

На правах рукописи

ДИМОВ

Иван Добромиров

КЛЕЩИ-РИНОНИССИДЫ (RHINONYSSIDAE, GAMAZINA) ПТИЦ
СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ

03.02.11 - паразитология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

САНКТ-ПЕТЕРБУРГ – 2016

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Зоологический институт Российской академии наук

Научный руководитель: доктор биологических наук
Миронов Сергей Валентинович

Официальные оппоненты: Котти Борис Константинович,
Доктор биологических наук, профессор,
Федеральное государственное автономное
образовательное учреждение высшего
профессионального образования
«Северо-Кавказский федеральный университет»,
профессор кафедры ботаники, зоологии и общей
биологии

Гаврилова Надежда Алексеевна,
Кандидат ветеринарных наук,
Федеральное государственное бюджетное
образовательное учреждение высшего
образования «Санкт-Петербургская
государственная академия ветеринарной
медицины», доцент кафедры паразитологии им.
В.Л. Якимова.

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное
образовательное учреждение высшего
образования
«Тюменский государственный университет»

Защита состоится «_____» 2016 года в «_____» часов на
заседании Диссертационного совета Д 002.223.01 при Зоологическом
институте РАН по адресу: 199034, г. Санкт-Петербург, Университетская наб.,
д. 1. Факс: (812) 328-29-41, электронный адрес: brach@zin.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Зоологического
института РАН www.zin.ru

Автореферат разослан «_____» _____ 2016 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук

Овчинникова Ольга Георгиевна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Клеши сем. Rhinonyssidae Trouessart, 1895 (Parasitiformes: Mesostigmata: Gamasina) – высокоспециализированная группа гамазовых клещей (Gamasina), представители которой являются постоянными эндопаразитами птиц и обитают в их дыхательной системе. Клеши этого семейства имеют всесветное распространение и в настоящее время известны с птиц почти всех современных отрядов (Domgou, 1969; Pence, 1975; Бутенко, 1984; Kneee et al., 2008). Мировая фауна клещей-ринониссид в настоящее время насчитывает более 500 видов (Knee, 2008; Beaulieu et al., 2011). В дыхательной системе птиц ринониссиды локализуются преимущественно в носовой полости, реже в трахеях и легочных мешках, где питаются кровью или лимфой хозяина (Vitzthum, 1935; Bell, 1996; Krantz, Walter 2009). При питании ринониссиды травмируют эпителий, выстилающий отделы дыхательной системы и кровеносные сосуды (Rojas et al., 2002), вызывая заболевание птиц, обычно именуемое стерностомозис (sternostomosis). Наиболее характерный симптом, наблюдающийся при поражении клещами-ринониссидами дыхательной системы птиц, – гиперемия слизистых оболочек носовой полости (Gonzales, Hidalgo, 2007). У птиц, содержащихся в неволе, повреждения тканей, вызываемые клещами-ринониссидами, носят, как правило, более тяжелый характер, чем у диких птиц (Fain, Nyland, 1962). Заражение клещами родов *Sternostoma* и *Ptilonyssus*, способствуют развитию аэроцистита, трахеита и пневмонии, что часто ведет к гибели хозяев (Stephan et al., 1950).

Изучение клещей-ринониссид, как наиболее вредоносных и массовых эндопаразитических членистоногих, вредящих здоровью птиц, представляет несомненный практический интерес с целью разработки наиболее эффективных средств и методов борьбы с ними. Исследования ринониссид имеют также и теоретический интерес, поскольку они являются одной из наиболее высокоспециализированных и филогенетически продвинутых линий паразитических гамазовых клещей. На примере этой таксономической группой можно изучать развитие паразитизма у гамазовых клещей (Gamasina) и другие вопросы паразито-хозяйинных отношений. Хотя за последнее столетие фаунистические исследования ринониссид в той или иной мере проводились на всех континентах, современные знания по фауне этой группы клещей в большинстве регионов мира до сих пор остаются крайне поверхностными.

На территории бывшего СССР первые сведения по клещам-ринониссидам появились в середине прошлого столетия (Белопольская, 1947; Дубинина, 1947). За последующие 60 лет изучения ринониссид в СССР, а затем в России, было выявлено около 140 видов ринониссид восьми родов: *Larinyssus*, *Locustellonyssus*, *Mesonyssus*, *Ptilonyssus*, *Rallinyssus*, *Rhinoecius*, *Sternostoma* и *Vitznyssus* (Брегетова, 1950, 1951, 1956, 1964, 1965, 1967; Земская, Ильенко, 1958; Исакова, 1965; Шумило и Лункашу, 1970, Бутенко и Лавровская, 1984; Бутенко, 1984; Бутенко и Станюкович, 2003). Исследования этой группы клещей в географическом отношении проводились довольно неравномерно: в Европейской части России, Забайкалье, на Дальнем Востоке, а также в ряде республик Средней Азии. Среди упомянутых выше отечественных публикаций особо следует отметить монографию Бутенко (1984), как единственную, содержащую определительные таблицы для родов и видов

ринониссид фауны СССР. На территории Северо-запада России было зарегистрировано всего 11 видов ринониссид, относящихся к шести родам.

Весьма немногочисленный состав фауны ринониссид Северо-запада России и огромное число потенциальных хозяев на этой территории (более 250 видов птиц только в Ленинградской области – Мальчевский, Пукинский, 1983) явно свидетельствует о недостаточной изученности этого региона в отношении биоразнообразия этой группы паразитических клещей. Таким образом, имеется очевидная необходимость в широком и планомерном исследовании видового состава клещей-ринониссид фауны Северо-запада России, в анализе их распространения по хозяевам в этом регионе, и составления современных таксономических диагнозов и определительных ключей.

Цель и задачи работы. Цель исследования заключается в комплексном изучении клещей сем. *Rhinonyssidae* Северо-запада России. Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

- Сбор новых материалов по клещам-ринониссидам на территории Северо-запада России с охватом максимально широкого и доступного круга птиц-хозяев.
- Уточнение видового состава клещей-ринониссид фауны Северо-запада России на основе анализа вновь собранных материалов и литературных данных.
- Составление определительных таблиц и стандартизированных диагнозов и описаний для всех родов и видов клещей-ринониссид Северо-запада России.
- Изучение строения тарзального и пальпального комплексов риноноссид на примере нескольких модельных видов клещей с целью выявления новых диагностических признаков, пригодных для построения системы семейства.
- Анализ паразито-хозяйственных связей и особенностей распространения ринониссид на птицах Северо-запада России.

Научная новизна. В результате проведенного нами исследования и с учетом литературных данных фауна ринониссид на территории Северо-запада России в настоящее время насчитывает 35 видов 7 родов. Впервые в изучаемом регионе было обнаружено 24 вида ринониссид 4 родов, из которых 9 видов описаны как новые для науки.

Для всех обнаруженных в регионе родов и видов ринониссид составлены унифицированные современные диагнозы, а также составлены оригинальные определительные таблицы видов.

Впервые проведено исследование тарзального и пальпального комплексов у риноноссид с целью выявления новых диагностических признаков и анализа их пригодности для видовой и родовой диагностики, а также для построения системы всего семейства *Rhinonyssidae*.

Впервые проведен сравнительный анализ зараженности ринониссидами всех массовых видов птиц, обследованных в регионе. Выявлен ряд закономерностей в зараженности определенных таксономических группировок птиц.

Теоретическая и практическая значимость работы.

Проведенное исследование существенно расширило представление о фауне ринониссид Северо-запада России и достаточно ясно прогнозирует, принимая во внимание фауну этих клещей сопредельных территорий и состав потенциальных

хозяев, что даже в таком относительно небольшом регионе следует ожидать нахождение еще большего числа видов ринониссид.

Изучение тарзального и пальпального сенсорных комплексов у ринониссид впервые показало высокую перспективность использования признаков в строении хетома тарзального комплекса для диагностики родов ринониссид и построения их надродовой системы; строение пальпального комплекса наиболее перспективно для внутривидовой систематики.

Составлены оригинальные диагнозы и определительные ключи для родов и видов, которые могут быть использованы специалистами-практиками и ветеринарными врачами для диагностики ринониссид на Северо-западе России и в сопредельных регионах Европы.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. В результате проведенного исследования фауна клещей ринониссид на территории Северо-запада России насчитывает 35 видов 7 родов. Из них 24 вида и один род (*Vitznyssus*) выявлены впервые в исследуемом регионе.
2. Строение хетома тарзального комплекса ринониссид является весьма перспективным для использования в систематике ринониссид, для диагностики родов и построения надродовой системы семейства. Строение пальпального комплекса имеет перспективы для изучения таксономических взаимоотношений внутри родов.
3. Экстенсивность инвазии ринониссидами весьма вариабельна, но для подавляющего большинства видов птиц-хозяев является низкой (менее 10%). Одним из факторов, обуславливающих значение экстенсивности инвазии, по-видимому, являются экологические особенности локальных популяций хозяина или вида-хозяина в целом.

Апробация работы. Результаты исследований докладывались на отчетной научной сессии ЗИН РАН (2011), на научных семинарах и конференциях Лаборатории паразитологии ЗИН РАН (2012, 2013), на семинаре кафедры паразитологии Государственного волгоградского аграрного университета (2013), на семинаре кафедры микробиологии и паразитологии Государственного университета города Севилья, Испания (2012), на международной конференции: *Second International Epizootiology Days* (Сербия, Белград, 2012). Материалы диссертационной работы опубликованы в 11 статьях в журналах, рекомендованных ВАК. Достоверность результатов подтверждается изучением материала, основная часть которого собрана автором, и образцов предоставленных для изучения следующими научными учреждениями: Департамент биологии Сан Франциско государственного университета, Калифорния, США (Dr. G. Spicer); Департамент микробиологии и паразитологии Факультета фармации университета города Севилья, Испания (Dr. Rojas); Канадская национальная коллекция насекомых, арахнид и нематод, Онтарио, Канада (Dr. W. Kneeb). Собранный автором материал хранится в фондовой коллекции Зоологического института РАН (Санкт-Петербург).

Публикации. Всего по теме диссертации опубликовано 16 работ, из них 11 – в рецензируемых изданиях.

Личный вклад. В период 2007-2011 гг. на территории четырех областей Северо-запада России силами соискателя было собрано и полностью обработано 2107 экземпляров птиц 79 видов 54 родов 29 семейств десяти отрядов. Собранные материалы по клещам-ринониссидам составили основную часть материала диссертации.

Структура и объем диссертации. Рукопись состоит из восьми разделов: введения, 6 глав и выводов, изложенных на 249 страницах. Работа содержит 4 таблицы и проиллюстрирована 107 рисунками. Список литературы содержит 185 наименований.

Благодарности. Автор приносит глубокую благодарность научному руководителю, д.б.н. С.В. Миронову, заведующему лабораторией паразитологии д.б.н. С.Г. Медведеву и сотрудникам лаборатории паразитологии чл.-корр. РАН Ю.С. Балашову, д.б.н. А.Б. Шатрову, к.б. н. М.К. Станюкович, д.б.н. А.В.Бочкову, и д.б.н. С.А.Леоновичу за постоянную помощь и поддержку, оказанные в процессе выполнения настоящей работы. Автор искренне признателен инженеру Т.К. Цогоеву за техническую помощь при выполнении работ на растровом электронном микроскопе. Автор также благодарен специалистам, оказавшим большую помощь и давшим ценные рекомендации при изучении клещей-ринониссид: О.М. Бутенко (Окский государственный природный биосферный заповедник), Рохасу (Rojas, Университет города Севилья, Испания), У. Нии, (W. Knee, Университет города Онтарио, Канада), Г. Спайсеру (G. Spicer, Университет города Сан Франциско, США), В. Сикслу (W. Sixl, Австрия), К. Маскаренас (K. Mascarenas, Университет города Сан-Пауло, Бразилия).

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1 Материалы и методы исследования

Основой для выполнения настоящей работы послужили материалы, собранные автором на территории Северо-запада европейской части России, в основном на территории Ленинградской области в 41 пунктах и, в меньшей степени, в 4 пунктах на территориях Архангельской, Калининградской и Псковской областей в 2007–2011 годах (Димов, 2010, 2011а, 2013; Dimov, 2011, 2012с; Dimov, Mascarenas, 2012) (рис. 1).

Первичный материал. В связи со спецификой локализации клещей изучаемой группы, какой-либо прижизненный сбор ринониссид с птиц не представляется возможным. Поэтому первичный материал для сбора клещей представляли собой птицы, погибшие при различных обстоятельствах. Большинство обследованных экземпляров хозяев – птицы, сбитые на дорогах, погибшие под линиями высоковольтных передач и при домашнем содержании от каких-либо инфекционных заболеваний. Большая часть этих материалов собрана лично автором, кроме этого, птицы были получены от профессиональных орнитологов, орнитологов-любителей и ветеринаров.

Всего было обследовано 59 видов воробьинообразных птиц (Passeriformes), что составляет около 58% от числа видов этого отряда, обитающих на изучаемой территории (Мальчевский, Пукинский, 1983). Кроме того, были обследованы 20 видов из девяти других отрядов (Accipitriformes, Anseriformes, Caprimulgiformes, Charadriiformes, Columbiformes, Cuculiformes, Galliformes, Gruiformes и Piciformes). Всего в ходе исследования было осмотрено 2107 экземпляров птиц 79 видов 54 родов 29 семейств десяти отрядов (табл. 1). Клещи ринониссиды (196 экз.) обнаружены у 93 особей хозяев, принадлежащих к 24 видам, 19 родам, 13 семействам и 7 отрядам.

Вскрытие птиц проводилась по методике Бутенко (1984) с некоторыми внесенными нами изменениями. Мертвых птиц после поступления сразу замораживали, чтобы сохранить для последующего извлечения клещей в лаборатории. В тех случаях, когда были получены только головы птиц, их непосредственно помещали в 80% этанол. Для сбора клещей голову птицы (взятую из раствора этанола или размороженную) погружали в чашку Петри с 70% этанолом, дно которой покрыто фильтровальной бумагой. Под биноклем носовую полость вскрывали с помощью скальпеля и ножниц; затем проводилось тщательное обследование всех конх с помощью пинцета и препаровальной иглы.

Найденные в ходе обследования клещи-ринонисида помещались в пробирки с 70% этанолом для хранения и последующего изготовления временных препаратов в глицерине или постоянных препаратов в жидкости Фора-Берлезе по общепринятой методике (Брегетова, 1951; Krantz, Walter, 2009). Собранный автором материал хранится в фондовой коллекции Зоологического института РАН (Санкт-Петербург). Рисунки и фотографии со слайдов делались на микроскопах Leica DM 5000B и Levenhuk 40L с помощью цифровой камерой Levenhuk C35 NG 350K.

Электронная микроскопия. Для исследования отдельных экземпляров клещей в растровом электронном микроскопе (РЭМ) ринонисида, хранившихся в 70% этаноле, предварительно очищали в ультразвуковой ванне (D-300, Россия). После этого клещей обезвоживали путем проводки через серию спиртов возрастающей крепости, до 96%, затем переводили в ацетон, и, наконец, высушивали в установке критической точки (Critical Point Dryer HCP-2, Япония), с использованием жидкой углекислоты в качестве рабочего агента. Высушенных клещей наклеивали на столики-подложки при помощи двусторонне-липкой ленты, напыляли платиной в устройстве Eiko-5 (Япония) и затем исследовали в сканирующем электронном микроскопе Hitachi S-570. Запись фотографий осуществляли непосредственно на цифровые носители.

Таблица 1.

Сводные данные по обследованным птицам.

Отряды	Число семейств	Число Родов	Число видов	Обследовано особей	Заражено особей
Accipitriformes	1	2	2	3	0
Anseriformes	1	3	3	105	13
Caprimulgiformes	1	1	1	2	1
Charadriiformes	4	5	7	117	8
Columbiformes	1	1	1	262	10
Cuculiformes	1	1	1	13	1
Galliformes	1	2	2	32	0
Gruiformes	1	2	2	8	2
Passeriformes	17	36	59	1549	58
Piciformes	1	1	1	16	0
Всего	29	54	79	2107	93

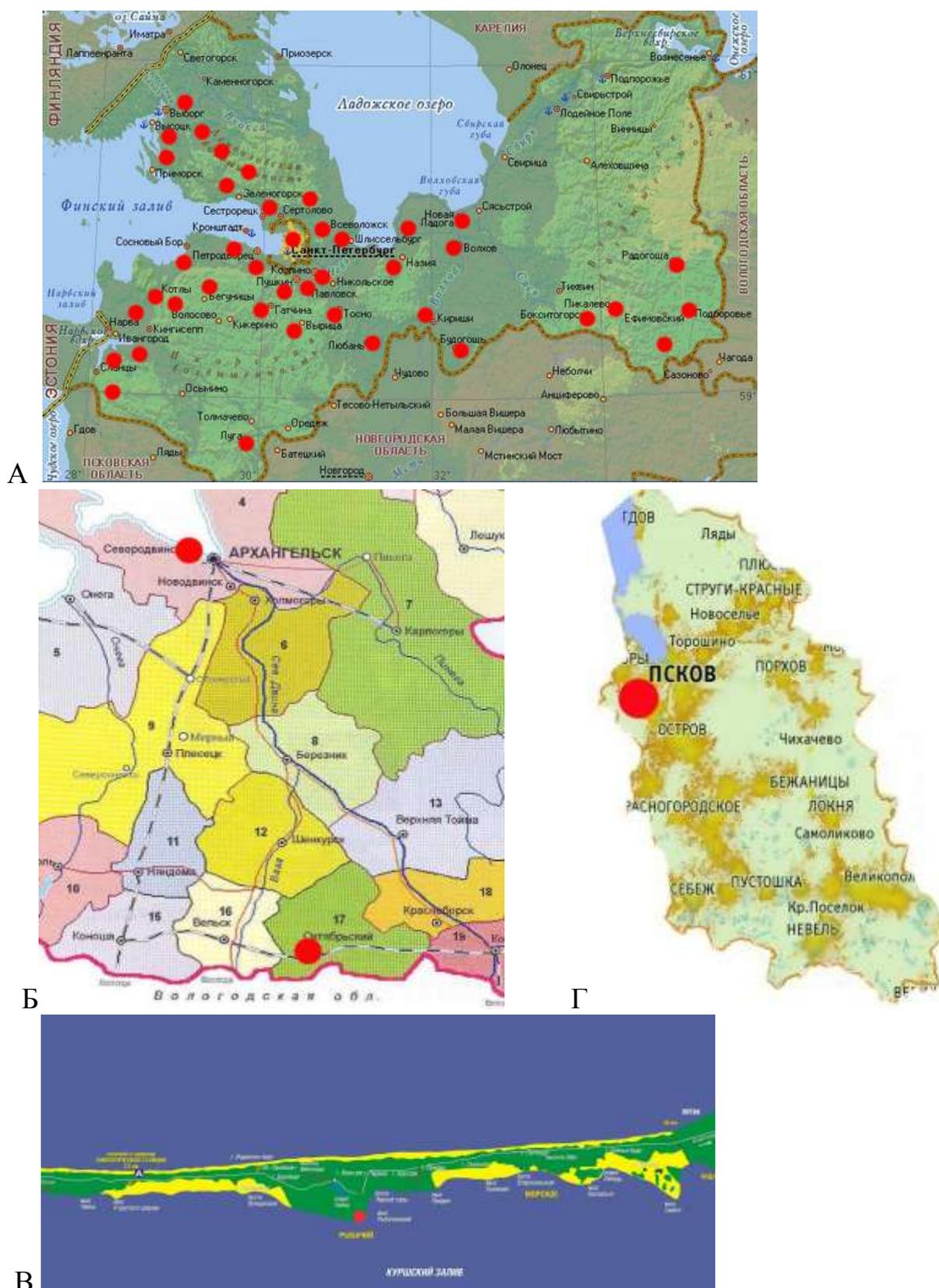


Рисунок 1 – Места сбора материала. А - Ленинградская область, Б - Архангельская область, В - Калининградская область (Рыбачий), Г - Псковская область. Красными кружками указаны пункты сбора материала.

Глава 2 Морфология и образ жизни клещей сем. *Rhinyssidae*

В главе рассмотрены внешняя морфология клещей-ринониссид, а также некоторые особенности их жизненного цикла и способов расселения. При описании морфологических признаков обсуждается их значение для систематики ринониссид.

Ринониссиды – мелких или средних размеров гемазовые клещи (длина тела взрослых от 300 до 2000 мкм). Тело ринониссид, как и у всех паразитиформных клещей, подразделяется на гнатосому (компактно собранные ротовые части) и идиосому (собственно тело клеща) (рис. 2).

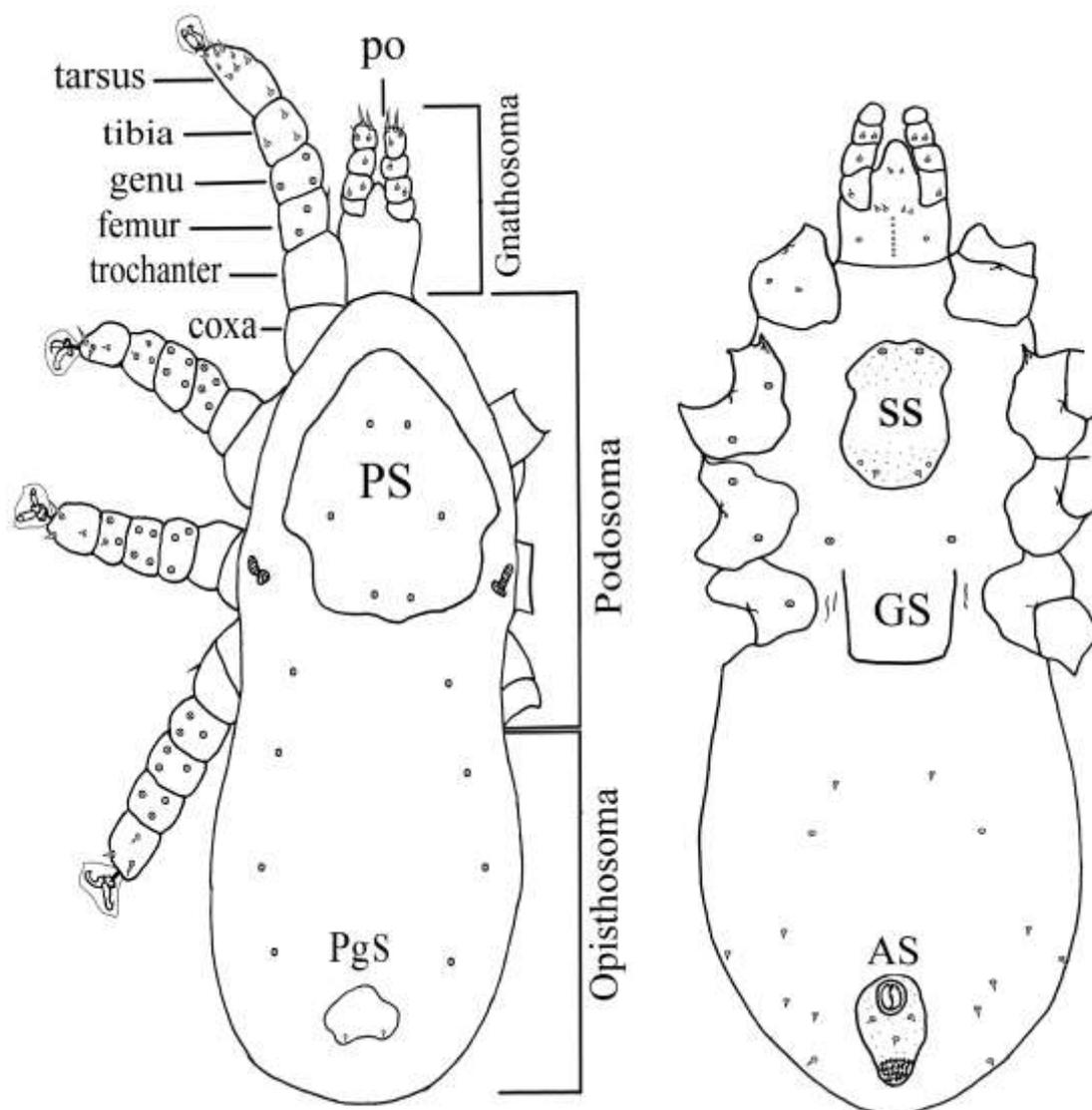


Рисунок 2 – Схема строения клещей семейства *Rhinyssidae* дорсально (самка), po – пальпальный орган; PS – подосомальный щит; PgS – пигидиальный щит; SS – стернальный щит; GS – генитальный щит; AS – анальный щит.

Гнатосома или комплекс ротовых частей (хелицеры и пальпы, собранные в компактный аппарат) расположена терминально на переднем конце идиосомы или смещена вентрально. Хелицеры двух-члениковые, подвижно сочленены с передним концом тела.

У всех ринониссид число свободных члеников пальп одинаково и равно четырем (Fain, 1957). Слитые коксы пальп формируют субкапитулум с медиальным выростом – гипостомом, которые несут на своей вентральной поверхности щетинки и дейгостернальные зубцы. Как было установлено в ходе настоящего исследования, эти структуры могут быть использованы в систематике ринониссид для диагностики видов и видовых комплексов (Dimov, 2012a, 2012b, 2013a, 2013b; Dimov, Knee, 2012; Dimov, Mironov 2012; Dimov, Rojas, 2012; Dimov, Spicer, 2013). Идиосома обычно имеет округлую или продолговатую форму, сильно уплощена дорсо-вентрально, и подразделяется на подосому, переднюю часть тела, несущую ноги, и опистосому (рис. 2). При этом какой-либо четко оформленной границы между этими тагмами в виде борозды или складки нет. Идиосома взрослых клещей и нимф несет четыре пары ног (Domrow, 1969; Pence, 1975).

Наружные покровы идиосомы у ринониссид в связи с эндопаразитическим образом жизни весьма тонкие, по сравнению с эктопаразитическими и хищными гамазовыми клещами, светло-коричневые, иногда почти прозрачные. По структуре наружной поверхности и толщине кутикулы выделяют два основных типа покровов: участки с толстой кутикулой и более темно окрашенные, называемые щитами, и более светлые и тонкие покровы часто со складчатой поверхностью. Набор дорсальных щитов (подосомальный, опистосомальный, пигидиальный) и вентральных щитов (стернальный, генитальный, анальный), их форма, размер и орнамент являются важными признаками в систематике ринониссид (Бутенко, 1984).

Дыхательная система у ринониссид представлена короткими трахеями, которые открываются наружу парой стигм.

На поверхности идиосомы ринониссид располагаются механорецепторные щетинки. Форма и размер щетинок идиосомы весьма переменчивы и обычно являются диагностическими признаками родов. Классификация формы щетинок гамазовых клещей на основании их формы была разработана Брегетовой (1956), которой мы следуем в настоящей работе.

Хетотаксия идиосомы применяемая для ринониссид основана на системе, разработанной Линдквистом и Эвансом (Lindquist, Evans, 1965) для гамазовых клещей (Gamasina) в целом. Набор щетинок имеет диагностическую ценность для определения родов и видов, хотя иногда он может варьировать даже внутри одного вида. Особенности расположения щетинок (на щитах, вне щитов), а также расположение их относительно друг друга имеют большое значение для систематики ринониссид.

Ноги клещей-ринониссид, как и у большинства гамазовых клещей, состоят из 6 подвижно сочлененных члеников: тазик (coxa), вертлуг (trochanter), бедро (femur), колено (genu), голень (tibia), лапка (tarsus) (рис. 2). На вершине лапки находится предлапка (pretarsus) с эмподиальными когтями. Хетом ног ринониссид довольно сильно обеднен по числу щетинок и наиболее соответствует с дерманиссоидному типу хетотаксии (holotrichous dermanyssoid type) гамазовых клещей (Evans, Till 1965).

Жизненный цикл ринониссид включает яйцо, личинку, протонимфу и дейтонимфу и взрослого клеща. Все стадии жизненного цикла известны и описаны в настоящее время лишь для нескольких видов ринониссид (Domrow, 1969; Бутенко, 1984). В связи с этим признаки строения преимагинальных стадий, так же, как и самцов, в надвидовой систематике ринониссид в настоящее время практически не используются.

Механизмы расселения клещей-ринониссид изучены слабо. Предполагается, что ринониссиды теоретически должны передаваться только при непосредственном контакте птиц «из клюва в клюв», при кормлении птенцов или при брачном ухаживании, поскольку вне хозяина пищевые ресурсы отсутствуют. Как было показано в эксперименте, вне хозяина эти клещи выживают не более 40 часов (Bell, 1996). Тем не менее, современное распространение по хозяевам многих крупных родов ринониссид свидетельствует, что в ходе их эволюции, по-видимому, неоднократно имели место случаи смены группы птиц-хозяев.

Глава 3 Рецепторы пальп и передних лапок ринониссид

Пальпальный и тарзальный рецепторные комплексы у гамазовых клещей содержат сгруппированные щетинки (сенсиллы) различного функционального назначения, в том числе дистантные и контактные хеморецепторные сенсиллы, которые, несомненно, являются важнейшими сенсорными структурами обуславливающими ориентацию и поведенческие реакции этих клещей (рис. 3).

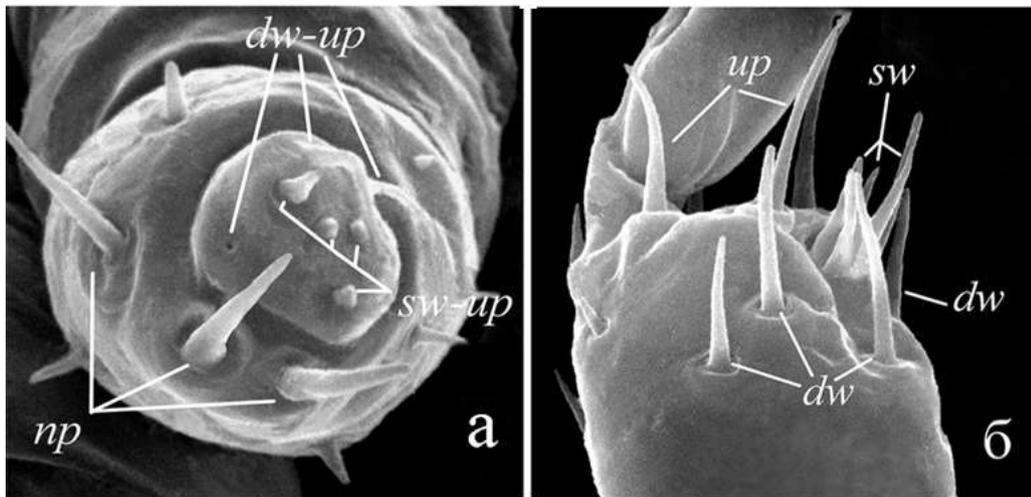


Рисунок 3 – Рецепторы пальп и передних лапок ринониссид: а – пальпальный орган *Mesonyssus melloi*; б – тарзальный комплекс *Ptilonyssus sairae*. Сенсиллы: *dw* – сенсилла с периферическими полостями; *sw* – пористая однополостная сенсилла; *np* – тактильная механорецепторная сенсилла, *up* – хеморецепторная сенсилла с верхушечной порой (по: Леонович, Димов, 2012).

Пальпальный рецепторный орган. Пальпальный рецепторный комплекс, обычно именуемый органом, располагается на терминальном членике пальп и у различных эктопаразитических и хищных видов Mesostigmata (Ologamasidae, Macrochelidae, Laelapidae и Dermanyssidae) максимально включает до 14 сенсилл трех различных типов структурно и функционально различающихся сенсилл, располагающихся на апикальном членике пальп (Леонович, 2005).

По сравнению с эктопаразитическими и хищными гамазовыми клещами (рис. 4а, б), пальпальный рецепторный орган ринониссид (рис. 4 в–е) сильно обеднен по числу входящих в него сенсилл, но включает те же самые функционально-морфологические типы. Как и у других гамазовых клещей, орган включает несколько длинных тактильных механорецепторных сенсилл (*np*), обычно расположенных по периферии или на боковых краях терминального членика пальп. Апикально на членике, обычно более-менее компактными группами, расположены

хеморецепторные сенсиллы с апикальной порой двух типов: сенсилла с периферическими полостями (*dw-up*) и пористая однополостная сенсилла (*sw-up*). В состав пальпального органа функционально могут входить очень крупные тактильные механорецепторные сенсиллы *np* следующего членика пальп. Сравнительный анализ состава и топологии сенсилл у четырех видов ринониссид трех родов показал, что строение пальпального комплекса, а также степень слияния члеников, существенно отличается у представителей разных родов, однако может варьировать и в пределах рода, например, у *Ptilonyssus* (Леонович, Димов, 2012).

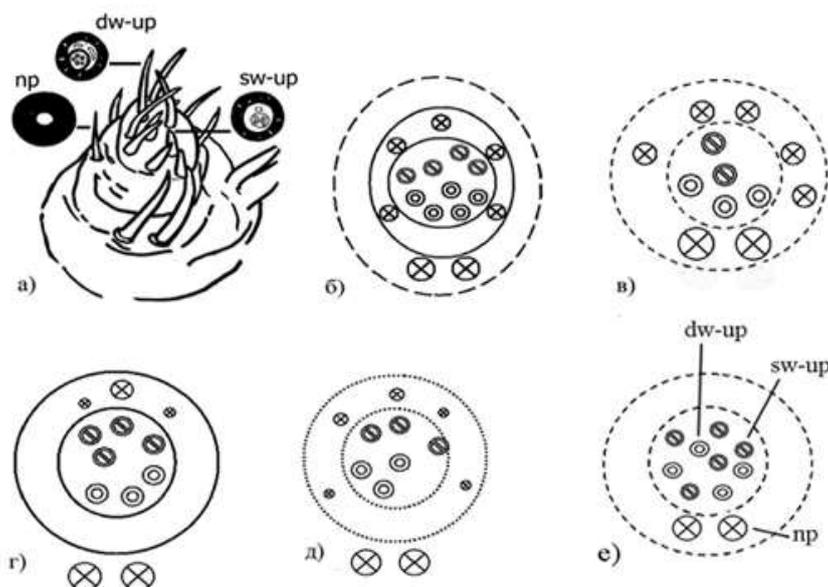


Рисунок 4 – Типы рецепторов (а) и схемы топографии сенсилл последнего членика пальп у клещей семейства Rhinonyssidae и Dermanyssidae. а, б – *Dermanyssus gallinae* (Dermanyssidae) (а, б – по: Леонович, 2007); в – *Ptilonyssus sairae*; г – *Mesonyssus melloi*; д – *Rallinyssus caudistigmus*; е – *Ptilonyssus motacillae*. Сенсиллы: *dw* – сенсилла с периферическими полостями; *sw* – пористая однополостная сенсилла; *np* – тактильная механорецепторная сенсилла; *up* – хеморецепторная сенсилла с верхушечной порой (по: Леонович, Димов, 2012).

Тарзальный рецепторный комплекс включает в себя хеморецепторные сенсиллы, расположенные в дистальной части лапок передней пары ног (рис. 3б). У эктопаразитических гамазид (*Hirstionyssus criceti*, Macronyssidae), этот комплекс может включать несколько десятков щетинок трех основных типов, причем в двух из них (*dw* и *sw*) выделяют два подтипа (рис. 5а) (Леонович, 2005). Тарзальный рецепторный комплекс у ринониссид (рис. 5 б–ж) сильно олигомеризован; каждый тип представлен только 2–6 сенсиллам, расположенными в виде одной или нескольких групп. Общая схема расположения различных типов сенсилл этого комплекса следующая. Наиболее дистально на вершине членика имеется пара длинных хеморецепторных сенсилл с верхушечной порой (*up*). Позади них плотной центральной группой располагаются пористые однополостные сенсиллы (*sw*), которые в тарзальном комплексе ринониссид наиболее многочисленные. Позади них, в виде поперечного дуговидного ряда или только по бокам этой центральной группы, расположены сенсиллы с периферическими полостями (*dw*). Сравнительный анализ изученных нами пяти видов ринониссид показал, что роды

Mesonyssus, *Ptilonyssus* и *Rallinyssus* четко различаются по числу сенсилл типов (*dw* и *sw*), причем число их стабильно в пределах рода (Леонович, Димов, 2012).

Перспективы применения в систематике. Строение и топография сенсилл в составе сенсорных комплексов до сих пор никак не использовались ни при описании видов, ни при таксономическом анализе ринониссид. Сравнительный анализ строения тарзального комплекса у изученных нами видов родов *Ptilonyssus*, *Mesonyssus* и *Rallinyssus* (Леонович, Димов, 2012), а также видов изученных другими исследователями (Леонович, Станюкович, 2002; Леонович, 2008), показал, что набор сенсилл и их топография могут служить надежными дополнительными таксономическими признаками для диагностики родов. Признаки строения пальпального комплекса менее надежны в отношении диагностики родов и их использование, возможно, найдет применение для внутривидовой систематики ринониссид.

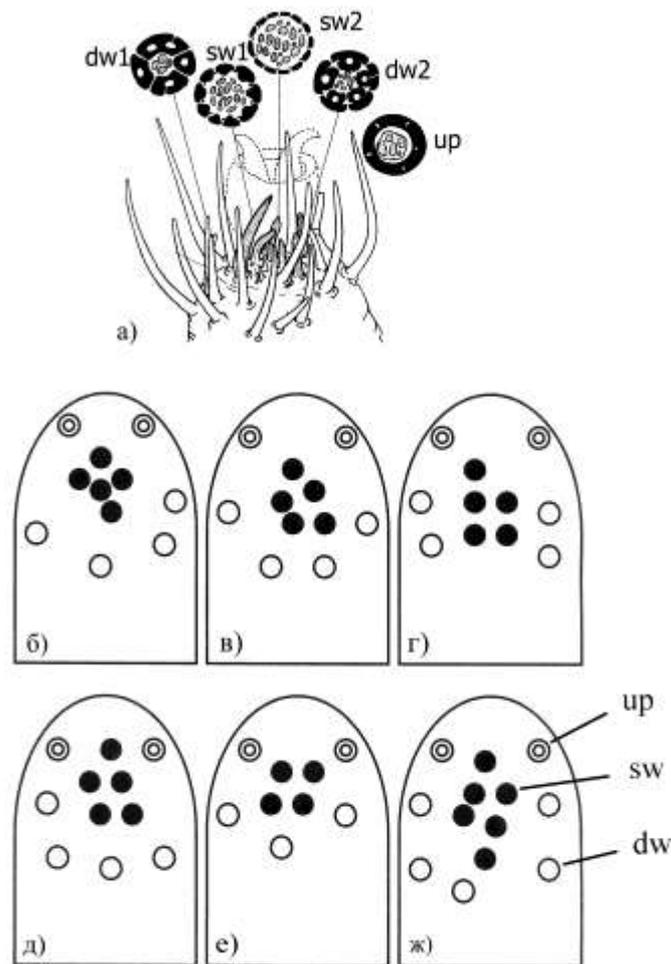


Рисунок 5 – Типы рецепторов (а) и схемы топографии сенсилл в составе тарзального органа (б - ж); а – *Hirstionyssus criceti* (Macronyssidae); б – *Ptilonyssus sairae*; в – *Pt. pari*; г – *Pt. motacillae* (а, г – по Леонович, Станюкович, 2002); д – *Pt. regulae* (по: Леонович, 2008); е – *Mesonyssus melloi*; ж - *Rallinyssus caudistigmus*. Сенсиллы: *dw* – сенсилла с периферическими полостями; *sw* – пористая однополостная сенсилла; *up* – хеморецепторная сенсилла с верхушечной порой (по: Леонович, Димов, 2012).

Глава 4 История изучения и построения классификации *Rhinonyssidae*

В главе на основе анализа литературных данных рассмотрены основные этапы изучения фауны сем. *Rhinonyssidae* в мире и в России, а также основные этапы и принципы разработки их классификации.

Ринониссиды впервые открыл зоолог К. Ницш (Ch. Nitzsch), обнаруживший этих клещей в носовой полости птиц еще в середине 18-го века; однако первый их вид был описан в составе семейства *Dermanyssidae* почти век спустя (Giebel, 1871). Первые три рода ринониссид (*Rhinonyssus*, *Ptilonyssus*, *Sternostomum*) были установлены Труессаром и Берлезе (Berlese, Trouessart, 1889; Trouessart, 1894). В начале 20-го века начались целенаправленные исследования ринониссид в Европе, а несколько позднее и на других континентах. Исследования ринониссид в России начались в середине 50-х годов прошлого века; они проводились в ряде регионов Европейской части, Сибири и Дальнего Востока (Белопольская, 1947; Дубинина, 1948; Брегетова, 1950, 1965, 1967; Исакова, 1965; Бутенко, Лавровская 1980; Бутенко, 1962, 1984; Бутенко, Станюкович, 2003, Димов, 2010, 2011a, 2011b, 2012, 2013; Леонович, Димов, 2012; Dimov, 2011, 2012a, 2012b, 2012c, 2013a, 2013b; Dimov, Mascarenas, 2012; Dimov, Mironov, 2012; Dimov, Rojas, 2012; Dimov, Kneer, 2012; Dimov, Spicer, 2013).

Систематика клещей-ринониссид основывается почти исключительно на морфологии взрослых самок (Fain, 1957; Domrow, 1969; Pence, 1975; Бутенко, 1984). Первая надродовая классификация клещей-ринониссид, в которой они рассматривались как подсем. *Rhinonyssinae* в пределах сем. *Dermanyssidae* с тремя родами, была разработана Труессаром (Trouessart, 1895). Следующую классификацию разработал Фитцтум (Vitzthum, 1935), в которой ринониссиды были подняты до уровня семейства (*Rhinonyssidae*) и выделялось семь родов. В классификации семейства *Rhinonyssidae*, предложенной Фэном (Fain, 1957) девять родов, найденных им в Африке, были подразделены на три подсемейства, однако деление ринониссид на подсемейства не было принято другими исследователями.

В системе ринониссид, предложенной Брегетовой (1967), в отличие от всех других авторов, эти клещи представляли собой две отдельные группировки в пределах *Mesostigmata*, произошедшие независимо и в различное историческое время: собственно, семейство *Rhinonyssidae* и сем. *Ptilonyssidae*.

К концу 60-х годов 20-го века в составе сем. *Rhinonyssidae* (в традиционном понимании) в общей сложности было установлено 40 родов. Домроу (Domrow, 1969) провел радикальную ревизию семейства, и свел всех известных к тому времени ринониссид к восьми крупным родам. Большинство современных исследователей придерживаются данной классификации лишь с небольшими отличиями. В настоящей работе в целом принята система Домроу с учетом некоторых дополнений по родовому составу, предложенных Бутенко (1984), в частности признание *Locustellonyssus*, *Mesonyssus* и *Ptilonyssoides* в качестве самостоятельности родов.

Таблица 2.
Систематический список видов семейства Rhinonyssidae Северо-запада России.

No	Вид клеща	Вид хозяина	Отряд хозяина	Источник
1	<i>Sternostoma marchae</i> *	<i>Serinus canaria</i>	Passeriformes	Dimov, 2013
2	<i>St. zini</i> *	<i>Cuculus canorus</i>	Cuculiformes	Dimov, Кнее, 2012
3	<i>St. turdi</i>	<i>T. philomelos</i> <i>Turdus pilaris</i>	Passeriformes	Брегетова, 1965, ИД
4	<i>St. durenii</i> **	<i>T. merula</i>	Passeriformes	ИД
5	<i>St. bruxellarum</i>	<i>Sturnus vulgaris</i>	Passeriformes	Бутенко, 2001
6	<i>Ptilonyssus degtiarevae</i> *	<i>Passer domesticus</i>	Passeriformes	Dimov, Mironov 2012
7	<i>Pt. mironovi</i> *	<i>Parus caeruleus</i>	Passeriformes	Dimov, 2012
8	<i>Pt. pari</i> **	<i>Parus major</i>	Passeriformes	ИД
9	<i>Pt. lovottiae</i> *	<i>Passer montanus</i>	Passeriformes	Dimov, Mironov 2012
10	<i>Pt. hirsti</i> **	<i>Fringilla coelebs</i>	Passeriformes	ИД
11	<i>Pt. schumili</i> **	<i>Alauda arvensis</i>	Passeriformes	ИД
12	<i>Pt. motacillae</i> **	<i>Oenanthe oenanthe</i>	Passeriformes	ИД
13	<i>Pt. euroturdi</i> **	<i>Turdus iliacus</i>	Passeriformes	ИД
14	<i>Pt. sairae</i> **	<i>Parus major</i>	Passeriformes	ИД
15	<i>Pt. nucifragae</i>	<i>Nucifraga caryocatactes</i>	Passeriformes	Брегетова, 1965
16	<i>Pt. pygmaeus</i>	<i>Spinus spinus</i>	Passeriformes	Брегетова, 1965
17	<i>Pt. spini</i>	<i>Spinus spinus</i>	Passeriformes	Станюкович, Бутенко, 2003
18	<i>Pt. nudus</i>	<i>Passer montanus</i>	Passeriformes	Брегетова, 1951
19	<i>Vitznyssus tsachevi</i> *	<i>Caprimulg. euepeus</i>	Caprimulgiformes	ИД
20	<i>Rhinonyssus dobromiri</i> *	<i>Vanellus vanellus</i>	Charadriiformes	ИД
21	<i>Rh. kadrae</i> *	<i>A. platyrhynchos</i>	Anseriformes	ИД
22	<i>Rh. nyrocae</i> **	<i>Aythya nyroca</i>	Anseriformes	ИД
23	<i>Rh. subrhinolethrum</i> **	<i>Anas crecca</i>	Anseriformes	ИД
24	<i>Rh. bregetovae</i> **	<i>Charadrius dubius</i>	Charadriiformes	ИД
25	<i>Rh. neglectus</i>	<i>Charadrius dubius</i> <i>Calidris maritima</i>	Charadriiformes	Брегетова, 1951 ИД
26	<i>Rh. polystictae</i> **	<i>Somateria mollissima</i>	Anseriformes	ИД
27	<i>Rh. levinseni</i>	<i>Anas platyrhynchos</i> <i>Somateria mollissima</i>	Anseriformes	Белопольская, 1947 ИД
28	<i>Rh. minutes</i>	<i>Charadrius hiaticula</i>	Passeriformes	Брегетова, 1950
29	<i>Rh. caledonicus</i>	<i>Cephus grille</i>	Charadriiformes	Брегетова, 1951
30	<i>Rh. waterstoni</i>	<i>Alca torda</i> , <i>Uria aalge</i>	Charadriiformes	Брегетова, 1951
31	<i>Larinyssus iohanssenae</i> *	<i>Sterna hirundo</i>	Charadriiformes	ИД
32	<i>L. orbicularis</i> **	<i>Larus argentatus</i>	Charadriiformes	ИД
33	<i>Mesonyssus melloi</i> **	<i>Columba livia</i>	Columbiformes	ИД
34	<i>M. columbae</i> **	<i>Columba livia</i>	Columbiformes	ИД
35	<i>Rallinyssus caudistigmus</i> **	<i>Gallinula chloropus</i> <i>Fulica atra</i>	Gruiformes	ИД

* - новый вид для науки

** - новый вид для Северо-запада России

ИД – данные настоящего исследования.

Глава 5 Систематика клещей Северо-запада (Европейской части) России

В главе даны оригинальные диагнозы и определительные ключи для всех родов и видов ринониссид, обнаруженных на Северо-западе России в ходе проведенного исследования (табл. 2). Кроме этого, для каждого вида приведены сведения по хозяевам и мировому распространению. Описания всех видов ринониссид, найденных в ходе исследования, составлены по стандартам, принятым для соответствующих родов. Для видов, обнаруженных другими исследователями на Северо-западе России, но не найденным нами и недоступных для непосредственного изучения, составлены краткие диагнозы на основе анализа предшествующих описаний и иллюстраций. Хетотаксия идиосомы основана на системе, предложенной Линдквистом и Эвансом для гамазовых клещей (Lindquist, Evans, 1965). Обозначения, используемые в измерениях при описании видов, адаптированы по Фэну и Хиланду (Fain, Hyland, 1962). Хетотаксия ног основана на системе, предложенной Эвансом с соавторами (Evans, 1963; Evans, Till, 1965).

Впервые в данной работе введены следующие сокращения и латинские термины для щетинок и других морфологических структур: MS – мезосомальный щиток (mesosomal scutulum), LMS_L – длина левого мезосомального щитка (склерита), LMS_R – длина правого мезосомального щитка, WMS_L – ширина левого мезосомального щитка, WMS_R – ширина правого мезосомального щитка, PSS – постстигмальный щиток (poststigmatal scutulum), Pgs – пигидиальный щит, Dd – дейгостернальные зубцы, Cb – криврум, Cc – выпуклости на коксах (convexitas coxae), Sc – шипы на коксах (spina coxae), $\alpha 1$ – $\alpha 4$ – микрохеты опистосомального щита, dch – палец хелицеры; bch – основание хелицеры, An – Анус, LPgs – длина пигидиального щита, WPgs – ширина пигидиального щита. Гнатосомальная формула, например, 2-4-2 описывает число микрохет в поперечных рядах на вентральной стороне гнатосомы.

Глава 6 Особенности фауны, распространения и паразито-хозяйинных связей *Rhinonyssidae* Северо-запада России

Распространение и приуроченность родов. Обнаруженные на территории Северо-запада России семь родов ринониссид существенно различаются распространением по таксономическим группам хозяев, а также своим географическим распространением. Среди обнаруженных родов по широте спектра хозяев особо выделяются два, – *Sternostoma* и *Rhinonyssus*, встречающиеся на птицах многих отрядов.

Представители рода *Sternostoma* (около 60 видов в мировой фауне) известны с птиц 18 отрядов (Fain, 1957; Pence, 1975; Бутенко, 1984; Кнее, 2008). В исследуемом регионе род *Sternostoma* отмечен только у птиц двух отрядов, у воробьинообразных (Passeriformes) (4 вида клещей) и кукушкообразных (Cuculiformes) (1 вид). В Западной Европе, ближайшей хорошо изученной территории, фауна этого рода также относительно небогата и насчитывает 11 видов (Vitzthum, 1935; Fain et al., 1974; Feider, Mironescu, 1982). Следует отметить, что ни один из видов ринониссид этого рода, отмеченных на территории Европы, не был обнаружен у птиц Северо-запада России.

Род *Rhinonyssus* (26 видов в мировой фауне), также широко распространенный по хозяевам, и известен с птиц четырех отрядов, представители которых являются обитателями различных водных биотопов (Strandtmann, 1951; Pence, 1975; Бутенко, 1984; Knee, 2008). В исследуемом регионе обнаружено девять видов этого рода у птиц двух отрядов, гусеобразных (Anseriformes) (5 видов клещей) и ржанкообразных (Charadriiformes) (4 вида). В Европе известно только 4 вида рода *Rhinonyssus*, которые на территории Северо-Запада России не отмечены.

Пять остальных родов Rhinoinyssidae, обнаруженных на территории Северо-запада России, в основном широко распространены по птицам одного или двух отрядов. Род *Ptilonyssus* связан преимущественно воробьинообразными (Passeriformes), но отдельные его виды, встречается и у представителей других отрядов. Представители рода *Larinyssus* обитают исключительно на ржанкообразных (Charadriiformes), *Mesonyssus* – на голубеобразных (Columbiformes), и *Rallinyssus* – на журавлеобразных (Gruiformes). Род *Vitznyssus*, известный с козодоеобразных (Caprimulgiformes) и журавлеобразных (Gruiformes), в исследуемом регионе обнаружен только на представителе первого.

Род *Ptilonyssus*, один из самых крупных родов ринониссид (известно свыше 110 видов) (Fain, 1956; Domrow, 1969; Knee et al., 2008), на территории Северо-запада России представлен 13 видами, обнаруженными на воробьинообразных семи семейств (Alaudidae, Corvidae, Fringillidae, Muscicapidae, Paridae, Passeridae, Turdidae). В Европе зарегистрировано 23 вида рода *Ptilonyssus* (Fain et al., 1974; Beron, 1975; Ubeda et al., 1986). При этом ни один из них в ходе настоящего исследования и в предшествующих работах по Северо-западу России (Бутенко, 1962; Брегетова, 1965, 1967; Станюкович, Бутенко, 2003) на исследованных нами видах воробьинообразных отмечен не был.

Род *Mesonyssus*, включающий 26 видов (Бутенко, 1984), связан исключительно с голубеобразными (Columbiformes). В исследуемом регионе он представлен только двумя видами, которые обитают на голубях рода *Columba*. В Европе, помимо обнаруженных нами видов *Mesonyssus columbae* и *M. Melloi*, встречается еще пять видов этого рода, связанные с голубеобразными родов *Columba* и *Streptopelia* (Fain et al., 1974; Ubeda et al., 2003).

Небольшой род *Larinyssus*, насчитывающий в настоящее время 6 видов распространён исключительно на ржанкообразных (Charadriiformes) и на Северо-западе России представлен двумя видами, *Larinyssus iohanssenae* и *L. orbicularis*, обитающими на крачках (Sternidae) и чайках (Laridae), соответственно. Последний вид достаточно широко распространен в мире на чайках и крачках, и ранее отмечен в России (Бутенко, 1984), однако интересно отметить, что на этих хозяевах в Западной Европе этот вид до сих пор не отмечен.

Род *Rallinyssus*, включающий в настоящее время порядка 15 видов, распространен исключительно на журавлеобразных (Gruiformes). На территории Северо-запада России род представлен одним видом, *Rallinyssus caudistigmus*, отмеченным на двух видах пастушковых (Rallidae). Данный вид очень широко распространен на пастушковых, известен на этих хозяевах, как в Восточном, так и Западном полушариях (Бутенко, 1984; Knee et al., 2008).

Род *Vitznyssus* включающий 7 видов (Бутенко, 1984), характеризуется несколько необычным распространением по хозяевам, поскольку известен с птиц двух неродственных отрядов, козодоеобразных (Caprimulgiformes) и журавлеобразных (Gruiformes). В исследуемом регионе род представлен только

одним видом, *Vitznyssus tsachevi*, описанным нами с обыкновенного козодоя *Caprimulgus europaeus*.

При сравнении фауны ринониссид Северо-запада России и Западной Европы достаточно отчетливо прослеживается, что для них почти нет общих видов (всего 14 общих видов из 6 родов). В то же время на этих сравниваемых территориях практически все роды ринониссид общие, пять *Mesonyssus*, *Ptilonyssus*, *Rallinyssus*, *Rhinoinyssus*, *Sternostoma* из семи обнаруженных в исследуемом нами регионе. Учитывая, что орнитофауна Северо-запада России сходна с таковой Европы, в Европейской части России можно потенциально ожидать нахождения значительно большего числа видов ринониссид.

Специфичность видов. Виды ринониссид фауны Северо-запада России существенно различаются по спектру видов-хозяев. Среди них можно выделить моноксенных, стеноксенных и поликсенных паразитов (рис 6).

1. Моноксенные виды (12 видов или 34%). Таковыми являются как виды, связанные с воробьинообразными, так и с другими отрядами птиц. Потенциально многие из этих видов могут в действительности оказаться стеноксенными.

2. Стеноксенные виды (16 видов или 46%), паразитирующие у птиц несколько видов одного рода или нескольких близких родов одного семейства, составляют почти половину обнаруженных видов.

3. Поликсенные виды (7 видов или 20%). Согласно нашими данными и многочисленным литературным источникам, некоторые виды ринониссид отмечены на птицах из различных семейств (до 6 семейств), но при этом никогда они не выходят за границы соответствующего отряда хозяев. Паразитирование на хозяевах, которые достаточно далеки друг от друга филогенетически и, естественно, различаются морфологически и экологически, весьма необычно для высокоспециализированных паразитов. Поэтому нельзя исключать, что каждый из таких «поликсенных» видов может в действительности представлять собой комплекс криптических видов. Таким сборным видом может быть, например, клещ *Ptilonyssus sairae*, отмеченный на воробьинообразных столь различных семейств как Hirundinidae, Emberizidae и Paridae (Pence, 1975; Kadosaka et al., 1987).

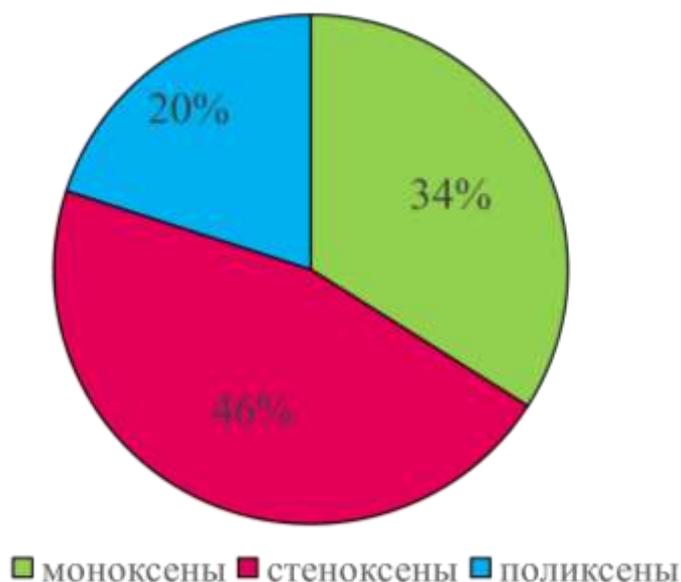


Рисунок 6 – Специфичность видов ринониссид Северо-запада России

Распространение ринониссид по хозяевам в регионе. У обследованных птиц Северо-запада России, представленных 79 видами 54 родами 28 семействами из 10 отрядов, клещи-ринониссиды были обнаружены у 24 видов, 19 родов, 14 семейств, 7 отрядов (Anseriformes, Caprimulgiformes, Charadriiformes, Columbiformes, Cuculiformes, Gruiformes, Passeriformes). Не были обнаружены у представителей трех отрядов Accipitriformes, Galliformes и Piciformes (табл. 1).

На всех трех видах птиц отряда Anseriformes встречались только клещи рода *Rhinonyssus*, причем каждый обследованный вид хозяина нес свой специфичный вид этого рода. На представителях отряда Charadriiformes обнаружены клещи двух родов, *Rhinonyssus* и *Larinyssus*, первый обнаружен только на ржанковых (Charadriidae), второй – на чайках и крачках (Larinae, Sterninae). На птицах отряда Columbiformes обнаружены два вида рода *Mesonyssus*, которые являются специфичными обитателями голубиных Columbidae. На журавлеобразных (Gruiformes) обнаружен один вид специфичного этому отряду рода *Rallinyssus*. На воробьинообразных (Passeriformes) обнаружены представители двух родов: клещи широко распространенного по разным отрядам хозяев рода *Sternostoma* (3 вида) и представители рода *Ptilonyssus* (9 видов) распространенного преимущественно на воробьинообразных.

Особенности заражения ринониссидами. В связи со сложностью сбора клещей-ринониссид, а также их относительно редкой встречаемостью по сравнению со многими другими группами постоянных эктопаразитов птиц, специальные исследования различных количественных показателей зараженности этими клещами весьма немногочисленны и, зачастую, приводят только усредненные данные по всему обследованному материалу, а не для конкретных видов птиц (Hyland 1963; Маа, Куо 1965; Domrow 1969; Pence 1973; Spicer 1984, 1987). Собранный в ходе настоящего исследования материал позволяет проанализировать экстенсивность инвазии (встречаемость) и интенсивность инвазии для многих видов птиц-хозяев в исследуемом регионе, а также выявить интересные особенности для некоторых групп птиц, или отдельных видов птиц.

Для большинства обследованных нами видов птиц, где численность выборки достаточна, чтобы данные могли быть достоверными (10 и более обследованных особей хозяина), встречаемость ринониссид была невелика. Для большинства видов хозяев (80% зараженных ринониссидами видов птиц) она составляла менее 10%, причем данный низкий уровень встречаемости ринониссид наблюдается у видов птиц из самых разных таксономических групп хозяев, – у птиц из отрядов Anseriformes, Charadriiformes и Passeriformes. В отношении отрядов хозяев, представленных в материале значительным числом видов-хозяев, можно отметить, что только у отрядов, представители которых обитают в водных биотопах, заражены были все или почти все обследованные виды птиц. Так, у гусеобразных (Anseriformes) зараженными оказались все обследованные нами виды (4 вида, 100%), а у ржанкообразных (Charadriiformes) – 5 видов из 7 (71.4 %). В то же время у воробьинообразных зараженными оказались только 20.3% видов (12 из 59). Вероятным объяснением такого различия по данному показателю является то, что у гусеобразных и ржанкообразных, клещи, выходящие из носовой полости хозяев и находящиеся на поверхности клюва и на оперении, оказываются в условиях более влажной окружающей среды, что удлиняет их срок жизни на поверхности или вне хозяина и повышает вероятность успешного заражения новых особей.

Среди неворобьинообразных максимальная встречаемость ринониссид отмечена у обыкновенной гаги *Somateria molissima* (Anatidae) (82%), а среди воробьинообразных – у певчего дрозда *Turdus philomelos* (Turdidae) (37%). У четырех обычных видов дроздов рода *Turdus* встречаемость видов ринониссид оказалась совершенно различного порядка: у певчего дрозда, *T. Philomelos*, и белобровика, *T. Iliacus*, она относительно высокая – 37% и 26%, соответственно, у черного, *T. merula*, – 1.3%, а рябинник, *T. pilaris*, по нашим данным, по-видимому, вообще не заражен в исследуемом регионе. Таким образом, исходя из того, что зараженность ринониссидами сильно варьирует даже у представителей одного рода хозяев, обитающих в одной и той же местности, этот показатель явно не может служить характеристикой каких-либо надвидовых таксономических группировок птиц (родов, семейств и отрядов). В то же время этот показатель, несомненно, может использоваться для изучения специфики зараженности вида-хозяина ринониссидами в целом или его географических популяций.

В исследованном регионе интенсивность инвазии ринониссидами птиц невелика, как у воробьиных, так и у неворобьиных, и максимальное количество клещей, отмеченное на одной особи хозяина, составляло 16.0 экз. (у полевого воробья *Passer montanus*), а в большинстве случаев не превышало 2 клещей на одну особь хозяина. Для обследованных видов птиц в целом только у полевого воробья и зяблика, *Fringilla coelebs*, интенсивность инвазии была относительно высока и для видов *Ptilonyssus lovottiae* и *Sternostoma marchae* составляла 8,7 и 10.0 экз., соответственно. Для всех остальных зараженных видов птиц интенсивности инвазии была менее 3.0 экз.

Выводы

1. Фауна клещей семейства Rhinonyssidae Северо-запада Европейской части России насчитывает 35 видов 7 родов. Впервые в исследуемом регионе обнаружено 24 вида и один род *Vitznyssus*. Описано 9 новых для науки видов, и 15 видов впервые обнаружены в фауне России 15.

2. Фауна ринониссид Северо-запада Европейской части России, по сравнению с наиболее изученным сопредельным регионом, Западной Европой, представляется относительно обедненной по многообразию видового состава клещей при сходном общем составе птиц-хозяев. Незначительное число выявленных общих видов (14) и сходство состава родов ринониссид, а также существенное число новых видов, отчетливо свидетельствует о неполноте изученности паразитофауны обоих регионов.

3. Исследование тарзального хетона ринониссид показывает, что он является комплексом новых морфологических признаков, перспективным для диагностики таксонов родового уровня и построения надвидовой таксономической системы этих клещей. Пальпальный хетом ринониссид представляет менее надежный комплекс признаков, поскольку вариабелен в пределах рода, и скорее может быть пригоден для видовой диагностики.

4. На территории Северо-запада Европейской части России клещи-ринониссиды представляют собой относительно редко встречающуюся группу паразитов; среди 79 обследованных видов птиц эти клещи обнаружены у 24 видов (30,4 %).

5. По степени специфичности большинство обнаруженных видов ринониссид представлено стеноксенными паразитами (16 видов, 46 %) и моноксенными (12 видов, 34%), видами. Поликсенные виды (7 видов, 20%), распространенные на хозяевах из различных семейств, потенциально могут представлять собой комплекс криптических видов.

6. Большинство обнаруженных видов клещей-ринониссид характеризуется весьма низким уровнем экстенсивности инвазии, менее 10%. Существенное различие экстенсивности инвазии ринониссидами у близкородственных видов птиц, по-видимому, обусловлено экологическими особенностями самих видов-хозяев в целом или их локальных популяций.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

Публикации из перечня рецензируемых научных журналов и изданий, рекомендованных для опубликования основных результатов диссертации:

1. **Димов, И.Д.** Клещи сем. Rhinonyssidae (Parasitiformes: Gamasina) из носовой полости птиц Ленинградской области в течение летнего и осеннего сезонов / И.Д. Димов // Международный вестник ветеринарии. – 2010. – Т. 4. – С. 6-9.
2. **Dimov, I.D.** Study on the degree of parasitism of rhinonyssid nasal mites (Parasitiformes: Gamasina) on birds in the Leningrad province during the spring and summer seasons / I.D. Dimov // Trakia Journal of Science. – 2011. – Vol. 9, № 2. – P. 38-42.
3. **Dimov, I.D.** A New Species of Nasal Mite of the Genus *Sternostoma* (Rhinonyssidae) from *Serinus canaria* (Passeriformes) from Saint Petersburg, Russia / I.D. Dimov // Journal of The Faculty of Veterinary Medicine Istanbul University. – 2012a. – Vol. 39, № 2. – P. 226-230.
4. **Dimov, I.D.** A new nasal mite of the genus *Ptilonyssus* (Rhinonyssidae) from *Parus caeruleus* (Passeriformes) from Russia / I.D. Dimov // J. Hellenic Vet Med Soc. – 2012b. – Vol. 63, № 1. – P. 25-29.
5. **Dimov I.D.** Two new species of nasal mites of the genus *Ptilonyssus* (Rhinonyssidae) from sparrows from the Leningrad province, Russia / I.D. Dimov, S. Mironov // J Hellenic Vet Med. – 2012. – Vol. 63, № 2. – P. 167-176.
6. **Dimov, I.D.** One new species of nasal mites of the genus *Vitznyssus* (Rhinonyssidae) from the Leningrad province, Russia / I.D. Dimov, Rojas // Journal of the Acarological Society of Japan. – 2012. – Vol. 21, № 2. – P. 125-130.
7. **Dimov, I.D.** One new species of the genus *Sternostoma* (Mesostigmata: Rhinonyssidae) from *Cuculus canorus* (Cuculiformes: Cuculidae) from Leningrad Province, Russia / I.D. Dimov, W. Knee // Journal of the Acarological Society of Japan. – 2012. – Vol. 21, № 2. – P. 137-142.
8. **Леонович С.А.** Рецепторы пальп и передних лапок гамазовых клещей (Parasitiformes, Rhinonyssidae) – паразитов носовой полости синицы, сизого голубя и лысухи / С.А. Леонович, **И.Д. Димов** // Паразитология. – 2012. – Т. 46, № 5. – С. 329-339. [**Leonovich, S.A.** Sense Organs on Palps and Fore Tarsi of Gamasid Mites (Parasitiformes, Rhinonyssidae), Parasites of the Nasal Cavity of the Great Tit, the Rock Dove, and the Eurasian Coot / S.A. Leonovich, **I.D. Dimov** // Entomological Review. – 2012. – Vol. 92, № 46. – P. 1012-1019.]

9. **Dimov, I. D.** A New Nasal Mite Species of the Genus *Rhinonyssus* (Mesostigmata: Rhinonyssidae) from *Anas platyrhynchos* (Anseriformes: Anatidae) in Russia / I.D. Dimov // Journal of the Acarological Society of Japan – **2013a**. – Vol. 22, № 2. – P. 117-121.
10. **Dimov, I. D.** A New Species of the Genus *Larinyssus* Strandtmann (Mesostigmata: Rhinonyssidae) from the Common Tern *Sterna hirundo* (Charadriiformes: Sternidae) in Russia / I.D. Dimov // Journal of the Acarological Society of Japan – **2013b**. – Vol. 22, № 2. – P. 123-128.
11. **Dimov, I.D.** A new species of nasal mite of the genus *Rhinonyssus* (Mesostigmata: Rhinonyssidae) from Leningrad Province, Russia / I.D. Dimov, G. Spicer // Systematic & Applied Acarology. – **2013**. - Vol. 18, № 3. – P. 291–296.

Публикации в прочих журналах, трудах, сборниках и материалах конференций:

1. **Димов, И.Д.** Клещи-ринониссиды (Gamasina: Rhinonyssidae) птиц Ленинградской области / И.Д. Димов // Отчетная научная сессия по итогам работ **2011а**. Тезисы докладов, Санкт-Петербург, 3-5 апреля 2012 г. ЗИН РАН, 2012. - С. 12-13.
2. **Димов, И.Д.** Rhinonyssoidosis avium / И.Д. Димов // Vetpharma. – **2011b**. – Т. 3-4. – С. 88-90.
3. **Dimov, I.D.** Epizootological study of spreading of the Rhinonyssid mites in nasal cavities of birds from Northwest Russia / I.D. Dimov // Second International Epizootiology Days, Belgrade 18-21 April. – **April 2012c**. – P. 176-181.
4. **Dimov, I.D.** Co-parasitism of mites in Passeriformes birds from Northwest Russia and Southern Brazil / I.D. Dimov, C. Mascarenas // Arhimed–Journal of Science and Practice. **2012**. – Vol. 1, № 1. – P. 7-10.
5. **Димов, И.Д.** Фауна клещей сем. Rhinonyssidae Ленинградской области / И.Д. Димов // Международная конференция «Фундаментальные и прикладные аспекты изучения паразитических членистоногих в 21 веке», Тезисы докладов, Санкт-Петербург, 21-25 октября 2013, ЗИН РАН, **2013**. – С. 60-61.