизвестен / unknown	1
H5	MZ350231	Китай / China	неизвестен / unknown	1

Филогенетические реконструкции с использованием метода максимального правдоподобия (ML) выполнены в программе MEGA ver. 11 [9]. Наиболее подходящую филогенетическую модель для построения филогенетического дерева COI определяли с помощью ModelTest в программе MEGA11: GTR+G+I (модель General Time-Reversible, включая инвариантные сайты и нормальное распределение). Устойчивость кластеризации оценивалась с помощью bootstrap-анализа при 1000 циклах. При построении сети гаплотипов COI использовано программное обеспечение PopART (Population Analysis with Reticu-

late Trees) [10], для расчета использован метод «Median Joining network». Генетические р-дистанции были подсчитаны в программе MEGA11, как между отдельными гаплотипами внутри *N. kolenatii* s. lato, так и между различными видами рода *Nycteribia*.

#### ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Всего с более чем тысячей отловленных животных, относящихся к 13 видам рукокрылых, было собрано и определено 69 проб паучниц (124 особи насекомых). Хозяевами выступали только 2 вида рукокрылых:

ночница водяная (*Myotis daubentonii* (Kuhl, 1817)) и ночница прудовая (*Myotis dasycneme* (Boie, 1825)).

*Penicillidia monoceros* Speiser, 1900

**Материал:** 1♀ на *Myotis daubentonii*, Беларусь, Могилевская обл., Быховский р-н, д. Грудиновка, 04.VII.2019, (номер коллекции PS0013); 1♂ на *M. dasycneme*, Беларусь, Минская обл., Мядельский р-н, Дендросад, 19.VII.2019, (н. к. PS0029); 1♂ 1♀ на *M. dasycneme*, Беларусь, Минская обл., Мядельский р-н, о. Нарочь (окр.д. Степенево), 16.VI.2020, (н. к. PS0051); 1♀ на *M. dasycneme*, Беларусь, Минская обл., Мядельский р-н, окр.д. Володьки (р. Свирица), 19.VI.2020, (н. к. PS0058); 1♂ на *M. daubentonii*, Беларусь, Витебская обл., Лепельский р-н, д. Кветча, 12.VIII.2020, (н. к. L\_PS0010); 2♀ на *M. dasycneme*, Беларусь, Витебская обл., Лепельский р-н, д. Кветча, 12.VIII.2020, (н. к. L\_PS0017); 1♀ на *M. dasycneme*, Беларусь, Минская обл., Мядельский р-н, р. Нарочанка, 04.VII.2022, (н. к. L\_PS0107); 1♂ 1♀ на *M. dasycneme*, Беларусь, Минская обл., Мядельский р-н, р. Нарочанка, 04.VII.2022, (н. к. L\_PS0108); 1♀ на *M. dasycneme*, Беларусь, Минская обл., Мядельский р-н, о. Белое, 06.VII.2022, (н. к. L\_PS0113); 2♂ 1♀ на *M. dasycneme*, Беларусь, Минская обл., Мядельский р-н, о. Белое, 06.VII.2022, (н. к. L\_PS0117); 1♂ на *M. dasycneme*, Беларусь, Минская обл., Мядельский р-н, о. Белое, 06.VII.2022, (н. к. L\_PS0118); 1♀ на *M. dasycneme*, Беларусь, Витебская обл., Городокский р-н, окр.д. Волково, 02.VIII.2023, (н. к. L\_PS0186); 1♂ на *M. dasycneme*, Беларусь, Витебская обл., Городокский р-н, окр.д. Прудок, окр.о. Большая Осмota, 03.VIII.2023, (н. к. L\_PS0187);

**Хозяева-прокормители:** *Myotis dasycneme*, *M. daubentonii*, *M. petax* Hollister, 1912, *M. myotis* (Borkhausen, 1797), *M. emarginatus* (Geoffroy, 1806), *M. mystacinus* (Kuhl, 1817), *M. nattereri* (Kuhl, 1817), *M. ikonnikovi* Ognev, 1912, *M. bombinus* Thomas, 1906, *M. macrodactylus* (Temminck, 1840), *Nyctalus noctula* (Schreber, 1774), *Plecotus auritus* Linnaeus, 1758, *Vespertilio murinus* Linnaeus, 1758, *Eptesicus nilssonii* (Keyserling & Blasius, 1839).

**Распространение:** транспалеарктический boreальный вид. [11; 12].

*Nycteribia kolenatii* Theodor & Moscona, 1954

**Материал:** 1♂ на *Myotis daubentonii*, Беларусь, Минская обл., Мядельский р-н, о. Бол. Швакшты, 23.VII.2019, (номер коллекции PS0035); 1♂ на *M. daubentonii*, Беларусь, Минская обл., Воложинский р-н, Сябрыньские озера, 09.VII.2020, (н. к. PS0061); 1♀ на *M. daubentonii*, Беларусь, Минская обл., Воложинский р-н, р. Илочь, ур. Марчеха, 28.VII.2020, (н. к. L\_PS0001); 1♀ на *M. daubentonii*, Беларусь, Минская обл., Воложинский р-н, р. Илочь, ур. Марчеха, 28.VII.2020, (н. к. L\_PS0002); 1♂ на *M. daubentonii*, Беларусь, Минская обл., Воложинский р-н, р. Илочь, ур. Марчеха, 28.VII.2020, (н. к. L\_PS0003); 1♂ на *M. daubentonii*, Беларусь, Минская обл., Воложинский р-н, р. Илочь, ур. Марчеха, 28.VII.2020, (н. к. L\_PS0004); 1♂ на *M. daubentonii*, Беларусь, Минская обл., Воложинский р-н, р. Илочь, ур. Марчеха, 28.VII.2020, (н. к. L\_PS0005); 1♂ на *M. daubentonii*, Беларусь, Минская обл., Воложинский р-н, р. Илочь, ур. Марчеха, 28.VII.2020, (н. к. L\_PS0006); 1♀ на *M. daubentonii*, Беларусь, Минская обл.,

обл., Воложинский р-н, р. Илочь, ур. Марчеха, 28.VII.2020, (н. к. L\_PS0007); 1♂ на *M. daubentonii*, Беларусь, Минская обл., Воложинский р-н, р. Илочь, урочище марчеха, 28.VII.2020, (н. к. L\_PS0008); 2♀ на *M. daubentonii*, Беларусь, Витебская обл., Лепельский р-н, д. Кветча, 12.VIII.2020, (н. к. L\_PS0011); 1♂ на *M. daubentonii*, Беларусь, Витебская обл., Лепельский р-н, д. Кветча, 12.VIII.2020, (н. к. L\_PS0014); 1♀ на *M. daubentonii*, Беларусь, Витебская обл., Лепельский р-н, д. Кветча, 12.VIII.2020, (н. к. L\_PS0015); 1♂ на *M. daubentonii*, Беларусь, Витебская обл., Лепельский р-н, д. Кветча, 12.VIII.2020, (н. к. L\_PS0016); 1♂ на *M. daubentonii*, Беларусь, Минская обл., Борисовский р-н, д. Палик, кордон, 13.VIII.2020, (н. к. L\_PS0019); 1♂ 2♀ на *M. daubentonii*, Беларусь, Минская обл., Мядельский р-н, о. Белое, кемпинг, 24.VIII.2020, (н. к. L\_PS0023); 1♀ на *M. daubentonii*, Беларусь, Минская обл., Мядельский р-н, о. Белое, 25.VIII.2020, (н. к. L\_PS0024); 1♂ на *M. daubentonii*, Беларусь, Минская обл., Мядельский р-н, о. Белое, кемпинг, 26.VIII.2020, (н. к. L\_PS0025); 1♀ на *M. daubentonii*, Беларусь, Минская обл., Воложинский р-н, р. Илочь, ур. Марчеха, 28.VII.2020, (н. к. L\_PS0031); 1♂ на *M. daubentonii*, Беларусь, Минская обл., Несвижский р-н, о. Вишневское, 26.VIII.2020, (н. к. L\_PS0035); 1♂ 2♀ на *M. daubentonii*, Беларусь, Минская обл., Копыльский р-н, окр.д. Долгое, 24.VI.2021, (н. к. L\_PS0038); 1♂ 1♀ на *M. daubentonii*, Беларусь, Гродненская обл., Гродненский р-н, окр.д. Калеты, р. Черная Ганча, 06.VII.2021, (н. к. L\_PS0040); 1♂ на *M. daubentonii*, Беларусь, Гродненская обл., Гродненский р-н, окр.д. Калеты, р. Черная Ганча, 06.VII.2021, (н. к. L\_PS0042); 1♂ на *M. daubentonii*, Беларусь, Гродненская обл., Гродненский р-н, окр.д. Калеты, р. Черная Ганча, 06.VII.2021, (н. к. L\_PS0043); 1♂ на *M. daubentonii*, Беларусь, Гродненская обл., Гродненский р-н, окр.д. Калеты, р. Черная Ганча, 06.VII.2021, (н. к. L\_PS0044); 1♂ на *M. daubentonii*, Беларусь, Гродненская обл., Гродненский р-н, окр.д. Калеты, р. Черная Ганча, 06.VII.2021, (н. к. L\_PS0045); 1♂ 1♀ на *M. daubentonii*, Беларусь, Витебская обл., Докшицкий р-н, окр.д. Черничка-2, р. Березина, 11.VIII.2021, (н. к. L\_PS0063); 1♂ на *M. daubentonii*, Беларусь, Витебская обл., Лепельский р-н, окр.д. Барсуки р. Кеста, 12.VIII.2021, (н. к. L\_PS0067); 1♀ на *M. daubentonii*, Беларусь, Гомельская обл., Житковичский р-н, окр.д. Хлупин, дорога на мелиорацию, 14.VIII.2021, (н. к. L\_PS0072); 1♂ 2♀ на *M. daubentonii*, Беларусь, Гродненская обл., Свислочский р-н, о. Песец, 31.VIII.2021, (н. к. L\_PS0082, L\_PS0083); 2♂ 1♀ на *M. daubentonii*, Беларусь, Брестская обл., Каменецкий р-н, берег вдхр. Лядское, 03.IX.2021, (н. к. L\_PS0093); 2♂ на *M. daubentonii*, Беларусь, Брестская обл., Каменецкий р-н, берег вдхр. Лядское, 03.IX.2021, (н. к. L\_PS0094); 1♂ 3♀ на *M. daubentonii*, Беларусь, Брестская обл., Каменецкий р-н, берег вдхр. Лядское, 03.IX.2021, (н. к. L\_PS0095); 1♀ на *M. daubentonii*, Беларусь, Брестская обл., Каменецкий р-н, берег вдхр. Лядское, 03.IX.2021, (н. к. L\_PS0096); 3♀ на *M. daubentonii*, Беларусь, Брестская обл., Каменецкий р-н, берег вдхр. Лядское, 03.IX.2021, (н. к. L\_PS0097); 1♂ 1♀ на *M. daubentonii*, Беларусь, Брестская обл., Каменецкий р-н, берег вдхр. Лядское, 03.IX.2021, (н. к. L\_PS0098); 1♂ на *M. daubentonii*, Беларусь, Брестская обл., Каменецкий р-н, берег вдхр. Лядское, 03.IX.2021, (н. к. L\_PS0099); 4♀ на

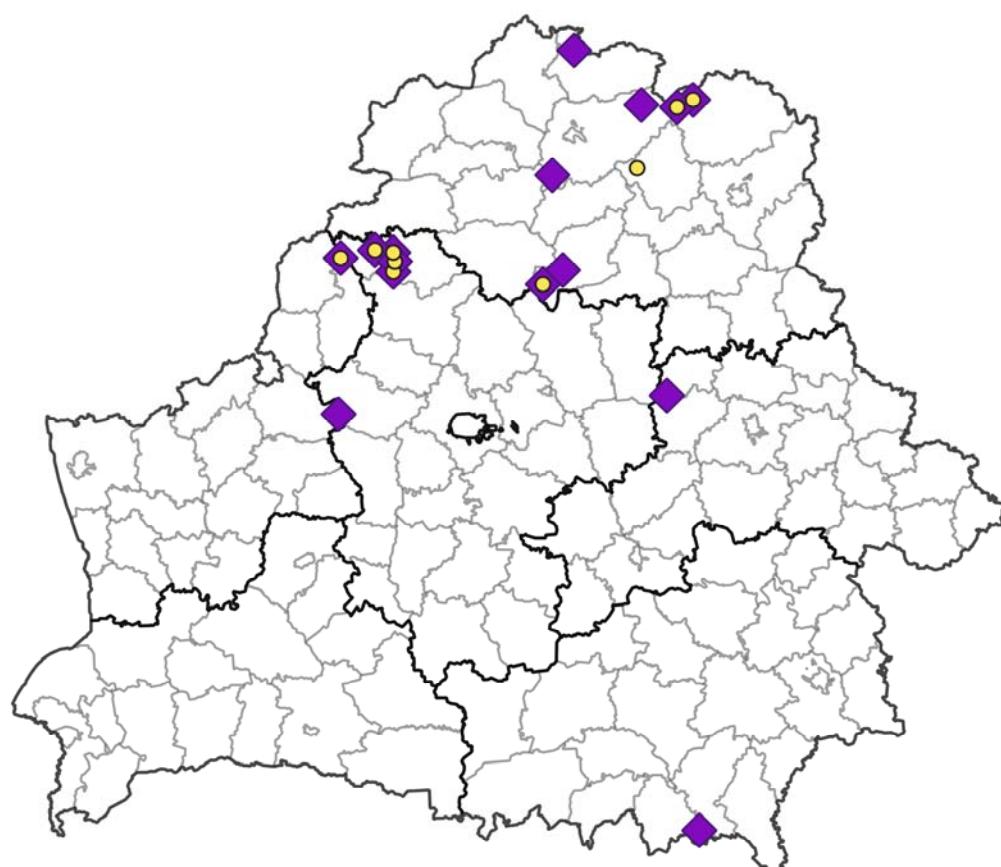
*M. daubentonii*, Беларусь, Брестская обл., Каменецкий р-н, берег вдхр. Лядское, 03.IX.2021, (н. к. L\_PS0100); 1♂ 1♀ на *M. daubentonii*, Беларусь, Брестская обл., Каменецкий р-н, берег вдхр. Лядское, 03.IX.2021, (н. к. L\_PS0101); 2♂ 2♀ на *M. daubentonii*, Беларусь, Брестская обл., Каменецкий р-н, берег вдхр. Лядское, 03.IX.2021, (н. к. L\_PS0102); 2♂ 1♀ на *M. daubentonii*, Беларусь, Брестская обл., Каменецкий р-н, берег вдхр. Лядское, 03.IX.2021, (н. к. L\_PS0103); 3♂ 2♀ на *M. daubentonii*, Беларусь, Минская обл., Мядельский р-н, р. Нарочанка, 04.VII.2022, (н. к. L\_PS0110); 1♂ 1♀ на *M. daubentonii*, Беларусь, Минская обл., Мядельский р-н, о. Нарочь (окр.д. Степенево), 05.VII.2022, (н. к. L\_PS0111); 1♂ 3♀ на *M. daubentonii*, Беларусь, Минская обл., Столбцовский р-н, р. Уса, 26.VII.2022, (н. к. L\_PS0124); 1♂ на *M. daubentonii*, Беларусь, Минская обл., Столбцовский р-н, Погорелки, 28.VII.2022, (н. к. L\_PS0133); 1♂ на *M. daubentonii*, Беларусь, Витебская обл., Городокский р-н, д. Бодякино, 24.VIII.2022, (н. к. L\_PS0134); 2♂ на *M. daubentonii*, Беларусь, Витебская обл., Городокский р-н, пруд окр.о. Черново, 25.VIII.2022, (н. к. L\_PS0135); 2♂ на *M. daubentonii*, Беларусь, Витебская обл., Городокский р-н, о. Жодень, 27.VIII.2022, (н. к. L\_PS0138); 3♂ 1♀ на *M. daubentonii*, Беларусь, Могилевская обл., Белыничский р-н, окр.д. Кармановка, 11.VII.2023, (н. к. L\_PS0159); 2♂ 2♀ на *M. daubentonii*, Беларусь, Могилевская обл., Славгородский р-н, р. Сож, Р-140, 12.VII.2023, (н. к. L\_PS0162); 3♂ 1♀ на *M. daubentonii*, Беларусь,

Гомельская обл., Наровлянский р-н, окр.д. Рожава, 26.VII.2023, (н. к. L\_PS0174); 3♀ на *M. daubentonii*, Беларусь, Витебская обл., Городокский р-н, пруд окр.о. Черново, 31.VII.2023, (н. к. L\_PS0177); 1♂ на *M. daubentonii*, Беларусь, Витебская обл., Городокский р-н, окр.д. Ломоносово, 01.VIII.2023, (н. к. L\_PS0181); 4♀ 1♂ на *M. daubentonii*, Беларусь, Минская обл., Солигорский р-н, окр.д. Листопадовичи, 16.VIII.2023, (н. к. L\_PS0188);

**Хозяева-прокормители:** *Myotis daubentonii*, *M. nattereri*, *M. bechsteinii* (Kuhl, 1817), *M. brandtii* Eversmann, 1845, *M. mystacinus*, *M. dasycneme*, *M. emarginatus*, *M. myotis*, *Barbastella barbastellus* (Schreber, 1774), *Nyctalus noctula*, *N. leisleri* (Kuhl, 1817), *Eptesicus serotinus* Schreber, 1774, *Plecotus auritus*, *Pipistrellus pipistrellus* (Schreber, 1774), *Vespertilio murinus*, *Rhinolophus mehelyi* Matschie, 1901, *R. hipposideros* (Bechstein, 1800).

**Распространение:** европейский вид [11; 12].

Зараженность прудовой ночницы составила 26,2% (никтерибииды обнаружились на 11 особях из 42 отловленных животных) и исключительно видом *P. monoceros* (рис. 1). Стоит заметить, что прудовая ночница преимущественно распространена по северу страны и является редким видом, занесенным в Красную книгу Республики Беларусь, относится ко II категории охраны. Также две находки *P. monoceros* обнаружены на водяной ночнице, но только в северной части страны.



**Рисунок 1.** Распространение *Penicillidia monoceros* по результатам учетов 2019–2023 гг.

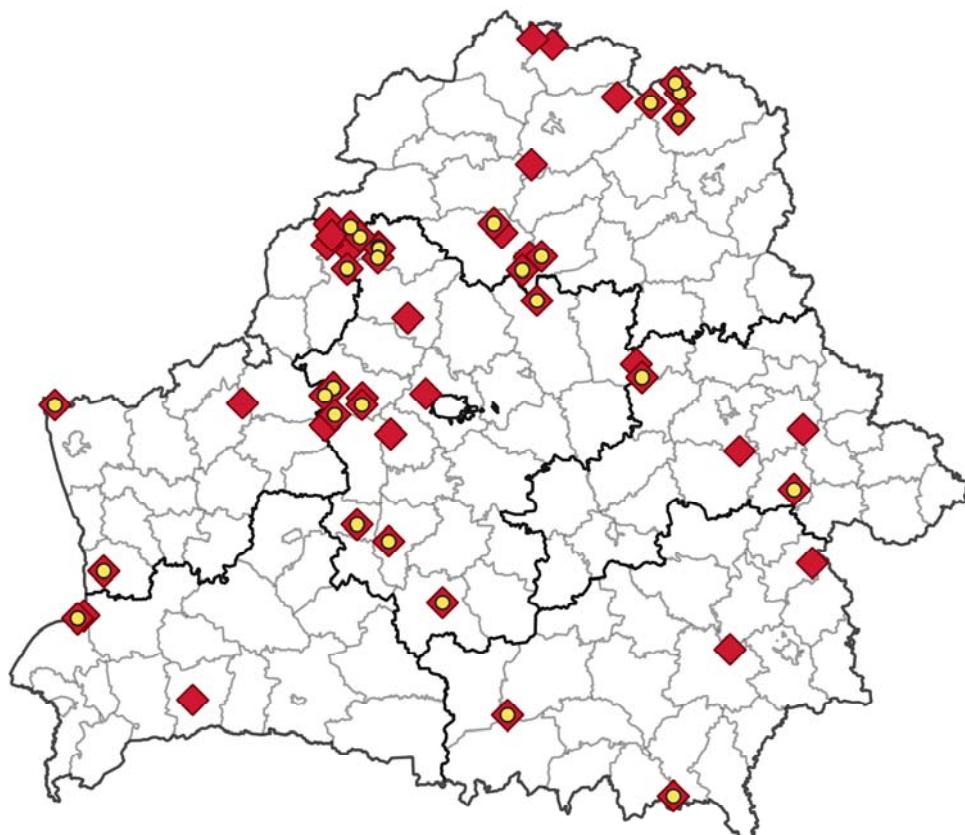
Желтыми точками указаны находки *P. monoceros*, ромбами указаны регистрации основного вида-хозяина – прудовой ночницы (*Myotis dasycneme*)

**Figure 1.** Distribution of *Penicillidia monoceros* according to the results of surveys 2019–2023

Yellow dots indicate findings of *P. monoceros*. The registrations of the main host species, the pond bat (*Myotis dasycneme*), are marked with rhombuses

Водяная ночница является широко распространенным видом и встречается по всей территории Беларуси. Из 245 животных паучницы рода *Nycteribia* были обнару-

женены на 57 особях (23,3 %) (рис. 2), в отдельных случаях на одном животном обнаруживались одновременно *Penicillidia monoceros* и *Nycteribia kolenatii*.



**Рисунок 2.** Распространение *Nycteribia kolenatii* по результатам учетов 2019–2023 гг.

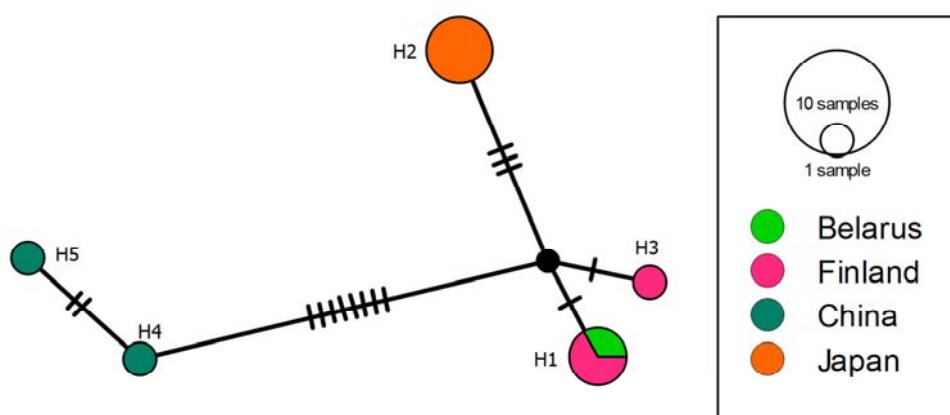
Желтыми точками указаны находки *N. kolenatii*, ромбами указаны регистрация основного вида-хозяина – водяной ночницы (*Myotis daubentonii*)

**Figure 2.** Distribution of *Nycteribia kolenatii* according to the results of surveys 2019–2023

Yellow dots indicate findings of *N. kolenatii*. The registrations of the main host species, Daubenton's bat (*Myotis daubentonii*), are marked with rhombuses

Идентификация видов рода *Penicillidia* не вызывала вопросов и, в настоящий момент, нами для территории Беларусь отмечена только *P. monoceros*. В генетическом банке NCBI представлено всего 9 проб участка субединицы I цитохрома с оксидазой вида *P. monoceros*, все они были использованы для построения сети гаплотипов. Нами получена одна

генетическая последовательность (PP261938), образующая единый гаплотип с частью образцов из Финляндии, при этом на 0,3 % отличающаяся от финского образца MZ627717, на 0,6 % от образцов из Японии, на 1,5 % и 1,8 % от образцов из Китая (2, 4, 9 и 11 замен из 622 пар нуклеотидов соответственно) (рис. 3).



**Рисунок 3.** Сеть гаплотипов COI *P. monoceros*

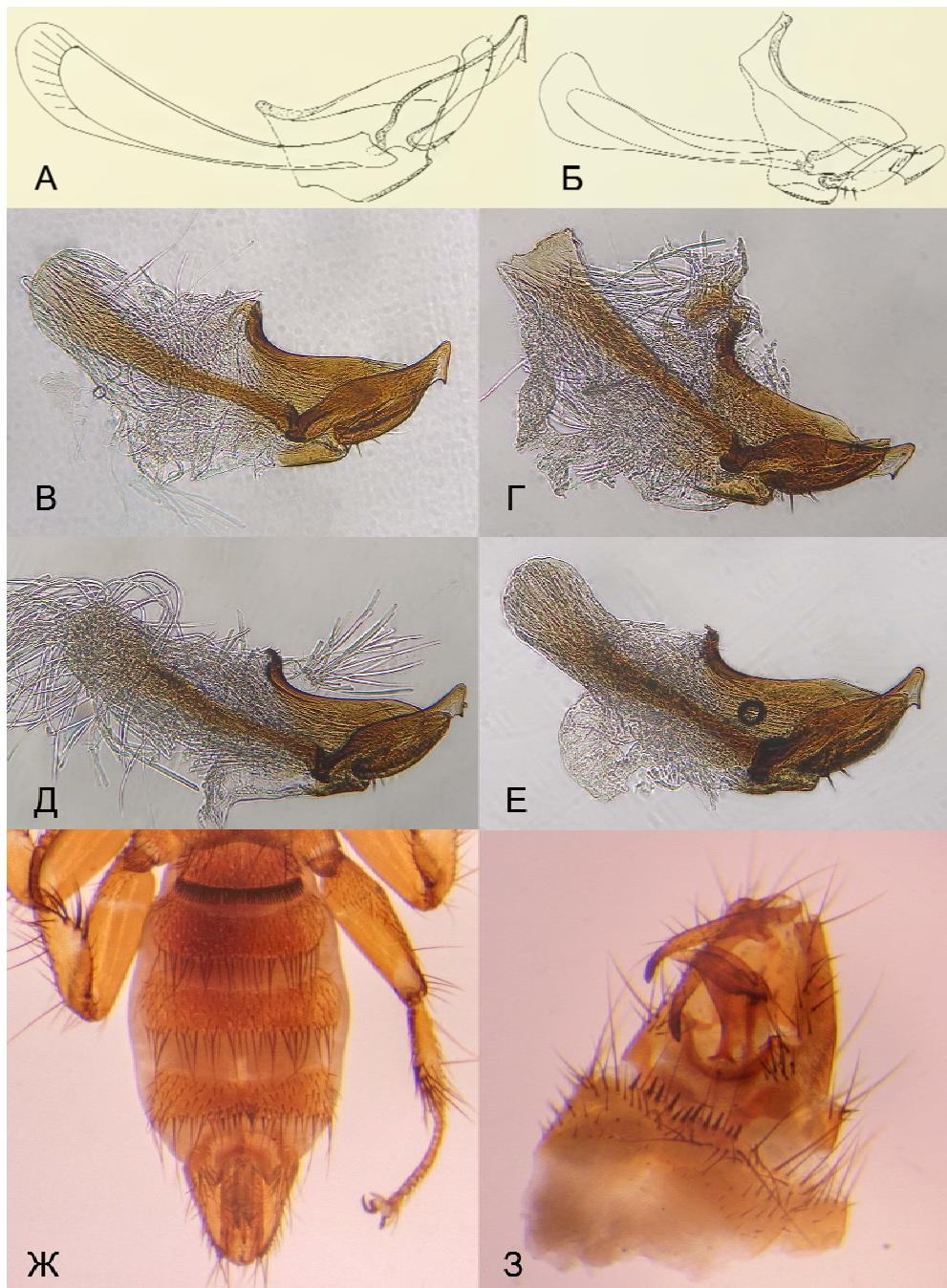
**Figure 3.** COI haplotype network of *P. monoceros*

При определении видовой принадлежности собранных нами паучниц рода *Nycteribia* мы пришли к выводу, что

все изученные экземпляры принадлежат виду *N. kolenatii*. Вместе с тем, мы обнаружили отклонения

некоторых морфологических признаков изученных особей от приведенных в общепринятых определительных ключах и описаниях видов [5; 13; 14]. Стоит отметить, что описание вида *N. kolenatii* довольно скучное и дается как набор отличий от *N. pedicularia* Latreille, 1805. В связи с этим, нами были приняты во внимание иллюстрации из каталога никтерибиид [5], которые приводятся во всех определительных ключах вплоть до современных. Опираясь на данные иллюстрации, гениталии самцов наших образцов представляют собой комбинацию признаков *N. kolenatii* и *N. pedicularia* (рис. 4), в то время как самки рассмотренных образцов в целом подпадают под определение *N. kolenatii* (рис. 5). При этом, надо отметить, что оба вида могут быть отмечены в Беларуси (*N. kolenatii* исключительно европейский вид, а

*N. pedicularia* имеет транспалеарктическое суб boreальное распространение, но при этом в целом отмечается южнее). Оба вида могут быть отмечены на *Myotis daubentonii*, но при этом данный вид-хозяин указывается как типичный для *N. kolenatii* [14], тогда как *N. pedicularia* приписывается меньшая специфичность [14]. Также, анализ литературных данных по некоторым сопредельным странам показал, что в Польше наблюдается сходная с нашей картина (наиболее распространенный вид – *N. kolenatii*, найденный в большинстве случаев именно на *M. daubentonii* [15]), в то время как в Латвии для данного вида рукокрылых массово отмечаемым видом паучниц указывают *N. pedicularia* (*N. kolenatii* не указана вовсе [16]).



**Рисунок 4.** Внешний вид генитального аппарата самцов *N. kolenatii* из Беларуси. А – *N. kolenatii*, по Теодору, 1967 [5]; Б – *N. pedicularia*, по Теодору, 1967 [5]; В–З – *N. kolenatii* (Беларусь);

В–Е – гениталии самцов; Ж – брюшко, вентральная сторона; З – V стернит и копулятивный аппарат

**Figure 4.** Appearance of *N. kolenatii* males from Belarus. A – *N. kolenatii*, male genitalia [5]; Б – *N. pedicularia*, male genitalia [5]; В–Е – *N. kolenatii* (Belarus), male genitalia; Ж – abdomen, ventral; З – sternite V



**Рисунок 5.** Внешний вид самок *N. kolenatii* из Беларуси. А – брюшко, дорсальная сторона; Б – брюшко, вентральная сторона; В–Д – генитальные пластиинки

**Figure 5.** Appearance of *N. kolenatii* females from Belarus. A – abdomen, dorsal; B – abdomen, ventral; В–Д – genital plates

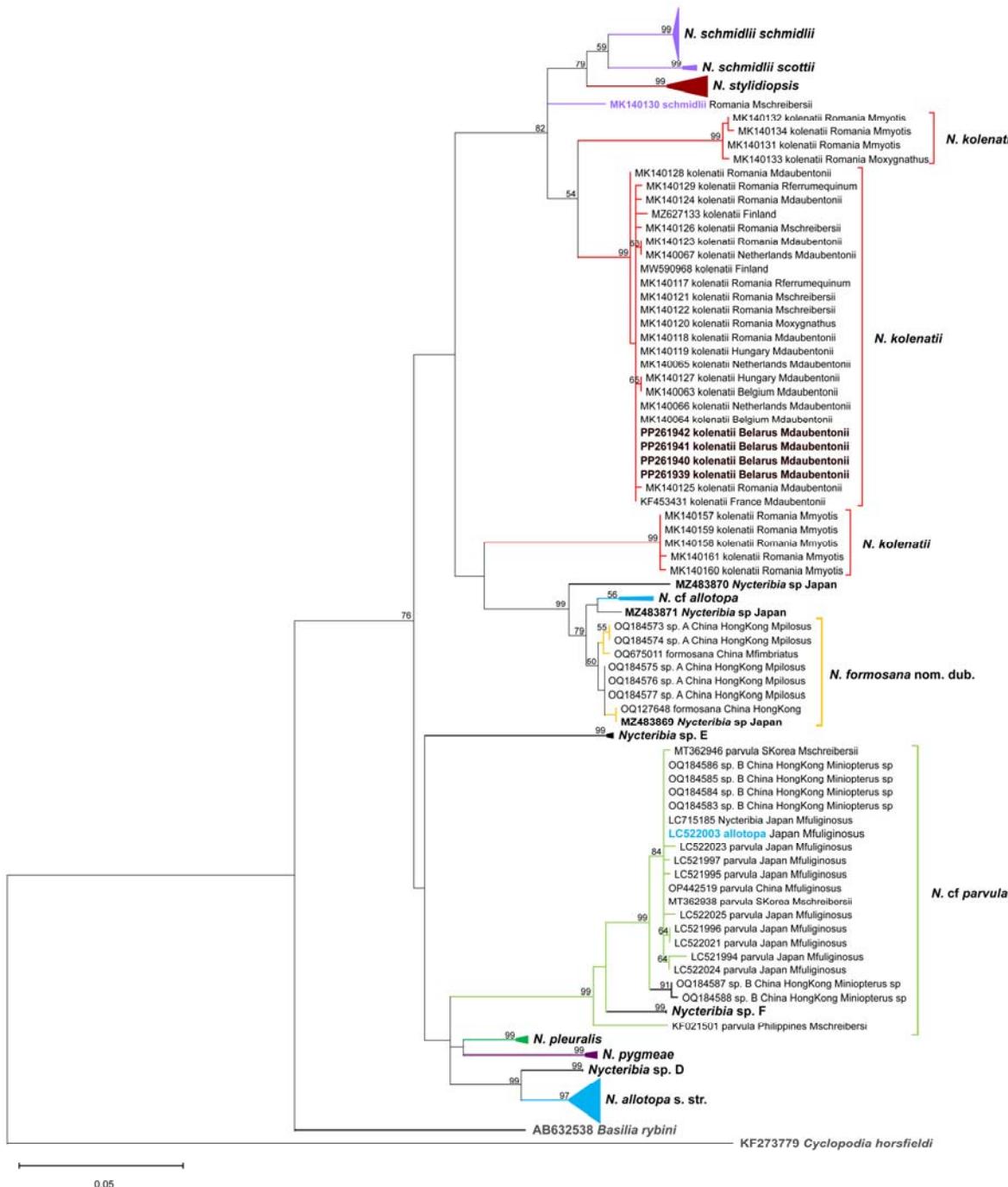
У рассмотренных нами экземпляров самцов строение фаллобазы (рис. 4 В–Е) – дорсальное вздутие ("bulge"), характер склеротизации и изгиб основания, – было характерным для *N. pedicularia* (рис. 4 Б), тогда как склеротизация непосредственно эдеагуса была типичной для *N. kolenatii* (рис. 4 А). Также щетинки на параметрах достаточно крепкие и заметные (рис. 4 В–Е) в соответствии с иллюстрацией гениталий *N. pedicularia* по Теодору (рис. 4 Б). Вентральный зубец эдеагуса у *N. pedicularia*, согласно текстовому описанию вида, должен находиться в дистальной трети, у *N. kolenatii* в дистальной пятой части. У рассмотренных нами образцов положение зубца варьировало от 1/7 до 1/4 части, чаще располагаясь в дистальной шестой части.

Также, говоря о значимых для определения морфологических признаках самцов, количество шипов на заднем крае V стернита также довольно сильно варьировало (от 6 до 11 шт., чаще 8–9) (рис. 4 Ж–З). Данному признаку отдавалось наименьшее внимание, по причине сильного перекрытия признака между *N. kolenatii* и *N. pedicularia*. В описании вида приводятся следующие характеристики: у *N. kolenatii* на заднем крае V стернита 7–8 шипов, реже 5 или 9–10; у *N. pedicularia* – 9–12, реже 7–8 или 13–14 [5]. Волоски на четвертом тергите самцов у наших экземпляров также показали очень большой разброс – от полного отсутствия до 24 шт. (чаще 10–15 шт.).

У самок в первую очередь нами рассматривалась морфология генитальных пластинок, поскольку остальные видовые признаки у *N. kolenatii* и *N. pedicularia* перекрываются, которые у данных видов отличаются лишь количеством и длиной щетинок. У всех рассмотренных экземпляров длина щетинок на дорсальной генитальной пластинке превышает её длину, что характерно для *N. kolenatii*, однако их количество сильно варьировало от 6 до 11 (рис. 5 Б–Г) (в ключах приводится количество от 8 до 10 для *N. kolenatii* и около 12 для *N. pedicularia* [5]).

Форма, длина и хетотаксия заднего края 2 тергита у всех самок соответствовала *N. kolenatii* (рис. 5 А). Ряд щетинок перепончатой дорсальной части брюшка расположен на значительном удалении (чуть меньше или равном длине щетинок) от склеротизированной части (рис. 5 А), что, руководствуясь иллюстрациями Теодора [5], также характерно для *N. kolenatii*. У всех самок на последнем видимом стерните перед рядом краевых щетинок в центральной части наблюдался небольшой дополнительный ряд из 4–7 коротких щетинок (рис. 5 В, Д).

В связи с возникшими сложностями в определении видовой принадлежности паучниц, был проведен генетический анализ. Для исследованных нами особей получены четыре последовательности гена COI (PP261939-42), согласно которым они однозначно могут быть отнесены к виду *N. kolenatii* (рис. 6).



**Рисунок 6.** Филогенетическое дерево рода *Nycteribia* по гену COI (Bootstrapping Maximum Likelihood method), модель GTR+I, bootstrap 1000.

**Figure 6.** Phylogenetic tree of the genus *Nycteribia* based on the COI gene (Bootstrapping Maximum Likelihood method), GTR+I model, bootstrap 1000

Стоит отметить, что в GenBank группа видов *pedicularia* представлена не полностью: отсутствуют образцы, идентифицированные как *N. pedicularia*, при том, что этот вид считается широко распространенным в Европе [5; 14]. Мы обнаружили, что особи, представленные в GenBank как *N. kolenatii*, в действительности представляют собой три значительно дивергировавшие генетические линии. Исследованные нами особи из Беларуси принадлежат к центральному гаплотипу КН1, наиболее широко распространенному из трех линий (рис. 7, А). Особи данной линии (КН1-9) также обнаружены в Румынии, Венгрии, Бельгии, Нидерландах, Финляндии. Хозяевами-прокормителями выступали преимущественно *M. daubentonii*, но известны находки

на *M. oxygnathus* Monticelli, 1885, *Miniopterus schreibersii* (Kuhl, 1817), *Rhinolophus ferrumequinum* (Schreber, 1774). Особи двух других линий *N. cf. kolenatii* были обнаружены исключительно на территории Румынии, причем хозяевами для второй линии (КН10-13) выступали *M. myotis* и *M. oxygnathus*, а для третьей линии (КН14-16) – исключительно *M. myotis*.

Генетические расстояния внутри трех линий *N. cf. kolenatii* варьировали от 0,23 до 0,35 %, а внутри всей выборки составили 3,54 %, что сопоставимо с минимальной генетической дистанцией между отдельными видами рода *Nycteribia*: 3,92 % между *N. rugmaea* и *N. pleuralis* (табл. 3). При этом попарные р-дистанции между тремя линиями *N. cf. kolenatii*

составили: между 1 и 2 линиями – 4,32 %, между 1 и 3 – 6,31 % и между 2 и 3 – 6,97 %. Ранее показано, что внутривидовые дистанции по COI для представителей отряда Diptera редко превышают 2 %, а межвидовые дистанции обычно лежат в диапазоне от 4 до 16 % [17]. Все вышеперечисленное позволяет предположить, что, по меньшей мере, третья генетическая линия (KH14–16) *N. cf. kolenatii* является отдельным видом, предположительно, более близким к особям, относимым к азиатскому виду *N. formosana* (рис. 7, Б).

Учитывая высокую вариабельность морфологических признаков, отмеченную нами для особей *Nycteribia* группы *pedicularia*, одним из возможных объяснений подобной внутривидовой генетической неоднородности может быть неправильная видовая идентификация паучниц. К сожалению, последовательности COI для других видов данной группы отсутствуют в GenBank, также как и фотографии морфологических признаков данных образцов, что затрудняет проверку данного предположения. Другим возможным объясне-

нием может быть присутствие криптических форм внутри *N. cf. kolenatii*, как было показано для другого европейского вида – *N. schmidlii* [18; 19].

Проведенный нами филогенетический анализ показал заметное расхождение между европейскими (*N. kolenatii* s. l., *N. schmidlii*, *N. stylidiopsis*) и азиатскими (*N. allotropa*, *N. rugmata*, *N. pleuralis*, *N. formosana*, *N. parvula*) видами, при этом одна генетических линий *N. cf. kolenatii* попадает в азиатскую кладу (рис. 7Б). Помимо неописанных форм видового ранга (*Nycteribia* spp., *Nycteribia* sp. D, *Nycteribia* sp. E и *Nycteribia* sp. F в таблице 3), генетическую неоднородность демонстрируют *N. allotropa*, *N. parvula*, *N. schmidlii*.

Скрытое разнообразие в роде *Nycteribia* неоднократно обсуждалось для африканских [20] и азиатских видов паучниц [21–30], в то время как европейские виды чаще рассматривались в контексте взаимоотношений с патогенными бактериями *Bartonella* и рукокрылыми [31–35] и, как показывает настоящее исследование, по-видимому, нуждаются в таксономической ревизии.

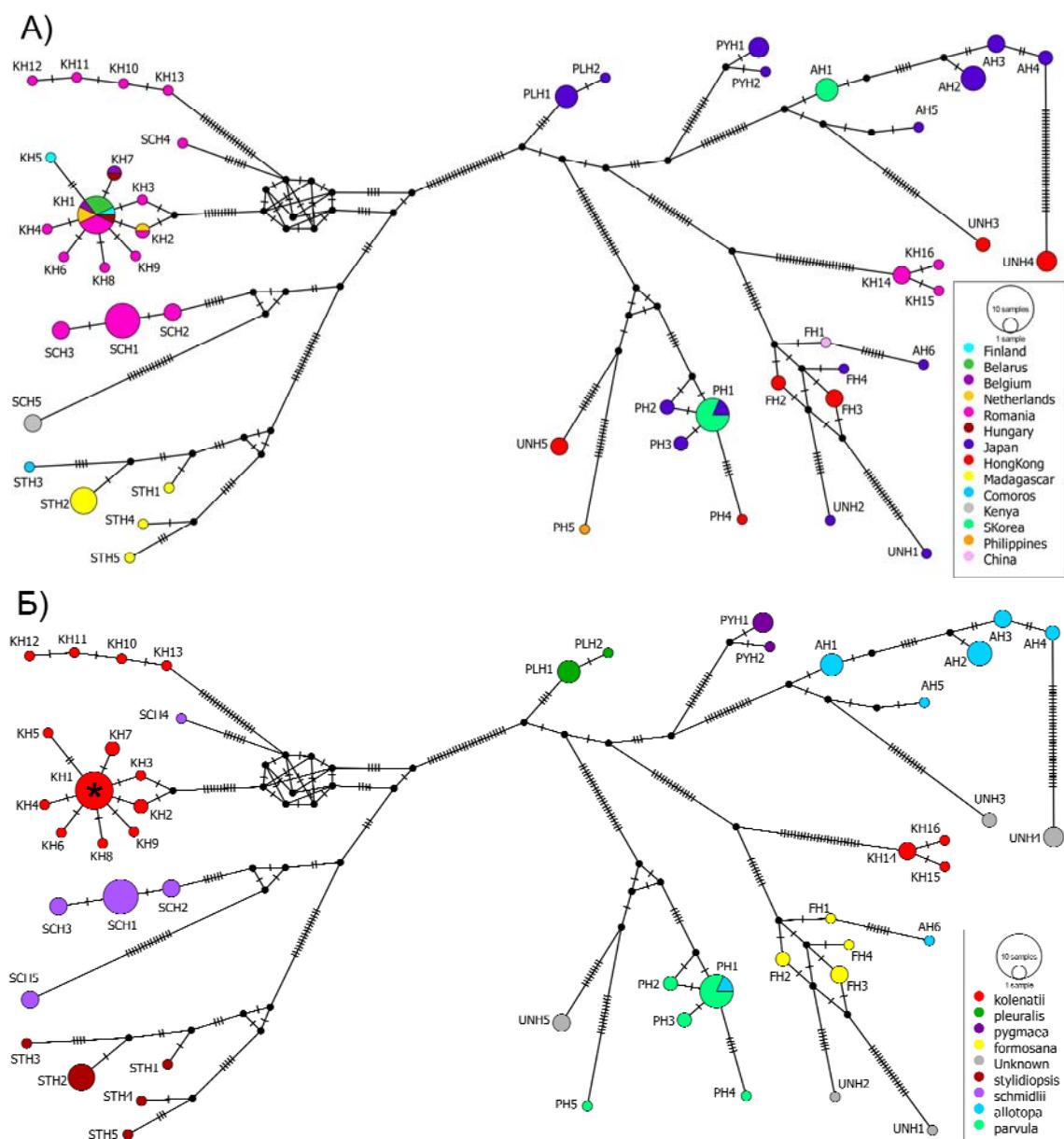


Рисунок 7. MJ-сеть гаплотипов гена COI *Nycteribia* spp. А – Географическая принадлежность образцов, Б – видовая принадлежность образцов в соответствии с GenBank

Figure 7. Median Joining network of COI gene haplotypes of *Nycteribia* spp. A – Geographical affiliation of samples, B – species affiliation of samples in accordance with GenBank

**Таблица 3. Внутри- и межвидовые генетические р-дистанции для видов рода *Nycteribia* по последовательностям гена COI**  
 Красным цветом выделены повышенные значения внутривидовых дистанций, голубым цветом выделены пониженные значения межвидовых дистанций  
**Table 3. Intra- and interspecific genetic p-distances for species of the genus *Nycteribia* based on COI gene sequences**  
 Increased values of intraspecific distances are highlighted in red; decreased values of interspecific distances are highlighted in blue

<i>N. cf. kolenatii</i>		<b>KН1-9</b>	<b>KН1-9</b>	<b>Σ = 0,0354</b>		<i>pygmaea/pleuralis</i>	
		<b>KН10-13</b>	<b>KН10-13</b>			<b>0,0392</b>	
		<b>KН10-13</b>	<b>0,0432</b>	<b>0,0029</b>	<b>KН14-16</b>	<b>Max внутривидовая р-дистанция</b>	
		<b>KН14-16</b>	<b>0,0631</b>	<b>0,0697</b>	<b>0,0023</b>	<b>schmidlii</b>	<b>0,0314</b>
<i>schmidlii</i>		0,0490	0,0556	0,0777	<b>0,0314</b>	<i>styliidiopsis</i>	<i>styliidiopsis</i>
<i>styliidiopsis</i>	mean	0,0598	0,0660	0,0803	0,0501	<b>0,0178</b>	<i>parvula</i>
<i>parvula</i>	min	0,0790	0,0807	0,0768	0,0870	0,0837	<b>0,0183</b>
<i>pygmaea</i>	max	0,0772	0,0780	0,0813	0,0707	0,0794	<i>pygmaea</i>
<i>pleuralis</i>	mean	0,0711	0,0701	0,0735	0,0671	0,0761	<b>0,0035</b>
<i>allotopa</i>	min	0,0779	0,0754	0,0832	0,0817	0,0866	<i>pleuralis</i>
<i>formosana</i>	max	0,0730	0,0801	0,0613	0,0713	0,0738	<b>0,00392</b>
<i>Nycteribia</i>	<i>schmidlii</i>	<i>kolenatii</i>	<i>schmidlii</i>	<i>styliidiopsis</i>	<i>styliidiopsis</i>	<i>parvula</i>	<i>parvula</i>
spp.	mean	0,0831	0,0828	0,0836	0,0864	0,0714	<b>0,0679</b>
(Japan)	min	0,0697	0,0767	0,0767	0,0767	0,0697	0,0627
	max	0,0958	0,0889	0,0906	0,0958	0,0732	0,0732
<i>Nycteribia</i>	mean	0,0834	0,0815	0,0885	0,0648	0,0540	0,0497
sp. D	min	0,0784	0,0749	0,0819	0,0610	0,0523	0,0488
	max	0,0906	0,0854	0,0923	0,0714	0,0557	0,0505
<i>Nycteribia</i>	mean	0,0769	0,0822	0,0941	0,0784	0,0732	<i>pygmaea</i>
sp. E	min	0,0697	0,0767	0,0889	0,0767	0,0714	<b>0,0679</b>
	max	0,0854	0,0836	0,0976	0,0819	0,0749	0,0610
<i>Nycteribia</i>	mean	0,0783	0,0840	0,0822	<b>0,0317</b>	0,0697	<i>allotopa</i>
sp. F	min	0,0732	0,0819	0,0767	<b>0,0296</b>	0,0645	<b>0,0413</b>
	max	0,0801	0,0854	0,0854	<b>0,0366</b>	0,0714	<b>0,0314</b>
<i>Nycteribia</i>	<i>parvula</i>	<i>pygmaea</i>	<i>allotopa</i>	<i>pygmaea</i>	<i>pygmaea</i>	<i>allotopa</i>	<i>allotopa</i>
spp.	mean	0,0831	0,0828	0,0836	0,0864	0,0714	<b>0,0257</b>
(Japan)	min	0,0697	0,0767	0,0767	0,0767	0,0697	0,0139
	max	0,0958	0,0889	0,0906	0,0958	0,0732	0,0383
<i>Nycteribia</i>	mean	0,0834	0,0815	0,0885	0,0648	0,0540	<b>0,0226</b>
sp. D	min	0,0784	0,0749	0,0819	0,0610	0,0523	<b>0,0261</b>
	max	0,0906	0,0854	0,0923	0,0714	0,0557	0,0505
<i>Nycteribia</i>	mean	0,0769	0,0822	0,0941	0,0784	0,0732	<i>formosana</i>
sp. E	min	0,0697	0,0767	0,0889	0,0767	0,0714	<b>0,0257</b>
	max	0,0854	0,0836	0,0976	0,0819	0,0749	<b>0,0226</b>
<i>Nycteribia</i>	mean	0,0783	0,0840	0,0822	<b>0,0317</b>	0,0697	<i>formosana</i>
sp. F	min	0,0732	0,0819	0,0767	<b>0,0296</b>	0,0645	<b>0,0413</b>
	max	0,0801	0,0854	0,0854	<b>0,0366</b>	0,0714	<b>0,0314</b>
<i>Nycteribia</i>	<i>parvula</i>	<i>pygmaea</i>	<i>allotopa</i>	<i>pygmaea</i>	<i>allotopa</i>	<i>allotopa</i>	<i>allotopa</i>
spp.	mean	0,0831	0,0828	0,0836	0,0864	0,0714	<i>formosana</i>
(Japan)	min	0,0697	0,0767	0,0767	0,0767	0,0697	<b>0,0257</b>
	max	0,0958	0,0889	0,0906	0,0958	0,0732	0,0383
<i>Nycteribia</i>	mean	0,0834	0,0815	0,0885	0,0648	0,0540	<i>formosana</i>
sp. D	min	0,0784	0,0749	0,0819	0,0610	0,0523	<b>0,0226</b>
	max	0,0906	0,0854	0,0923	0,0714	0,0557	0,0505
<i>Nycteribia</i>	mean	0,0769	0,0822	0,0941	0,0784	0,0732	<i>formosana</i>
sp. E	min	0,0697	0,0767	0,0889	0,0767	0,0714	<b>0,0257</b>
	max	0,0854	0,0836	0,0976	0,0819	0,0749	<b>0,0226</b>
<i>Nycteribia</i>	mean	0,0783	0,0840	0,0822	<b>0,0317</b>	0,0697	<i>formosana</i>
sp. F	min	0,0732	0,0819	0,0767	<b>0,0296</b>	0,0645	<b>0,0413</b>
	max	0,0801	0,0854	0,0854	<b>0,0366</b>	0,0714	<b>0,0314</b>
<i>Nycteribia</i>	<i>parvula</i>	<i>pygmaea</i>	<i>allotopa</i>	<i>pygmaea</i>	<i>allotopa</i>	<i>allotopa</i>	<i>allotopa</i>
spp.	mean	0,0831	0,0828	0,0836	0,0864	0,0714	<i>formosana</i>
(Japan)	min	0,0697	0,0767	0,0767	0,0767	0,0697	<b>0,0257</b>
	max	0,0958	0,0889	0,0906	0,0958	0,0732	0,0383
<i>Nycteribia</i>	mean	0,0834	0,0815	0,0885	0,0648	0,0540	<i>formosana</i>
sp. D	min	0,0784	0,0749	0,0819	0,0610	0,0523	<b>0,0226</b>
	max	0,0906	0,0854	0,0923	0,0714	0,0557	0,0505
<i>Nycteribia</i>	mean	0,0769	0,0822	0,0941	0,0784	0,0732	<i>formosana</i>
sp. E	min	0,0697	0,0767	0,0889	0,0767	0,0714	<b>0,0257</b>
	max	0,0854	0,0836	0,0976	0,0819	0,0749	<b>0,0226</b>
<i>Nycteribia</i>	mean	0,0783	0,0840	0,0822	<b>0,0317</b>	0,0697	<i>formosana</i>
sp. F	min	0,0732	0,0819	0,0767	<b>0,0296</b>	0,0645	<b>0,0413</b>
	max	0,0801	0,0854	0,0854	<b>0,0366</b>	0,0714	<b>0,0314</b>
<i>Nycteribia</i>	<i>parvula</i>	<i>pygmaea</i>	<i>allotopa</i>	<i>pygmaea</i>	<i>allotopa</i>	<i>allotopa</i>	<i>allotopa</i>
spp.	mean	0,0831	0,0828	0,0836	0,0864	0,0714	<i>formosana</i>
(Japan)	min	0,0697	0,0767	0,0767	0,0767	0,0697	<b>0,0257</b>
	max	0,0958	0,0889	0,0906	0,0958	0,0732	0,0383
<i>Nycteribia</i>	mean	0,0834	0,0815	0,0885	0,0648	0,0540	<i>formosana</i>
sp. D	min	0,0784	0,0749	0,0819	0,0610	0,0523	<b>0,0226</b>
	max	0,0906	0,0854	0,0923	0,0714	0,0557	0,0505
<i>Nycteribia</i>	mean	0,0769	0,0822	0,0941	0,0784	0,0732	<i>formosana</i>
sp. E	min	0,0697	0,0767	0,0889	0,0767	0,0714	<b>0,0257</b>
	max	0,0854	0,0836	0,0976	0,0819	0,0749	<b>0,0226</b>
<i>Nycteribia</i>	mean	0,0783	0,0840	0,0822	<b>0,0317</b>	0,0697	<i>formosana</i>
sp. F	min	0,0732	0,0819	0,0767	<b>0,0296</b>	0,0645	<b>0,0413</b>
	max	0,0801	0,0854	0,0854	<b>0,0366</b>	0,0714	<b>0,0314</b>
<i>Nycteribia</i>	<i>parvula</i>	<i>pygmaea</i>	<i>allotopa</i>	<i>pygmaea</i>	<i>allotopa</i>	<i>allotopa</i>	<i>allotopa</i>
spp.	mean	0,0831	0,0828	0,0836	0,0864	0,0714	<i>formosana</i>
(Japan)	min	0,0697	0,0767	0,0767	0,0767	0,0697	<b>0,0257</b>
	max	0,0958	0,0889	0,0906	0,0958	0,0732	0,0383
<i>Nycteribia</i>	mean	0,0834	0,0815	0,0885	0,0648	0,0540	<i>formosana</i>
sp. D	min	0,0784	0,0749	0,0819	0,0610	0,0523	<b>0,0226</b>
	max	0,0906	0,0854	0,0923	0,0714	0,0557	0,0505
<i>Nycteribia</i>	mean	0,0769	0,0822	0,0941	0,0784	0,0732	<i>formosana</i>
sp. E	min	0,0697	0,0767	0,0889	0,0767	0,0714	<b>0,0257</b>
	max	0,0854	0,0836	0,0976	0,0819	0,0749	<b>0,0226</b>
<i>Nycteribia</i>	mean	0,0783	0,0840	0,0822	<b>0,0317</b>	0,0697	<i>formosana</i>
sp. F	min	0,0732	0,0819	0,0767	<b>0,0296</b>	0,0645	<b>0,0413</b>
	max	0,0801	0,0854	0,0854	<b>0,0366</b>	0,0714	<b>0,0314</b>
<i>Nycteribia</i>	<i>parvula</i>	<i>pygmaea</i>	<i>allotopa</i>	<i>pygmaea</i>	<i>allotopa</i>	<i>allotopa</i>	<i>allotopa</i>
spp.	mean	0,0831	0,0828	0,0836	0,0864	0,0714	<i>formosana</i>
(Japan)	min	0,0697	0,0767	0,0767	0,0767	0,0697	<b>0,0257</b>
	max	0,0958	0,0889	0,0906	0,0958	0,0732	0,0383
<i>Nycteribia</i>	mean	0,0834	0,0815	0,0885	0,0648	0,0540	<i>formosana</i>
sp. D	min	0,0784	0,0749	0,0819	0,0610	0,0523	<b>0,0226</b>
	max	0,0906	0,0854	0,0923	0,0714	0,0557	0,0505
<i>Nycteribia</i>	mean	0,0769	0,0822	0,0941	0,0784	0,0732	<i>formosana</i>
sp. E	min	0,0697	0,0767	0,0889	0,0767	0,0714	<b>0,0257</b>
	max	0,0854	0,0836	0,0976	0,0819	0,0749	<b>0,0226</b>
<i>Nycteribia</i>	mean	0,0783	0,0840	0,0822	<b>0,0317</b>	0,0697	<i>formosana</i>
sp. F	min	0,0732	0,0819	0,0767	<b>0,0296</b>	0,0645	<b>0,0413</b>
	max	0,0801	0,0854	0,0854	<b>0,0366</b>	0,0714	<b>0,0314</b>
<i>Nycteribia</i>	<i>parvula</i>	<i>pygmaea</i>	<i>allotopa</i>	<i>pygmaea</i>	<i>allotopa</i>	<i>allotopa</i>	<i>allotopa</i>
spp.	mean	0,0831	0,0828	0,0836	0,0864	0,0714	<i>formosana</i>
(Japan)	min	0,0697	0,0767	0,0767	0,0767	0,0697	<b>0,0257</b>
	max	0,0958	0,0889	0,0906	0,0958	0,0732	0,0383
<i>Nycteribia</i>	mean	0,0834	0,0815	0,0885	0,0648	0,0540	<i>formosana</i>
sp. D	min	0,0784	0,0749	0,0819	0,0610	0,0523	<b>0,0226</b>
	max	0,0906	0,0854	0,0923	0,0714	0,0557	0,0505
<i>Nycteribia</i>	mean	0,0769	0,0822	0,0941	0,0784	0,0732	<i>formosana</i>
sp. E	min	0,0697	0,0767	0,0889	0,0767	0,0714	<b>0,0257</b>
	max	0,0854	0,0836	0,0976	0,0819	0,0749	<b>0,0226</b>
<i>Nycteribia</i>	mean	0,0783	0,0840	0,0822	<b>0,0317</b>	0,0697	<i>formosana</i>
sp. F	min	0,0732	0,0819	0,0767	<b>0,0296</b>	0,0645	<b>0,0413</b>
	max	0,0801	0,0854	0,0854	<b>0,0366</b>	0,0714	<b>0,0314</b>
<i>Nycteribia</i>	<i>parvula</i>	<i>pygmaea</i>	<i>allotopa</i>	<i>pygmaea</i>	<i>allotopa</i>	<i>allotopa</i>	<i>allotopa</i>
spp.	mean	0,0831	0,0828	0,0836	0,0864</		

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенных исследований мухи-паучницы в Беларуси обнаружены только на двух видах рукокрылых: *M. daubentonii* и *M. dasycneme*. Выявлены значительная вариабельность таксономически значимых морфологических признаков у особей рода *Nycteribia* отмеченных в Беларуси, что в сочетании с генетической неоднородностью представителей вида *N. kolenatii* s. l., может свидетельствовать как о неправильной видовой идентификации депонированных в GenBank сиквенсов *N. kolenatii*, так и о присутствии криптических видов среди представителей данной группы. Скрытое генетическое разнообразие видов рода *Nycteribia* требует дальнейших исследований, включая таксономическую ревизию на основе комплексного морфологического и генетического анализа.

## БЛАГОДАРНОСТЬ

Мы хотели бы выразить огромную благодарность коллегам Велигуроу П.А., Соловей И.А., Крищук И.А., Шакуну В.В., Волнистому А.А., Семеновой А.А., Машкову Е.И. и др. за совместные полевые исследования, М.В. Орловой за помощь и консультации в определении видовой принадлежности паучниц, А.В. Дерункову за предоставление оборудования для фотосъемки.

## ACKNOWLEDGMENT

We would like to express gratitude to our colleagues P.A. Velihurau, I.A. Solovej, I.A. Kryshchuk, V.V. Shakun, A.A. Valnisty, A.A. Semyonova, E.I. Mashkov and others for joint field research, M.V. Orlova for help and advice in determining the species of bat flies, and A.V. Derunkov for providing equipment for photography.

## БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Soos A, Hurka K. Nycteribiidae // Catalogue of Palaearctic Diptera. Scathophagidae – Hypodermatidae. 1986. V. 11. P. 226–234.
- Фарафонова Г.В. Никтерибииды Советского Союза (Diptera: Nycteribiidae) // Двукрылые фауны СССР и их роль в экосистемах: сборник докладов III Всесоюзного симпозиума диптерологов, г. Белая Церковь, 15–17 сентября, 1982. Ленинград. 1984. С. 130–131.
- Маковецкая Е.В., Ларченко А.И. К познанию фауны паучниц (Diptera: Nycteribiidae) Беларуси // Актуальные проблемы экологии: сборник научных статей. Гродно: ГрГУ. 2020. С. 51–52.
- Dietz C, Kiefer A. Bats of Britain and Europe. London: Bloomsbury Wildlife, 2018. 400 p.
- Theodor O. An illustrated catalogue of the Rothschild collection of Nycteribiidae (Diptera) in the British Museum (Natural History). London: British Museum (Natural History), 1967. 521 p.
- Folmer O, Black M., Hoeh W., Lutz R., Vrijenhoek R. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates // Molecular Marine Biology Biotechnology. 1994. V. 3. N 5. P. 294–299.
- Баранов О.Ю. Методы молекулярно-генетического анализа. Минск: Юнипол, 2007. 175 с.
- National Center for Biotechnology Information (NCBI) // Bethesda (MD): National Library of Medicine (US), National Center for Biotechnology Information. 1998. URL: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/> (дата обращения: 07.08.2023)
- Kumar S, Nei M., Dudley J., Tamura K. MEGA: a biologist-centric software for evolutionary analysis of DNA and protein sequences // Briefings in Bioinformatics. 2008. V. 9. N 4. P. 299–306. <https://doi.org/10.1093/bib/bbn017>
- Leigh J.W., Bryant D. PopART: Full-feature software for haplotype network construction // Methods in Ecology and Evolution. 2015. V. 6. N 9. P. 1110–1116. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12410>
- Orlova M.V., Klimov P.B., Moskvitina N.S., Orlov O.L., Zhigalin A.V., Smirnov D.G., Dzhamirzoyev H.S., Vekhnik V.P., Pavlov A.V., Emelyanova A.A., Khristenko E. New records of bat flies (Diptera: Nycteriidae), with an updated checklist of the nycteriids of Russia // Zootaxa. 2021. V. 4927. N 3. P. 410–430. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4927.3.5>
- Орлова М.В. Обзор кровососущих мух рукокрылых (Nycteriidae, Streblidae) Палеарктики // XI Всероссийский диптерологический симпозиум (с международным участием), Воронеж, 24–29 августа 2020: сборник материалов. Санкт-Петербург: Русское энтомологическое общество: ООО «Издательство «ЛЕМА», 2020. С. 165–167.
- Бей-Биенко Г.Я. Определитель насекомых Европейской части СССР. Двукрылые, блохи. Ленинград: Наука, 1970. Т. 5. Ч. 2. 943 с.
- Mlynárová L, Korytár L., Manko P., Ondrejková A., Prokeš M., Smolák R., Oboňa J. Updated Taxonomic Key of European Nycteribiidae (Diptera), with a Host-Parasite Network // Diversity. 2023. V. 15. N 4. Article ID: 573. <https://doi.org/10.3390/d15040573>
- Nowosad A. Stan badań nad mrokawkowatymi – Nycteribiidae (Diptera, Pupipara) w Polsce, z przeglądem gatunków i stanowisk ich występowania // Wiadomości Entomologiczne. 1990. V. 9. N 3–4. P. 77–85.
- Frank R., Kuhn T., Werblow A., Liston A., Kochmann J., Kliment S. Parasite diversity of European *Myotis* species with special emphasis on *Myotis myotis* (Microchiroptera, Vespertilionidae) from a typical nursery roost // Parasites and Vectors. 2015. V. 8. Article ID: 101. <https://doi.org/10.1186/s13071-015-0707-7>
- Hebert P.D., Ratnasingham S., deWaard J.R. Barcoding animal life: cytochrome c oxidase subunit 1 divergences among closely related species // Proceedings. Biological sciences. 2003. V. 270. Suppl 1. P. S96–S99. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2003.0025>
- Bruyndonckx N., Dubey S., Ruedi M., Christe P. Molecular phylogenetic relationships between European bats and their ectoparasitic mites (Acari, Spinturnicidae) // Molecular phylogenetics and evolution. 2009. V. 51. N 2. P. 227–237. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2009.02.005>
- Pejić B., Budinski I., van Schaik J., Blagojević J. Sharing roosts but not ectoparasites: high host-specificity in bat flies and wing mites of *Miniopterus schreibersii* and *Rhinolophus ferrumequinum* (Mammalia: Chiroptera) // Current zoology. 2021. V. 68. N 5. P. 507–516. <https://doi.org/10.1093/cz/zoab086>
- Ramasindrazana B., Goodman S.M., Gomard Y., Dick C.W., Tortosa P. Hidden diversity of Nycteribiidae (Diptera) bat flies from the Malagasy region and insights on host-parasite interactions // Parasites and Vectors. 2017. V. 10.

- N 1. Article ID: 630. <https://doi.org/10.1186/s13071-017-2582-x>
21. Tortosa P., Dsouli N., Gomard Y., Ramasindrazana B., Dick C.W., Goodman S.M. Evolutionary history of Indian Ocean nycteribiid bat flies mirroring the ecology of their hosts // *PloS one*. 2013. V. 8. N 9. Article ID: e75215. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0075215>
22. Nabeshima K., Sato S., Kabeya H., Komine N., Nanashima R., Takano A., Shimoda H., Maeda K., Suzuki K., Maruyama S. 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. 2020. V. 73. Article ID: 101570. <https://doi.org/10.1016/j.cimid.2020.101570>
23. Lee H., Seo M.G., Lee S.H., Oem J.K., Kim S.H., Jeong H., Kim Y., Jheong W.H., Kwon O.D., Kwak D. Relationship among bats, parasitic bat flies, and associated pathogens in Korea // *Parasites and Vectors*. 2021. V. 14. N 1. Article ID: 503 <https://doi.org/10.1186/s13071-021-05016-6>
24. Han H.J., Li Z.M., Li X., Liu J.X., Peng Q.M., Wang R., Gu X.L., Jiang Y., Zhou C.M., Li D., Xiao X., Yu X.J. Bats and their ectoparasites (Nycteribiidae and Spinturnicidae) carry diverse novel *Bartonella* genotypes, China // Transboundary and emerging diseases. 2022. V. 69. N 4. P. 845–858. <https://doi.org/10.1111/tbed.14357>
25. Poon E.S.K., Chen G., Tsang H.Y., Shek C.T., Tsui W.C., Zhao H., Guénard B., Sin S.Y.W. Species richness of bat flies and their associations with host bats in a subtropical East Asian region // *Parasites and Vectors*. 2023. V. 16. N 1. Article ID: 37. <https://doi.org/10.1186/s13071-023-05663-x>
26. Olival K.J., Dick C.W., Simmons N.B., Morales J.C., Melnick D.J., Dittmar K., Perkins S.L., Daszak P., Desalle R. Lack of population genetic structure and host specificity in the bat fly, *Cyclopodia horsfieldi*, across species of *Pteropus* bats in Southeast Asia // *Parasites and Vectors*. 2013. V. 6. Article ID: 231. <https://doi.org/10.1186/1756-3305-6-231>
27. Yang J., Huang X., Wang Y., Yang H., Zhang X., Zheng X. Complete mitogenome of *Nycteribia allotopa* Speiser, 1901 (Diptera, Hippoboscidae, Nycteribiidae) and comparative analysis of mitochondrial genomes of Nycteribiidae // *Parasitology international*. 2023. V. 96. Article ID: 102769. <https://doi.org/10.1016/j.parint.2023.102769>
28. Yang J., Huang X., Yang H., Wang Y., Zhang X., Zheng X. The complete mitochondrial genome of *Nycteribia parvula* Speiser, 1901 (Diptera, Nycteribiidae) // *Mitochondrial DNA. Part B, Resources*. 2023. V. 8. N 2. P. 276–280. <https://doi.org/10.1080/23802359.2023.2169573>
29. Zheng X., Huang X., Yang J., Yang H., Zhang X. The complete mitochondrial genome of *Nycteribia formosana* (Diptera, Nycteribiidae) // *Mitochondrial DNA. Part B, Resources*. 2023. V. 8. N 12. P. 1406–1410. <https://doi.org/10.1080/23802359.2023.2290127>
30. Rosyadi I., Shimoda H., Takano A., Yanagida T., Sato H. Isolation and molecular characterization of Polychromophilus spp. (Haemosporida: Plasmodiidae) from the Asian long-fingered bat (*Miniopterus fuliginosus*) and Japanese large-footed bat (*Myotis macrodactylus*) in Japan // *Parasitology research*. 2022. V. 121. N 9. P. 2547–2559. <https://doi.org/10.1007/s00436-022-07592-7>
31. Duron O., Schneppat U.E., Berthomieu A., Goodman S.M., Droz B., Paupy C., Nkoghe J.O., Rahola N., Tortosa P. Origin, acquisition and diversification of heritable bacterial endosymbionts in louse flies and bat flies // *Molecular ecology*. 2014. V. 23. N 8. P. 2105–2117. <https://doi.org/10.1111/mec.12704>
32. McKee C.D., Krawczyk A.I., Sándor A.D., Görföl T., Földvári M., Földvári G., Dekeukeleire D., Haarsma A.-J., Kosoy M.Y., Webb C.T., Sprong H. Host Phylogeny, Geographic Overlap, and Roost Sharing Shape Parasite Communities in European Bats // *Frontiers in Ecology and Evolution*. 2019. V. 7. Article ID: 69. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00069>
33. Hosokawa T., Nikoh N., Koga R., Satô M., Tanahashi M., Meng X.Y., Fukatsu T. Reductive genome evolution, host-symbiont co-speciation and uterine transmission of endosymbiotic bacteria in bat flies // *The ISME Journal*. 2012. V. 6. N 3. P. 577–587. <https://doi.org/10.1038/ismej.2011.125>
34. Lehikoinen A., Pohjola P., Valkama J., Mutanen M., Pohjoismäki J.L.O. Promiscuous specialists: Host specificity patterns among generalist louse flies // *PloS one*. 2021. V. 16. N 5. Article ID: e0247698. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0247698>
35. Roslin T., Somervuo P., Pentinsaari M., Hebert P.D.N., Agda J., Ahlroth P., Anttonen P., Aspi J., Blagoev G., Blanco S., Chan D., Clayhills T., deWaard J., deWaard S., Elliot T., Elo R., Haapala S., Helve E., Ilmonen J., Hirvonen P., Mutanen M. A molecular-based identification resource for the arthropods of Finland // *Molecular ecology resources*. 2022. V. 22. N 2. P. 803–822. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.13510>

## REFERENCES

1. Soos A., Hurka K. *Nycteribiidae. Catalogue of Palaearctic Diptera. Scathophagidae – Hypodermatidae*, 1986, vol. 11, pp. 226–234.
2. Farafonova G.V. Nikteribiidy Sovetskogo soyuza (Diptera: Nycteribiidae) [Nycteribiidae of the Soviet Union (Diptera: Nycteribiidae)]. *Dvukrylye fauny SSSR i ikh rol' v ekosistemakh: sbornik dokladov 3-go Vsesoyuznogo simpoziuma dipterologov, Belya Tserkov'*, 15–17 sentyabrya 1982 [Diptera of the fauna of the USSR and their role in ecosystems: collection of reports of the Third All-Union Symposium of Dipterologists, Belya Tserkov', 1517 September 1982]. Leningrad, 1984, pp. 130–131. (In Russian)
3. Makavetskaya K., Larchanka A. K poznaniyu fauny pauchnits (Diptera: Nycteribiidae) Belarusi [To the knowledge of bat-flies fauna (Diptera: Nycteribiidae) of Belarus]. In: *Aktual'nye problemy ekologii: sbornik nauchnykh statei* [Current problems of ecology: collection of scientific articles]. Grodno, State University of Grodno Publ., 2020, pp. 51–52. (In Russian)
4. Dietz C., Kiefer A. *Bats of Britain and Europe*. London, Bloomsbury Wildlife Publ., 2018, 400 p.
5. Theodor O. *An illustrated catalogue of the Rothschild collection of Nycteribiidae (Diptera) in the British Museum (Natural History)*. London, British Museum (Natural History) Publ., 1967, 521 p.
6. Folmer O., Black M., Hoeh W., Lutz R., Vrijenhoek R. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Molecular Marine Biology Biotechnology*. 1994, vol. 3, no. 5, pp. 294–299.
7. Baranov O.Yu. *Metody molekul'arno-geneticheskogo analiza* [Methods of molecular genetic analysis]. Minsk, Yunipol Publ., 2007, 175 p. (in Russian)
8. National Center for Biotechnology Information (NCBI). Bethesda (MD): National Library of Medicine (US), National Center for Biotechnology Information. Available at: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/> (accessed 07.08.2023)

9. Kumar S., Nei M., Dudley J., Tamura K. MEGA: a biologist-centric software for evolutionary analysis of DNA and protein sequences. *Briefings in Bioinformatics*, 2008, vol. 9, no. 4, pp. 299–306.  
<https://doi.org/10.1093/bib/bbn017>
10. Leigh J.W., Bryant D. PopART: Full-feature software for haplotype network construction. *Methods in Ecology and Evolution*, 2015, vol. 6, no. 9, pp. 1110–1116.  
<https://doi.org/10.1111/2041-210X.12410>
11. Orlova M.V., Klimov P.B., Moskvitina N.S., Orlov O.L., Zhigalin A.V., Smirnov D.G., Dzhamirzoyev H.S., Vekhnik V.P., Pavlov A.V., Emelyanova A.A., Khristenko E. New records of bat flies (Diptera: Nycteribiidae), with an updated checklist of the nycteribiids of Russia. *Zootaxa*, 2021, vol. 4927, no. 3, pp. 410–430.  
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4927.3.5>
12. Orlova M.V. Obzor krovososushchikh mukh rukokrylykh (Nycteribiidae, Streblidae) Palearktiki [Review of bats flies (Nycteribiidae, Streblidae) of the palaearctic region]. XI Vserossiiskii dipterologicheskii simpozium (s mezhunarodnym uchastiem), Voronezh, 24–29 avgusta 2020: sbornik materialov [All-Russian Dipterological Symposium (with international participation), Voronezh, 24–29 August 2020: materials]. St.-Petersburg, "LEMA" Publ., 2020, pp. 165–167.
13. Bei-Bienko G.Ya. *Opredelitel' nasekomykh Evropeiskoi chasti SSSR. Dvukrylye, blokhi* [Key to insects of the European part of the USSR. Diptera, Siphonaptera]. Leningrad, Nauka Publ., 1970, vol. 5, p. 2, 943 p. (In Russian)
14. Mlynárová L., Korytár L., Manko P., Ondrejková A., Prokeš M., Smořák R., Oboňa J. Updated Taxonomic Key of European Nycteribiidae (Diptera), with a Host-Parasite Network. *Diversity*, 2023, vol. 15, no. 4, article id: 573.  
<https://doi.org/10.3390/d15040573>
15. Nowosad A. Stan badań nad mrokawkowatymi – Nycteribiidae (Diptera, Pupipara) w Polsce, z przeglądem gatunków i stanowisk ich występowania [The state of research on bat flies – Nycteribiidae (Diptera, Pupipara) in Poland, with a survey of species and their localities]. Wiadomości Entomologiczne. 1990, vol. 9, no. 3–4, pp. 77–85. (In Polish)
16. Frank R., Kuhn T., Werblow A., Liston A., Kochmann J., Kliment S. Parasite diversity of European Myotis species with special emphasis on *Myotis myotis* (Microchiroptera, Vespertilionidae) from a typical nursery roost. *Parasites and Vectors*, 2015, vol. 8, article id: 101.  
<https://doi.org/10.1186/s13071-015-0707-7>
17. Hebert P.D., Ratnasingham S., deWaard J.R. Barcoding animal life: cytochrome c oxidase subunit 1 divergences among closely related species. *Proceedings. Biological sciences*, 2003, vol. 270, Suppl 1, pp. S96–S99.  
<https://doi.org/10.1098/rspb.2003.0025>
18. Bruyndonckx N., Dubey S., Ruedi M., Christe P. Molecular phylogenetic relationships between European bats and their ectoparasitic mites (Acari, Spinturnicidae). *Molecular phylogenetics and evolution*, 2009, vol. 51, no. 2, pp. 227–237. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2009.02.005>
19. Pejić B., Budinski I., van Schaik J., Blagojević J. Sharing roosts but not ectoparasites: high host-specificity in bat flies and wing mites of *Miniopterus schreibersii* and *Rhinolophus ferrumequinum* (Mammalia: Chiroptera). *Current zoology*, 2021, vol. 68, no. 5, pp. 507–516.  
<https://doi.org/10.1093/cz/zoab086>
20. Ramasindrazana B., Goodman S.M., Gomard Y., Dick C.W., Tortosa P. Hidden diversity of Nycteribiidae (Diptera) bat flies from the Malagasy region and insights on host-parasite interactions. *Parasites and Vectors*, 2017, vol. 10, no. 1, article id: 630. <https://doi.org/10.1186/s13071-017-2582-x>
21. Tortosa P., Dsouli N., Gomard Y., Ramasindrazana B., Dick C.W., Goodman, S. M. Evolutionary history of Indian Ocean nycteribiid bat flies mirroring the ecology of their hosts. *PloS one*, 2013, vol. 8, no. 9, article id: e75215.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0075215>
22. Nabeshima K., Sato S., Kabeya H., Komine N., Nanashima R., Takano A., Shimoda H., Maeda K., Suzuki K., Maruyama S. 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*, 2020, vol. 73, article id: 101570.  
<https://doi.org/10.1016/j.cimid.2020.101570>
23. Lee H., Seo M.G., Lee S.H., Oem J.K., Kim S.H., Jeong H., Kim Y., Jheong W.H., Kwon O.D., Kwak D. Relationship among bats, parasitic bat flies, and associated pathogens in Korea. *Parasites and Vectors*, 2021, vol. 14, no. 1, article id: 503 <https://doi.org/10.1186/s13071-021-05016-6>
24. Han H.J., Li Z.M., Li X., Liu J.X., Peng Q.M., Wang R., Gu X.L., Jiang Y., Zhou C.M., Li D., Xiao X., Yu X.J. Bats and their ectoparasites (Nycteribiidae and Spinturnicidae) carry diverse novel Bartonella genotypes, China. *Transboundary and emerging diseases*, 2022, vol. 69, no. 4, pp. 845–858.  
<https://doi.org/10.1111/tbed.14357>
25. Poon E.S.K., Chen G., Tsang H.Y., Shek C.T., Tsui W.C., Zhao H., Guénard B., Sin S.Y.W. Species richness of bat flies and their associations with host bats in a subtropical East Asian region. *Parasites and Vectors*, 2023, vol. 16, no. 1, article id: 37. <https://doi.org/10.1186/s13071-023-05663-x>
26. Olival K.J., Dick C.W., Simmons N.B., Morales J.C., Melnick D.J., Dittmar K., Perkins S.L., Daszak P., Desalle R. Lack of population genetic structure and host specificity in the bat fly, *Cyclopodia horsfieldi*, across species of Pteropus bats in Southeast Asia. *Parasites and Vectors*, 2013, vol. 6, article id: 231. <https://doi.org/10.1186/1756-3305-6-231>
27. Yang J., Huang X., Wang Y., Yang H., Zhang X., Zheng X. Complete mitogenome of *Nycteria allotopa* Speiser, 1901 (Diptera, Hippoboscidae, Nycteribiidae) and comparative analysis of mitochondrial genomes of Nycteribiidae. *Parasitology international*, 2023, vol. 96, article id: 102769.  
<https://doi.org/10.1016/j.parint.2023.102769>
28. Yang J., Huang X., Yang H., Wang Y., Zhang X., Zheng X. The complete mitochondrial genome of *Nycteria parvula* Speiser, 1901 (Diptera, Nycteribiidae). *Mitochondrial DNA. Part B, Resources*, 2023, vol. 8, no. 2, pp. 276–280.  
<https://doi.org/10.1080/23802359.2023.2169573>
29. Zheng X., Huang X., Yang J., Yang H., Zhang X. The complete mitochondrial genome of *Nycteria formosana* (Diptera, Nycteribiidae). *Mitochondrial DNA. Part B, Resources*, 2023, vol. 8, no. 12, pp. 1406–1410.  
<https://doi.org/10.1080/23802359.2023.2290127>
30. Rosyadi I., Shimoda H., Takano A., Yanagida T., Sato H. Isolation and molecular characterization of Polychromophilus spp. (Haemosporida: Plasmodiidae) from the Asian long-fingered bat (*Miniopterus fuliginosus*) and Japanese large-footed bat (*Myotis macrotis*) in Japan. *Parasitology research*, 2022, vol. 121, no. 9, pp. 2547–2559. <https://doi.org/10.1007/s00436-022-07592-7>
31. Duron O., Schneppat U.E., Berthomieu A., Goodman S.M., Droz B., Paupy C., Nkoghe J.O., Rahola N., Tortosa P. Origin, acquisition and diversification of heritable bacterial endosymbionts in louse flies and bat flies. *Molecular*

- ecology*, 2014, vol. 23, no. 8, pp. 2105–2117.  
<https://doi.org/10.1111/mec.12704>
32. McKee C.D., Krawczyk A.I., Sándor A.D., Görföl T., Földvári M., Földvári G., Dekeukeleire D., Haarsma A.-J., Kosoy M.Y., Webb C.T., Sprong H. Host Phylogeny, Geographic Overlap, and Roost Sharing Shape Parasite Communities in European Bats. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2019, vol. 7, article id: 69.  
<https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00069>
33. Hosokawa T., Nikoh N., Koga R., Satô M., Tanahashi M., Meng X.Y., Fukatsu T. Reductive genome evolution, host-symbiont co-speciation and uterine transmission of endosymbiotic bacteria in bat flies. *The ISME journal*, 2012, vol. 6, no. 3, pp. 577–587.  
<https://doi.org/10.1038/ismej.2011.125>
34. Lehikoinen A., Pohjola P., Valkama J., Mutanen M., Pohjoismäki J.L.O. Promiscuous specialists: Host specificity patterns among generalist louse flies. *Plos one*, 2021, vol. 16, no. 5, article id: e0247698.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0247698>
35. Roslin T., Somervuo P., Pentinsaari M., Hebert P.D.N., Agda J., Ahlroth P., Anttonen P., Aspi J., Blagoev G., Blanco S., Chan D., Clayhills T., deWaard J., deWaard S., Elliot T., Elo R., Haapala S., Helve E., Ilmonen J., Hirvonen P., Mutanen, M. A molecular-based identification resource for the arthropods of Finland. *Molecular ecology resources*, 2022, vol. 22, no. 2, pp. 803–822.  
<https://doi.org/10.1111/1755-0998.13510>

#### КРИТЕРИИ АВТОРСТВА

Александра И. Ларченко собрала материал, разработала концепцию и дизайн исследования. Екатерина В. Маковецкая определила энтомологический материал. Павел С. Кирьянов провел исследование нуклеотидной последовательности маркерного региона mtДНК молекулярно-генетическими методами анализа. Ульяна В. Горобейко провела филогенетический анализ для представителей рода *Nycteribia*. Александра И. Ларченко, Ульяна В. Горобейко и Екатерина В. Маковецкая в равной степени участвовали в написании работы, анализе и интерпретации данных. Все авторы в равной степени несут ответственность при обнаружении плагиата, самоплагиата или других неэтических проблем.

#### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

#### AUTHOR CONTRIBUTIONS

Aleksandra I. Larchanka collected the material and developed the concept and design of the study. Ekaterina V. Makovetskaya determined the entomological material. Pavel S. Kiryanov studied the nucleotide sequence of the mtDNA marker region using molecular genetic analysis methods. Uliana V. Gorobeyko carried out a phylogenetic analysis for representatives of the genus *Nycteribia*. Aleksandra I. Larchanka, Uliana V. Gorobeyko and Ekaterina V. Makovetskaya contributed equally to the writing of the article and analysis and interpretation of data. All authors are equally responsible for plagiarism, self-plagiarism and other ethical transgressions.

#### NO CONFLICT OF INTEREST DECLARATION

The authors declare no conflict of interest.

#### ORCID

Александра И. Ларченко / Aleksandra I. Larchanka <https://orcid.org/0000-0002-2332-6914>  
Ульяна В. Горобейко / Uliana V. Gorobeyko <https://orcid.org/0000-0001-8059-140X>  
Екатерина В. Маковецкая / Ekaterina V. Makovetskaya <https://orcid.org/0009-0009-0880-8219>  
Павел С. Кирьянов / Pavel S. Kiryanov <https://orcid.org/0000-0002-6224-9771>