

УДК 576.895.775 (420)

**ЭКОЛОГИЯ БЛОХ ГРУППЫ ВИДОВ CONFORMIS
(SIPHONAPTERA: PULICIDAE: XENOPSYLLA) ФАУНЫ РОССИИ
И СОПРЕДЕЛЬНЫХ СТРАН (ОБЗОР)**

© В. С. Ващенко

В статье представлены обзорные сведения по экологии блох группы *conformis*. Рассмотрены их паразито-хозяйинные связи, особенности размещения в убежище прокормителя, годовой цикл, численность, активность нападения на хозяина.

Группа блох *conformis*, входящая в состав рода *Xenopsylla*, включает 16 видов. Как полагает Читхам (Cheetham, 1988), особенности строения мужского полового аппарата и некоторые другие морфологические признаки позволяют выделить ее в самостоятельный род. Распространение этих блох ограничивается Палеарктикой, и только один вид — *X. regis* (Rothschild, 1903) проник в южную Аравию. Ареал группы *conformis* охватывает пустыни и полупустыни Северной Африки, Западной, Средней и Центральной Азии и заходит на севере в европейское Средиземноморье, Прикаспийскую низменность, Казахстан. Два вида известны с Канарских о-вов. Большинство видов (11) связано с песчанками, 3 вида и 1 подвид вторично перешли на других грызунов (слепушонка, тушканчики, домовая мышь), 1 вид стал паразитом европейского кролика и 1 паразитирует на птицах.

Блохи группы *conformis* играют первостепенную роль в поддержании природных очагов чумы, что сделало их одной из наиболее изучаемых групп кровососущих членистоногих. Вместе с тем основательное изучение экологии этих эктопаразитов проводилось лишь на территории бывшего СССР и было связано с широко-масштабными исследовательскими и профилактическими работами в природных очагах чумы. Накопленные при этом обширные фактические данные представлены главным образом в отдельных сообщениях, опубликованных в разных журналах, сборниках, ведомственных и региональных изданиях и других подчас трудно-доступных источниках. В настоящем обзоре обобщаются разрозненные материалы по экологии блох группы *conformis*.

**РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ХОЗЯЕВА БЛОХ ГРУППЫ CONFORMIS
ФАУНЫ РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ**

В пределах территории бывшего СССР располагается северная окраина ареала группы видов *conformis*. Она охватывает аридные районы Восточного Закавказья, Прикаспийскую низменность, полупустыни и пустыни Казахстана и Средней Азии. В этой части ее ареала обитает 7 видов (Иофф и др., 1965; Тифлов и др., 1977). Кроме того, имеется указание (Hopkins, Rothschild, 1953) на находку в долине р. Мургаб (окр. Имам-Баба) самца, отнесенного к *X. regis* (Rotschild, 1903), описанному по

по экземплярам из Южной Аравии с песчанки *Meriones rex*. С тех пор, однако, новых сведений об обнаружении этого вида не было.

Наиболее широкое распространение имеет *X. conformis* (Wagner, 1903), ареал которого простирается в полосе пустынь и полупустынь от Северной Африки до пустыни Гоби. Этот вид включает 3 подвида. Два из них, номинативный и *X. conformis mycerini* (Rotschild, 1904), связаны с песчанками, а один – *X. conformis dipodis* Ioff, 1953 – считается паразитом тушканчиков. На рассматриваемой территории обитает номинативный подвид и *X. conformis dipodis*.

X. conformis conformis распространен в Закавказье, Прикаспийской низменности, в полупустынях и пустынях Казахстана и Средней Азии. На юге и востоке его ареал выходит за пределы рассматриваемой территории. В Закавказье хозяевами этому подвиду служат все обитающие здесь 5 видов песчанок: краснохвостая, малоазийская, персидская, полуденная, Виноградова. Наиболее широко *X. c. conformis* распространен в полупустынной зоне, а с персидской песчанкой поднимается в горы до 2000 м над ур. м., проникая в лесной и субальпийский пояса (Аветисян, 1959; Куницкий, 1970). Вместе с тем малоазийская песчанка, поднимаясь на высоту 500–1500 м, как это имеет место в северо-западной части ее ареала (в Армении), утрачивает своих специфических блох, включая и этот подвид (Аветисян, 1963). Кадацкая (1969) отмечает, что *X. c. conformis* не обнаружены на большей части Муганской степи (юго-восточный Азербайджан), где обитает краснохвостая песчанка, и связывает это с повышенной влажностью субстрата в норах.

В Волжско-Уральских песках *X. c. conformis* паразитирует на полуденной и гребенщиковой песчанках. Основным хозяином считается полуденная песчанка, за пределами поселений которой этот подвид обычно не встречается (Колпакова и др., 1944; Колпакова, 1950; Самуров, Якунин, 1981, и др.). Вместе с тем Ворона (1955) отмечает, что в совместных поселениях полуденной и гребенщиковой песчанок индексы обилия *X. c. conformis* на втором виде всегда выше. Этот же автор указывает, что на гребенщикových песчанках *X. c. conformis* появляется весной раньше, чем на полуденных, а исчезает осенью позже. Самуров и Шевченко (1974) провели сравнительное исследование плодовитости этих блох, кормившихся на полуденных и гребенщикových песчанках, и показали, что оба вида являются для них полноценными прокормителями. Отсутствие *X. c. conformis* на гребенщикových песчанках в поселениях, расположенных за пределами распространения полуденных, объясняется, по-видимому, тем, что они могут селиться в местах, не подходящих для этих блох по абиотическим условиям. В качестве фактора, ограничивающего распространение *X. c. conformis*, может выступать, как и в случае с краснохвостой песчанкой в Закавказье, повышенная влажность субстрата в норах, обусловленная близким расположением грунтовых вод. Полуденная песчанка таких мест избегает, а гребенщиковая, как более мезофильный вид, способна заселять. В этой же связи следует отметить, что *X. c. conformis* – ксерофил, для которого наиболее благоприятные условия здесь складываются в засушливые годы (Самуров, 1977; Самуров, Якунин, 1981). Известно также, что этот подвид распространен не по всему ареалу полуденной песчанки: он, в частности, не обнаружен в Северо-Восточном Предкавказье и в Туве. С другой стороны, в Северо-Западном Прикаспии, где происходит расширение ареала *X. c. conformis*, он связан преимущественно с гребенщиковой песчанкой (Сувернева и др., 1989).

Южнее – в пустынях Казахстана и Средней Азии – помимо этих двух видов грызунов *X. c. conformis* паразитирует на краснохвостой песчанке в пределах всей зоны ее распространения. По данным Иоффа и Бондаря (1956, с. 44), местами („Нурата в Узбекистане, Муюнкумы в Казахстане“) этот подвид замещает на больших песчанках их специфического паразита *X. gerbilli* (Wagner, 1903). Авторы отмечают также морфологическую особенность *X. c. conformis*, паразитирующих на

больших песчанках, – уменьшение размеров глаз. Вместе с тем в работе Поповой (1968), посвященной фауне блох Муюнкумов, *X. c. conformis* рассматривается как паразит мелких песчанок, а в перечне блох большой песчанки не приводится. По наблюдениям Степановой и Митропольского (1989), *X. c. conformis* регулярно встречается на большой песчанке и в ее норах в северо-восточной части Центральных Кызылкумов (Акбайтальские пески), где обитает совместно со специфическим паразитом этого грызуна *X. hirtipes* Rothschild, 1913. Вместе с тем подчеркивается, что на территориях, где в качестве основного паразита большой песчанки распространен другой вид – *X. gerbilli*, *X. c. conformis* на этом зверьке и в его норах встречается редко или отсутствует. Авторы связывают это с особенностями взаимоотношений *X. c. conformis* с разными видами блох, паразитирующими на большой песчанке – индифферентными с *X. hirtipes* и взаимоисключающими с *X. gerbilli*. Следует также отметить, что в „смешанных” поселениях песчанок массовое, но, как правило, кратковременное паразитирование на больших песчанках *X. c. conformis* неоднократно наблюдалось в периоды подъемов численности мелких песчанок, особенно краснохвостых (Микулин, 1959; Микулин и др., 1960; Степанова, Митропольский, 1989).

X. conformis dipodis известны по экземплярам с гребнепалого и мохноногого тушканчиков из разных мест Западных, Центральных и Заунгузских Каракумов и Кызылкумов (Иофф, 1953; Иофф, Бондарь, 1956; Иофф и др., 1965; Загнибородова и др., 1971).

Четыре вида группы *conformis* паразитируют на большой песчанке. В северной части ее ареала – от низовий Урала и до пустыни Гоби обитает *X. skrjabini* Ioff, 1928. Южная граница распространения этого вида, за исключением Северо-Восточного Прикаспия и Южного Прибалхашья, не заходит за 45-ю параллель. Южнее – в полосе пустынь, примыкающих к Каспийскому морю (южная часть Мангышлака, Юго-Западный Устюрт, Большой Балхан, Юго-Восточный Прикаспий) – обитает *X. nuttalli* Ioff, 1930, а обширные массивы полупустынь и пустынь, расположенных восточнее и южнее 45-й параллели, охватываются ареалом политипического вида *X. gerbilli*. В его составе выделены 3 подвида. Из них номинативный занимает юго-западную часть видового ареала (предгорья центрального Копет-Дага и Паропамиза, Центральные и Юго-Восточные Каракумы), *X. girbilli caspica* Ioff, 1950 – северо-западную (восточные окраины Мангышлака и Устюрта, Южное Приаралье, Заунгузские и отчасти Центральные Куракумы, Центральные и Северные Кызылкумы) и *X. gerbilli minax* – восточную (предгорья Туркестанского хр., Ферганская долина, Южные Кызылкумы, юг пустыни Бет-Пак-Дала, Муюнкумы, Илийская долина, Южное Прибалхашье и далее на восток до Джунгарии). Четвертый вид, *X. hirtipes* Rothschild, 1913, распространен симпатрично с тремя предыдущими. Область его распространения включает Юго-Восточный Прикаспий, Каракумы, Кызылкумы, Западные Муюнкумы и (с перерывом в Центральных и Восточных Муюнкумах и пустыне Бет-Пак-Дала) Илийскую долину и Южное Прибалхашье. Большая часть ареала *X. hirtipes* перекрывается ареалами *X. nuttalli* и трех подвигов *X. gerbilli*, а в Южном Прибалхашье этот вид встречается также и на небольшой территории, заселенной *X. skrjabini* (Микулин, 1956; Бибилова и др., 1963). *X. hirtipes* отличается от других паразитирующих на большой песчанке видов группы *conformis* ландшафтной приуроченностью. Он превалирует в разных типах закрепленных песков и малочислен или исчезает на участках с твердым грунтом (Федина, Ширанович, 1950; Иофф, Бондарь, 1956; Рачинина и др., 1971; Степанова, Митропольский, 1977, и др.). Следует, однако, отметить, что для распространения *X. hirtipes* имеют значение не только особенности грунта. Степанова и Митропольский (1977), изучавшие распределение этого вида и *X. gerbilli* в Центральных и Южных Кызылкумах, показали, что при совместном обитании в песчаных массивах первый вид

преобладает на мезофитных участках, второй – на более сухих. Южнее в субтропических пустынях с особенно сухим и жарким летом *X. hirtipes* замещается вторым видом во всех типах ландшафта. В этой же связи можно отметить, что для преимагинального развития *X. hirtipes* требуется по сравнению с другими блохами группы *conformis* более высокий уровень влажности (Куницкая, Масленникова, 1985).

X. persica Ioff, 1946 – специфический паразит персидской песчанки на юге Средней Азии, где известен из Копет-Дага, предгорий Паропамиза и Большого Балхана.

И наконец, *X. magdalinae* Ioff, 1935 – паразит слепушонки, распространенный от Волго-Донских и Сальских степей на западе до Приалакуля и Джунгарии – на востоке. Он отмечен во многих местах Казахстана и Средней Азии и доходит на юге до Заузбойского плато и окр. Ашхабада.

Сведения по экологии двух последних видов, а также *X. conformis dipodis* отсутствуют.

ЭКОЛОГИЯ

Блохи группы *conformis*, как и подавляющее большинство представителей отряда Siphonaptera, – периодически нападающие гнездово-норовые эктопаразиты, способные оставаться на прокормителе и после кровососания. Факторы, регулирующие продолжительность их пребывания на хозяине, полностью не выяснены. Можно отметить, что они не покидают зверька, пока он находится вне убежища; на теле прокормителя происходит обычно спаривание, тогда как для откладки яиц они с него сходят. Со способностью задерживаться на теле хозяина связана возможность заселения блохами новых убежищ, осваиваемых зверьками. Степень привязанности к телу прокормителя неодинакова у разных видов, меняется в зависимости от сезона и тесно связана с активностью питания блох. Это отражается на сезонных изменениях показателей обилия блох на зверьках, а наиболее четко прослеживается по индексам приуроченности к хозяину. В общем можно отметить, что доля блох, собираемых при учетах в убежищах, как правило, намного выше, чем на зверьках.

ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ В УБЕЖИЩЕ ХОЗЯИНА

В отличие от многих других блох представителям группы *conformis* не свойственна концентрация в гнезде хозяина. Это особенно отчетливо проявляется у видов, паразитирующих на большой песчанке. В сложной норе (колонии) этого зверька блохи группы *conformis* размещаются по ходам нор и в кормовых камерах и во все сезоны избегают как летних, так и зимовочных гнезд. В теплое время года они занимают поверхностные ходы, в холодный период мигрируют по мере понижения температуры в глубь норы. Как отмечают Федина и Ширанович (1950), весной в Южном Прибалхашье им не удавалось обнаруживать *X. gerbilli* в гнездах, даже если там находился выводок большой песчанки. Бибилова с соавтор. (1963) указывают на чрезвычайно редкую встречаемость *X. skrjabini* и *X. hirtipes* в Южном Прибалхашье в зимовочных гнездах. По данным Старожицкой с соавтор. (1981), на юге Центральных Каракумов, где на большой песчанке совместно паразитируют два вида *Xenopsylla* – *X. gerbilli gerbilli* и *X. hirtipes*, в теплый период года они размещаются по ходам нор и в кормовых камерах, находящихся на глубине до 60 см, а зимой уходят на глубину до 150 см и более. Их доля в летних гнездах от общего количества блох, собранных в колониях, не превышала 0.2 %, а в зимовочных, достигая максимума в декабре, не поднималась выше 4.9 %. В этой же связи уместно привести полученные Куницкой с соавтор. (1979) в Южном Прибалхашье данные о распределении личинок блох *Xenopsylla* в норах большой пес-

чанки. От общего количества собранных на ходы нор пришлось 15.2 % на кормовые камеры – 82.9, а на выводковые и зимовочные гнезда соответственно 2.3 и 0.3 %.

В убежищах краснохвостой песчанки в Закавказье *X. c. conformis* также размещается по ходам нор (Дарская и др., 1957, 1962; Бакеев и др., 1962). По данным Куницкого и Гаузштейна (1987), индекс приуроченности этих блох к гнездам краснохвостой и персидской песчанок обычно не превышает 4 % и лишь иногда летом доходит до 13 %.

Исследование распределения *X. c. conformis* в убежищах полуденной песчанки осложняется тем, что зверек использует несколько нор разного назначения, и лишь в одной из них имеется гнездо. В связи с этим индексы обилия, приводимые для гнезд и нор, не дают полного представления о распределении блох между этими частями убежищ. Тем не менее, по данным Флегонтовой (1940), в Волго-Уральских песках весной около 80 % осмотренных гнезд были без блох этого подвита, а в остальных обнаруживались единичные насекомые. В то же время они регулярно встречались по ходам нор. Летом индексы обилия в гнездах увеличивались, но не превышали эти же показатели для ходов нор. Поздней осенью и особенно зимой, когда песчанки переселялись в зимовочные норы, приуроченность блох к гнезду возрастала, и индексы обилия в них могли быть выше, чем в ходах нор. Следует, однако, отметить, что песчанки переселяются в зимовочные убежища, когда размножение блох уже прекратилось, но выплод осенних генераций не закончился, и большая часть насекомых остается зимовать в норах, использовавшихся зверьками в теплый период. На преимущественную связь этого подвита с ходами нор полуденных песчанок указывает также Дудникова (1951).

Для убежищ, ставших необитаемыми, характерно скопление блох в устьях нор, а в обитаемых это наблюдается, когда хозяин перестает посещать ту или иную часть сложной норы. Эктопаразиты, лишенные источника питания, мигрируют в поисках прокормителя к выходу и даже выходят на поверхность почвы.

ГОДИЧНЫЙ ЦИКЛ

В связи с особенностями размещения блох группы *conformis* в жилище хозяина их преимагинальное развитие происходит не в условиях обитаемого гнезда, на микроклимат которого влияет обогрев телом хозяина, а при температуре, больше соответствующей почве на глубине нор. Вместе с тем нижний температурный порог преимагинального развития у изучавшихся видов и подвидов (*X. c. conformis*, *X. skrjabini*, *X. nuttalli*, *X. gerbilli minax*, *X. hirtipes*) находится на уровне 10–12°. Температура ниже пороговой не просто приостанавливает развитие, а вызывает гибель преимагинальных стадий, включая находящуюся в коконе, но не закончившую развитие куколку (Бакеев и др., 1962; Бгытова, Леонова, 1965; Кадацкая, 1965а; Герасимова, 1969б). В отличие от этого имаго способны переносить длительное воздействие низкой положительной и отрицательной температур. С этими экологическими особенностями тесно связаны основные черты годового цикла блох группы *conformis* в пределах рассматриваемого региона. Для него характерно круглогодичное существование имаго, размножающегося в теплый период и зимующего в состоянии, известном как репродуктивная диапауза, во время которой блохи сохраняют способность нападать на хозяина и питаться, но не размножаются. Для *X. c. conformis*, однако, установлено, по наблюдениям в Волго-Уральских песках, что небольшая часть имаго (1–4.2 %) зимует, не выходя из коконов (Самуров, 1985).

В разные периоды годового цикла популяции блох группы *conformis* характеризуются определенным физиологическим состоянием особей, возрастным составом, уровнем численности и направленностью ее изменений. Весной популяции

представлены перезимовавшими особями осенних генераций. С началом размножения возрастает уровень смертности эктопаразитов, но полностью они отмирают после начала выплода новой (дочерней) генерации. По наблюдениям Куницкого с соавтор. (1971), в Северо-Восточном Прикаспии отмирание перезимовавших *X. skrjabini* в разных колониях большой песчанки происходит неравномерно. Следует отметить, что блохи, оказавшиеся весной в необитаемых убежищах и лишенные тем самым возможности питаться и размножаться, отмирают медленнее и могут пережить активно размножающихся насекомых. Это наблюдали Лапина с соавтор. (1969) у этого же вида на Мангышлаке, и отмечено нами для *X. gerbilli minax* в Южном Прибалхашье (Ващенко и др., 1993). Такие блохи могут приступить к размножению позже, когда начнется расселение песчанок.

Следующий (летний) период, характеризуется постоянным пополнением популяций за счет выплода насекомых, которые сразу же начинают размножаться.

В конце лета и осенью выплод продолжается, но выплывающиеся насекомые к размножению не приступают. Для некоторых видов отмечено прекращение откладки яиц и ранее размножавшимися самками. По данным Юргенсон (1982), полученным в Азербайджане, самки *X. s. conformis*, прервавшие размножение в связи с подготовкой к зимовке, составляли в разные годы в октябре 15.5–26.6 %. По нашим наблюдениям (Ващенко и др., 1993), в Южном Прибалхашье в ноябре находившиеся в состоянии репродуктивного покоя самки *X. gerbilli minax* были на 25 % представлены ранее размножавшимися особями. Приблизительно такая же доля приходилась на прервавших размножение самок и у другого подвида – *X. gerbilli gerbilli*, собранных в конце октября–начале ноября в Самаркандской обл. Узбекистана. Среди самцов, судя по отсутствию у них сперматозоидов в семенных придатках, ранее размножавшиеся особи отсутствовали. Находящиеся в состоянии репродуктивной диапаузы насекомые обоих полов продолжают, хотя и с меньшей активностью, питаться, а поступающие в их организм питательные вещества идут на пополнение резервов жира и гликогена в жировой ткани, что приводит к увеличению ее объемов (так называемое „ожирение” блох).

В период зимовки блохи сохраняют способность питаться и только в самое холодное время впадают в состояние холодового оцепенения, из которого легко выходят при повышении температуры. Накопленные при подготовке к зимовке резервы питательных веществ не только позволяют им пережить холодный период, но и определяют их способность переносить длительное голодание после активации весной. По нашим наблюдениям (Ващенко и др., 1993), эти эктопаразиты сохраняют обильные запасы жира и гликогена и в том случае, если они лишились прокормителя во время зимовки. Такие блохи остаются жизнеспособными в необитаемых колониях не только в течение апреля или до начала мая, но в отдельные годы, как это отмечено в Южном Прибалхашье в 1990 г., их можно обнаружить в начале июня.

В разные периоды годового цикла меняется активность нападения блох на хозяина. В работах, проведенных с применением радиоактивных изотопов, которыми метились большие песчанки, показано, что частота кровососания резко повышается весной с началом размножения, держится на высоком уровне летом, снижается по мере прекращения размножения осенью и падает до минимума зимой. Помимо физиологического состояния насекомых на активность их питания влияет температура, повышение которой ускоряет процессы пищеварения и созревания яиц (Солдаткин и др., 1961; Свиридов и др., 1963; Лапина и др., 1969; Демин и др., 1970; Лапина, 1970; Новокрещенова, 1970; Волков и др., 1971).

В связи с неодинаковой активностью нападения на хозяина, а возможно, и по другим причинам, степень привязанности блох к телу хозяина меняется в разные периоды годового цикла. По данным Куницкого и Гаузштейна (1987), в Южном

Прибалхашье индекс приуроченности *X. gerbilli minax* к песчанкам весной варьировал в пределах 12–25 %, летом – 9–21, а осенью и зимой опускался до 1–3 и 1 %. В Северных Кызылкумах, по наблюдениям Климовой (1972), средний за 3 года индекс приуроченности к зверькам *X. gerbilli caspica* весной составил 11.6 %, летом возрастал до 25.1, а осенью снижался до 4.1 %. В общем же прослеживается одинаковая тенденция – привязанность эктопаразитов к зверьку возрастает в период их активного размножения и снижается при переходе в состояние репродуктивной диапаузы.

Для Центральных Каракумов Старожицкая с соавтор. (1980) приводят, по данным 3-летних наблюдений, помесичные индексы приуроченности к большим песчанкам, рассчитанные суммарно для совместно обитающих здесь *X. hirtipes* и *X. gerbilli gerbilli*. Весной эти показатели возрастали с 8–8.5 % – в марте до 19.5–24 – в мае, летом варьировали в пределах 15.3–26, а осенью сначала возрастали и достигали в октябре 32.3–42.3, а затем снижались до 13.9–14.1 % в декабре. Как видно из приведенных данных, на юге, помимо большей продолжительности периода с высокой приуроченностью блох к зверькам, этот показатель выше во все сезоны. Характерно также неуклонное повышение индексов приуроченности блох к зверькам с весны до осени, что вряд ли можно объяснить только сезонными изменениями в ритме питания насекомых. Возможно, это связано также с постепенным нарастанием численности песчанок и увеличением их числа в колонии, что облегчает насекомым нападение на прокормителя. Авторы, кроме того, отметили значительное постоянство помесичных индексов приуроченности в разные годы.

У *X. conformis* происходят более значительные сезонные изменения привязанности к зверьку. В Волго-Уральских песках в зимний период этот подвид вообще может не встречаться на своих хозяевах – полуденной и гребенщиковой песчанках, а появляется на них с выходом из репродуктивной диапаузы и началом размножения (Дойников и др., 1955; Ворона, 1955). По данным Куницкого (1970), в Закавказье индекс приуроченности этого подвида к краснохвостым и персидским песчанкам весной составлял 19–34 %, еще более возрастал летом – до 50–68 и снижался осенью до 5–9, зимой – до 2–9 %.

Сроки начала и продолжительности размножения, а также выраженность репродуктивной диапаузы меняются в зависимости от климатических и погодных условий и могут иметь определенные видовые особенности. В северных пустынях выход из диапаузы блох группы *conformis* обычно связывают с прогревом верхних слоев почвы до 5–8°.

X. skrjabini в Северо-Восточном Прикаспии и Северном Приаралье начинает размножаться в конце марта–начале апреля (Золотова, Варшавская, 1974; Золотова и др., 1975; Самарина и др., 1985). В конце мая–начале июня начинается выплод дочерней генерации, сменяющей перезимовавшую часть популяции. Размножение обычно заканчивается до 10 сентября, а при холодной осени может прекратиться даже в конце августа. Выплод насекомых продолжается до октября. Южнее (Мангышлак) этот же вид начинает размножаться во II–III декадах марта, заканчивает откладку яиц в середине сентября, а выплод может продолжаться до конца ноября (Чернова, 1971; Якунин и др., 1979).

X. gerbilli minax в Южном Прибалхашье начинают откладывать яйца в конце марта–начале апреля, а заканчивают размножение в начале II декады сентября. Выплод наблюдался с 15 июня до 15 ноября (Куницкий и др., 1974б; Куницкая и др., 1977).

В северной части Кызылкумов, по наблюдениям Дарской (1955), прекращение размножения и переход к зимовке *X. gerbilli caspica* происходит в начале октября.

Южнее продолжительность репродуктивной диапаузы у блох группы *conformis* уменьшается. Более того, полного прекращения откладки яиц в зимний период может не происходить. Так, по данным двухлетних наблюдений Дудниковой (1960), в Западных Каракумах осенью *X. hirtipes* активно размножались до ноября–декабря включительно. Происходивший затем спад в размножении продолжался до марта, когда доля самок с развивающимися яйцами в один год составила 0.5, а в другой 2%. На юге Центральных Каракумов, по наблюдениям Загнибородовой (1968), у этого же вида процент самок с крупными яйцами в брюшке зимой 1957–1958 гг. в сборах с большой песчанки в декабре составил 41.9, в январе – 28.5, а в феврале репродуктивная активность начинала повышаться, и он возрос до 43.6. В следующем году этот показатель соответственно составил 3.4, 0.3 и 6.4% и значительно возрос (до 47.4) в марте. Сходные данные автором приводятся и для обитающего здесь же *X. gerbilli gerbilli*. Отмечено также, что доля самок с развивающимися яйцами выше у насекомых, снятых со зверьков, чем у собранных в норах, и эта разница была особенно значительной в осенне-зимний период.

По данным Сержанова с соавтор. (1975), *X. gerbilli caspica* и *X. hirtipes* не прерывают полностью размножение зимой (февраль) в Северо-Западных Кызылкумах.

На Красноводском п-ве, где на большой песчанке паразитируют *X. hirtipes* и *X. nuttalli*, первый вид начинает размножаться раньше, а заканчивает откладку яиц позже (Демин и др., 1970; Лапина, 1970). Более того, самки *X. hirtipes* с развивающимися яйцами могут в отличие от второго вида встречаться в небольшом количестве (3.9%) и зимой (Загнибородова и др., 1976).

У *X. c. conformis* в Волго-Уральских песках откладка яиц начинается обычно в I декаде апреля (редко в конце марта) и продолжается до конца сентября. В годы с холодным и влажным летом размножение может закончиться в конце августа–начале сентября, а при жаркой и сухой погоде продолжается до начала октября (Агеев и др., 1979; Самуров, Агеев, 1983). В Закавказье (Азербайджан) размножающиеся самки в зависимости от погоды появляются в феврале–марте или в начале апреля, а окончание размножения приходится на конец сентября–начало октября (Кадацкая, 1969; Кадацкая, Щирова, 1983). На Красноводском п-ве, где этот вид паразитирует на краснохвостой песчанке, он, по данным Загнибородовой с соавтор. (1976), также размножается только в теплое время года. Срок начала размножения не указан, приведенный суммарный процент самок с развивающимися яйцами за март–апрель (7.3) был более чем в 5 раз ниже, чем у паразитов большой песчанки *X. nuttalli* и *X. hirtipes*.

На юге Средней Азии у некоторых видов группы *conformis* отмечено снижение репродуктивной активности в наиболее жаркое время года. Это наблюдала Дудникова (1960) у *X. hirtipes* в Западных Каракумах. Подобная тенденция прослеживается в некоторые годы в Центральных Каракумах при анализе данных Загнибородовой (1968). Так, процент самок *X. gerbilli gerbilli* с крупными яйцами в брюшке среди собранных с песчанок в июле 1957 г. составил 3.2, тогда как ранее (в июне) он был 61.4, а позднее (в августе) – 55.6. Резкое снижение этого же показателя имело место в 1959 г. (до 4.7%), но на этот раз пришлось на июнь. Сходная, но менее выраженная закономерность наблюдалась в те же годы и у *X. hirtipes*.

Многие авторы отмечают, что размножение блох протекает неравномерно. Так, например, по наблюдениям Самариной с соавтор. (1985), в Урало-Эмбинском междуречье высокий процент самок *X. skrjabini* с готовыми к откладке яйцами отмечен с 11 до 15 мая (46), 6–10 июня (38) и 11–15 августа (36). Причины волнообразного изменения активности яйцекладки не выяснены. На это, по-видимому, может влиять изменение числа прокормителей в убежище – увеличение за счет молодняка, когда он становится способным покидать гнездо и перемещаться по убежищу, и, наоборот, уменьшение семьи при расселении зверьков, что изменяет

возможности питания насекомых. Снижение этого показателя возможно также в периоды массового выплода блох, которым необходимо какое-то время для начала яйцекладки.

ЧИСЛО ГЕНЕРАЦИЙ

Определение числа генераций осложнялось тем обстоятельством, что в летний период они перекрываются между собой по времени выплода и существования имаго. Необходимо отметить, что Кирьякова с соавтор. (1970), изучавшие *X. hirtipes* в Северных Кызылкумах, отнесли его вместе с другими паразитирующими на песчанках видами рода *Xenopsylla* к моновольтинным. Авторы полагали, что блохи, выплотившиеся из яиц, отложенных перезимовавшими самками, в размножение не вступают, а переживают в негоноактивном состоянии лето, осень и зиму и начинают откладывать яйца весной следующего года. Это, однако, находилось в явном противоречии со сложившимися к этому времени представлениями о годовом цикле видов группы *conformis* и не подтвердилось последующими исследованиями. В связи с особенностями годового хода численности видов этой группы, для которого характерны два хорошо выраженных подъема – летний и осенний, сложилось представление, что им, причем в разных частях ареала, свойственны две генерации (Микулин, 1951, цит. по: Бибибикова и др., 1963; Дойников и др., 1955; Солдаткин и др., 1967; Герасимова, 1969а; Лапина, 1970; Степанова и др., 1971; Северова, Солдаткин, 1973, и др.). Вместе с тем еще Кадацкой (1965б) в опытах, проводившихся в температурных условиях, близких к естественным на Апшеронском п-ове, было получено 5 генераций у блох *X. c. conformis*, сохранившихся на краснохвостых песчанках. При этом периоды размножения и выплода имаго в эксперименте и в естественных условиях в основном совпадали.

Принимая во внимание сроки выплода блох в природе, а также экспериментальные данные о продолжительности метаморфоза, Бибибикова с соавтор. (1963: с. 1050) высказали предположение, что в условиях Южного Прибалхашья *X. gerbilli minax*, *X. skrjabini* и *X. hirtipes* способны дать не две, как это считалось, „а значительно больше генераций”. По этим же соображениям Золотова и Афанасьева (1969) пришли к заключению, что у *X. gerbilli minax* здесь может развиваться 3–4 поколения, а Герасимова (1969б) высказала предположение, что у *X. skrjabini* и *X. nuttalli* в условиях Мангышлака обычно развивается 2 генерации, а в отдельные годы появляется немногочисленная третья.

Следующий этап исследований в этом направлении, начало которому было положено Куницким с соавтор. (1974а, 1974б), связан с использованием суммы эффективных температур, необходимых для прохождения метаморфоза. По этому показателю, определявшемуся по экспериментальным данным, рассчитывалась продолжительность преимагинального развития в температурных условиях нор песчанок. Расчетные сроки выплода сопоставлялись с фактическими, а также с динамикой численности и изменениями возрастного состава блох.

Проведенные исследования показали, что в северных пустынях у паразитирующих на больших песчанках *X. skrjabini* и *X. gerbilli minax* в течение года может развиваться до 3 генераций (Куницкий и др., 1974а, 1974б; Куницкая и др., 1977; Самарина и др., 1985). По данным Куницкой с соавтор. (1977), у *X. gerbilli minax* в Южном Прибалхашье выплод первой генерации может продолжаться до августа, и имаго последних сроков выплода в размножение не вступают. В связи с этим вторая генерация рассматривается как неполная. Выплод второй генерации происходит с июля до осени, но лишь блохи, выплотившиеся летом, дают небольшую (частичную) третью генерацию, которая, появляясь осенью, к размножению не приступает. К этому можно добавить, что Золотова с соавтор. (1978) проследили

развитие 3 генераций *X. skrjabini* в экспериментальных условиях, имитировавших сезонные изменения температуры в норах большой песчанки в Южном Прибалхашье. На Мангышлаке, этот же вид успевает дать 4 генерации (Якунин и др., 1979).

У паразитирующих на мелких песчанках *X. s. conformis* в Волжско-Уральских песках при холодном лете бывают 2 генерации, при жарком – 3 (Самуров, Агеев, 1983).

Золотова и Масленникова (1979), используя данные метеостанций по сезонным изменениям температуры почвы на глубине 40–80 см, подсчитали применительно к блохам группы *conformis* суммы эффективных температур в разных частях Казахстана и Средней Азии. По их расчетам число генераций у этих эктопаразитов варьирует от 2–3 в северных пустынях до 6 – в южных и даже до 7 – в зоне субтропиков.

ЧИСЛЕННОСТЬ

Во многих, особенно ранних работах при характеристике численности блох группы *conformis* используются сведения, полученные при учетах в наиболее доступных для их сбора элементах местообитания – на грызунах и в наружных отрезках нор. Вместе с тем рассчитанные по ним индексы обилия зависят не только от численности блох. Они, как уже отмечалось, меняются под влиянием различных факторов, а их использование дает не просто неполное, а искаженное представление о количественных изменениях, происходящих в популяциях этих эктопаразитов. Наиболее полноценными в этом отношении являются показатели обилия, полученные в целом для микробиотопа, который применительно к блохам включает совместно проживающих зверьков и используемое ими убежище (или убежища разного назначения). Для обозначения совокупности обитающих в микробиоте блох одного вида используется термин микропопуляция. Учет блох во всех элементах микробиотопа сопряжен с большой трудоемкостью, что определило ограниченность его применения.

Наиболее полные и наименее противоречивые данные о сезонной динамике численности блох группы *conformis*, паразитирующих на большой песчанке, получены для пояса северных пустынь, включая Северо-Восточный Прикаспий, Северное Приаралье, Южное Прибалхашье, Северные Кызылкумы (Куницкий и др., 1971; Климова, 1972; Северова, Солдаткин, 1973; Куницкая и др., 1977). Для обитающих здесь видов отмечен высокий уровень численности в позднесенний период, который без существенных изменений сохраняется в течение всего холодного времени года. Весной он постепенно снижается. Летом в первую половину численность блох увеличивается, во вторую (перед осенним повышением) – снижается.

Осенний рост численности обусловлен продолжительным выплодом блох, не вступающих в размножение. К ним, кроме того, могут добавляться самки, прервавшие откладку яиц. В связи с прекращением размножения и низкой алиментарной активностью, а также сезонным понижением температуры уменьшается смертность блох, и происходит постепенное накопление насекомых нескольких генераций. Низкая смертность эктопаразитов, находящихся в диапаузе, позволяет поддерживать высокий уровень их численности в течение всего холодного времени года. Весенний спад происходит после выхода блох из диапаузы и начала размножения, ускоряющего процесс старения и отмирание насекомых. Снижение численности прекращается и сменяется ее ростом с появлением новой (дочерней) генерации. Спад во вторую половину лета, происходящий несмотря на продолжающийся выплод, объясняют обычно недолговечностью имаго в связи с активным размножением в условиях высокой температуры, смертность которого превышает приток выплывающихся насекомых. Следует, однако,

отметить, что, по наблюдениям Куницкой с соавтор. (1979), проведенным в Южном Прибалхашье, в середине лета (в июле) резко снижается и численность личинок блох рода *Xenopsylla* в норах большой песчанки.

Летний подъем численности блох обычно не достигает ранневесеннего и осеннего уровней. Вместе с тем в Северных Кызылкумах, по многолетним данным Климовой (1972), максимальные индексы обилия *X. gerbilli caspica* в колониях большой песчанки приходятся на июнь.

Южнее, в частности в Центральных Каракумах, второй спад численности (летний) *X. hirtipes* и *X. gerbilli gerbilli* переходит в довольно продолжительную депрессию. Низкий уровень численности здесь наблюдался с конца июля и сменялся осенним подъемом в конце октября (Северова, Солдаткин, 1973). По материалам Старожицкой с соавтор. (1980), на южной кромке Центральных Каракумов рост численности этих же блох в осенний период выражен менее отчетливо, а ее максимальный уровень приходится на весну. На Красноводском п-ве, по данным Демина с соавтор. (1970), весенняя численность *X. nuttalli* также значительно выше осенней.

Виды группы *conformis* резко преобладают в количественном отношении над всеми другими видами блох, особенно в теплый период года, когда индексы доминирования этих эктопаразитов в микробиотопе не опускаются ниже 90 %, а чаще приближаются к 100 %. Виды группы *conformis* отличаются, кроме того, высоким уровнем численности, особенно характерным для паразитов большой песчанки.

В северо-восточном Прикаспии (Куницкий и др., 1971), где на большой песчанке паразитирует *X. skrjabini*, осенью, по данным учетов в наиболее поздние сроки (октябрь–ноябрь), в среднем на 1 колонию в разные годы приходилось от 727 до 1144 блох. Ранней весной этот же показатель находился в пределах 435–1193, снижаясь к началу выплода нового поколения в 2–4 раза. В летний период средние индексы обилия в микробиотопе не поднимались выше 363 (III декада июня), снижаясь в конце лета (перед осенним повышением) до 171.

Приведенные показатели обилия блох в колониях большой песчанки не являются предельными. В Приаральских Каракумах в поселении этого грызуна со стабильной и высокой плотностью зверьков осенью (сентябрь) размеры микропопуляций *X. skrjabini* варьировали в пределах 1000–1500 особей и оставались приблизительно на таком же уровне до весны. Летом индексы обилия в колонии снижались до 400–500 особей (Масленникова и др., 1969).

На Мангышлаке, по данным Лапиной с соавтор. (1969), в 4-летний период высокой численности *X. skrjabini* индексы обилия их в колониях большой песчанки осенью (сентябрь, октябрь) находились в пределах 1039–2933.

В Южном Прибалхашье индексы обилия *X. gerbilli minax* в колониях большой песчанки осенью колебались от 800 до 3000, оставаясь на том же уровне зимой, весной были в пределах 600–1000, летом – 100–600 (Куницкий, Гаузштейн, 1987).

В Северных Кызылкумах, по данным Климовой (1972), средний за 4 года индекс обилия *X. gerbilli caspica* в колониях большой песчанки осенью (октябрь, ноябрь) составил 520 блох, а в отдельных норах доходит до 1057–2134. К весне численность понижалась и, судя по отметке на графике, средний индекс обилия в апреле был немногим выше 300. В мае она снижалась еще более, а во время летнего подъема, приходившегося на июнь, средний показатель поднимался до 671, а максимальные – до 1085–3010. Следовавший за этим спад продолжался до сентября, когда индекс обилия опускался до 50.

В Муюнкумах, по многолетним наблюдениям Соколовой (1977), в годы высокой численности *X. gerbilli* их индекс обилия в колониях больших песчанок на отдельных участках осенью (октябрь) доходил до 750, а ранней весной – до 800 и более. Во время летнего подъема (с максимумом во второй половине июля–начале августа) в среднем на 1 нору приходилось более 100 блох.

В работе Северовой и Солдаткина (1973) приводится график сезонного хода численности, составленный по суммарным данным для *X. hirtipes* и *X. gerbilli*, полученным за 4 года в разных районах южной Туркмении (Мешедские пески, Центральные и Юго-Восточные Каракумы). Судя по отметке за декабрь, средний для всей территории индекс обилия в осенне-зимний период в колониях превысил 500 особей. К весне он снижался приблизительно до 450, а в июне был менее 50. При летнем подъеме, приходившемся на конец июня–начало июля, этот показатель приближался к 100, а в отдельные годы превышал 200. В период депрессии, продолжавшейся с августа до середины октября, индекс обилия блох в колониях не превышал 20 особей. Показатели численности блох в колониях не включили сборов с грызунов. Авторы, однако, отмечают, что подавляющая часть популяции блох (65–90 %) на протяжении почти всего года, за исключением августа, находилась в норах хозяина.

Сведения о численности блох группы *conformis*, паразитирующих на большой песчанке в Центральных Каракумах, приводятся также в работах Старожицкой с соавтор. (1980, 1981). В обеих публикациях, судя по всему, использованы одни и те же материалы, полученные в 1976–1978 гг. и приведенные суммарно для двух совместно обитающих здесь *X. hirtipes* и *X. gerbilli gerbilli*. Вместе с тем представленные в них данные, помимо незначительных цифровых расхождений, имеют существенные различия в показателях численности. Так, в статье за 1980 г. индекс обилия блох в норах большой песчанки (без учета собранных с грызунов) в марте 1977 г. составил 1003.5, а на следующий год – 831.9. В работе, опубликованной в 1981 г., этот же показатель за тот же месяц, но представленный как средний за период наблюдений, снизился до 481.3. Причем в обеих работах приведено одинаковое число раскопанных колоний за этот месяц (28), но в одном случае в них было собрано 26 920 блох, в другом – 15 733. Непонятно, кроме того, каким образом в работе 1981 г. индекс обилия за июнь составил 305.8, если из 62 раскопанных и обловленных колоний была собрана 9251 блоха. В работе, вышедшей ранее, при таком же количестве колоний, раскопанных в тот же месяц, этот показатель находился в пределах 86.5–195.6. Не отличаются в этих работах лишь средние индексы приуроченности к хозяину. Отмеченные погрешности затрудняют использование этих материалов для характеристики численности блох.

Несмотря на расхождения в данных разных авторов, которые могут быть обусловлены неодинаковым состоянием популяций блох в годы наблюдений, особенностями методики и даже погрешностями, можно отметить, что численность блох *Xenopsylla*, паразитирующих на большой песчанке, в северных пустынях по сравнению с южными отличается значительно более высоким уровнем во все периоды их жизненного цикла. С другой стороны, на юге более продолжителен период активного паразитирования.

Отрывочные данные о численности *X. s. conformis* в норах полуденной песчанки в Волго-Уральских песках приводятся Шевченко с соавтор. (1971). В год высокой численности этих грызунов осенью в среднем на нору приходилось около 250 (максимально свыше 500). В каждой норе в этот период обитало 3–5 зверьков.

В норах краснохвостой и персидской песчанок в Закавказье, по данным Куницкого и Гауштейна (1987), в осенний и зимний периоды индекс обилия этого подвида находится в пределах 300–400 особей, весной снижается до 50–150, а летом – до 40–80.

В аспекте паразито-хозяйственных отношений блох определенным интересом представляет среднее число этих эктопаразитов, приходящееся на 1 зверька, из обитающих в микробиотопе. К сожалению, подобный показатель не применяется, а рассчитать его можно по материалам очень немногих работ, в которых приводится число грызунов, добытых из обследованных колоний. Такую возможность пред-

ставляют сведения, приведенные Куницким с соавтор. (1971) для *X. skrjabini* в Северо-Восточном Прикаспии. Этот показатель меняется в зависимости от численности паразитов в микробиотопе, а также от числа обитающих в нем зверьков. По нашим расчетам, ранней весной (в марте–апреле), в среднем на одну песчанку приходилось в разные годы от 189 до 519 блох. В мае и во II декаде июня, когда численность блох снижалась, а число зверьков в колонии увеличивалось за счет подросшего молодняка, этот показатель соответственно снижался до 50 и 33. В течение лета на фоне меняющейся численности блох и числа песчанок в колонии среднее количество блох на 1 зверька варьировало в пределах от 30 до 172, а осенью, по результатам наиболее позднего учета (в ноябре), поднималось до 485. Судя по численности блох в других регионах, эти показатели могут быть еще более высокими.

Мы не рассматриваем в настоящем обзоре закономерности многолетней динамики численности видов группы *conformis*. Отметим лишь, что она тесно связана с численностью хозяев. Масленникова с соавтор. (1967) в Южном Прибалхашье наблюдали, в частности, корреляцию между процентом обитаемых колоний большой песчанки и количеством блох в микропопуляции. Так, осенью и ранней весной высокая численность блох (свыше 1000 особей) отмечалась при обитаемости колоний 75 % и выше, средняя (500–1000) – при 35–75 % и низкая (100–500) – при снижении процента обитаемых колоний до 20–35. Подлесский с соавтор. (1979) также указывают на корреляцию между этими показателями, но отмечают, что она нарушается при обитаемости колоний ниже 30 %, когда численность блох снижается до минимального уровня.

АКТИВНОСТЬ НАПАДЕНИЯ НА ХОЗЯИНА

Применение радиоактивных индикаторов для изучения активности питания блох в естественных условиях показало, что в сложной норе большой песчанки только часть обитающих в ней эктопаразитов имеет возможность нападать на хозяина. Такую возможность получают насекомые, находящиеся в ходах, посещаемых хозяином, тогда как другие, оказавшиеся в неиспользуемых зверьками частях убежища, вынуждены голодать. Заселяющая колонию микропопуляция, таким образом, состоит, по терминологии Солдаткина с соавтор. (1967), из двух частей: „активной” и „ожидающей”. Соотношение между этими частями меняется в зависимости от числа обитающих в убежище зверьков и особенностей его использования. О размерах „активной” части микропопуляции можно судить по количеству блох, получающих радиоактивную метку, питаясь на песчанках, которым вводилось радиоактивное вещество. В весенне-летний период наиболее верное представление о нападающей на хозяина части микропопуляции дают сведения о количестве блох, получающих метку за 1 сутки. По данным Солдаткина с соавтор. (1961), полученным в Северо-Западных Кызылкумах, доля блох *X. gerbilli caspica*, контактировавших с хозяином за этот срок, в мае варьировала в разные годы от 32.5 до 85.6 % блох. По наблюдениям Новокрещеновой (1970), в Северо-Западном Прикаспии в период активного размножения *X. skrjabini* (с мая по август) за сутки „метилось” от 23.6 до 34.0 % блох. Более высокий процент „помеченных” за сутки эктопаразитов был получен в условиях Красноводского п-ва у *X. nuttalli* (23.2–83.3) и *X. hirtipes* (17–82.6), а также для *X. gerbilli caspica* в Западных Каракумах (57.6, май). Можно предположить, что количество нападающих блох регулируется поведением зверьков, меняющих используемые части убежища по мере накопления в них эктопаразитов.

Осенью, когда потребность в питании у блох группы *conformis* снижается, а вместе с этим резко уменьшается количество насекомых, получающих радиоактивную метку, судить о количественном соотношении „активной” и „ожидаю-

щей” частей микропопуляции трудно. Можно лишь отметить, что в этот период доля блох, питавшихся за 10–15 дней редко превышает 50 % (Солдаткин и др., 1961; Демин и др., 1970; Новокрещенова, 1970; Старожицкая, 1970).

В зимний период в северных пустынях блохи почти полностью перестают питаться. Так, в Приэмбинской долине в феврале за 10 дней получало метку лишь 1.8 % *X. skrjabini* (Старожицкая, 1970). Южнее блохи продолжают нападать на хозяина и зимой. На Красноводском п-ове, по данным Демина с соавтор. (1970), в этом же месяце за 5 сут пребывания в колонии „радиоактивных” песчанок „пометилось” 21.9 *X. hirtipes* и 5.9 % *X. nuttalli*.

Использование радиоактивных индикаторов позволило, кроме того, получить сведения о количестве блох, питающихся на отдельных грызунах. В Северо-Западных Кызылкумах среднее число *X. gerbilli caspica*, питавшихся на 1 песчанке в течение суток, наибольшей величины достигало весной – в марте–апреле. В зависимости от численности блох в колонии, которая варьировала от менее 100 до более 400 особей, этот показатель менялся от 13 до 92. Летом он снижался до 2–16, а осенью не превышал 10 (Солдаткин и др., 1967). При высокой численности блох „нагрузка” на хозяина значительно возрастает. На территории Приэмбинской долины при индексе обилия *X. skrjabini* в колониях 1863 особи в мае на 1 грызуне питались 143 блохи. В летний период при изменениях индекса обилия от 657 до 1105 этот показатель соответственно менялся от 42 до 106. Количество питавшихся на 1 грызуне блох оставалось высоким (122) в начале осени (сентябрь), а затем резко снижалось – до 6–20 в октябре и 0.1 в феврале (Старожицкая, 1970). По наблюдениям Волкова с соавторами (1971), проведенным в северо-восточной части Прикаспийской низменности, количество *X. skrjabini*, питавшихся на 1 песчанке за сутки, в теплый период года варьировало от 10 до 182.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сведения по экологии блох группы *conformis* ограничиваются почти исключительно видами, распространенными на территории бывшего СССР. Из обитающих в других регионах можно отметить лишь *X. cunicularis* Smit, 1957 – паразита европейского кролика, фенологию размножения, численность и другие особенности экологии которого изучал Лаунай (Launay, 1982) на юго-востоке Франции. Как и у других изучавшихся видов этой группы, имаго *X. cunicularis* встречается круглый год, переживая зиму в состоянии репродуктивной диапаузы. Отмечено также, что в норах блохи многочисленны весной и летом, а начиная с ноября и в течение зимы обнаруживались только на зверьках. Их численность на хозяине в холодный период также снижалась. С учетом полученных данных автор пришел к заключению, что зиму в имагинальном состоянии переживает лишь небольшая часть эктопаразитов, а отмеченный весенний подъем численности связан с выплодом насекомых, переживших зиму в состоянии диапаузы в фазе яйца или куколки. Вместе с тем обследование нор во все сезоны проводилось на отрезке до 1 м от устья. Не исключено, что и этот вид, подобно другим видам группы *conformis*, по мере похолодания мигрирует в глубь норы. Не отрицая возможности переживания холодного времени года частью блох в коконах, отметим, однако, что количество свежесвыплодившихся особей весной, судя по диаграмме, было незначительным. Менее вероятным представляется зимовка в фазе яйца при средней температуре с января по март 8.5° и амплитудой ее колебаний от 4.5 до 12.5°. По аналогии с изучавшимися видами можно предполагать, что появление имаго весной в поверхностных ходах связано с миграцией из глубоких частей убежища, а увеличение обилия блох на зверьках обусловлено повышением их трофической активности после выхода из диапаузы.

Виды группы *conformis*, как подчеркивает Дарская (1970), южного происхождения. Распространение их в северные пустыни сопровождалось адаптацией годового цикла к существованию в условиях больших сезонных перепадов температуры и длительного холодного периода года. Особенностью измененного годового цикла явилось приспособление к зимовке имагинальной фазы, приобретающей способность вступать в состояние репродуктивной диапаузы. Южнее продолжительность зимней депрессии размножения сокращается, и она в неодинаковой степени выражена в разные годы.

Наряду с обширными фактическими материалами по фенологии блох группы *conformis* факторы, вызывающие у них репродуктивную диапаузу, остаются невыясненными. В лабораторных условиях при 20–24° и относительной влажности 75–80% *X. skrjabini* и *X. nuttalli* размножаются круглый год, причем удлинение светового дня в инсектарии в осенне-зимний период до 18–20 ч способствует увеличению выхода имаго (Герасимова, 1969б, 1973). На возможность размножения в лабораторных условиях в течение всего года *X. c. conformis* указывает Кадацкая (1969). У *X. gerbilli minax*, содержащихся при 20–24° и относительно влажности 85–90%, Золотова с соавтор. (1979) наблюдали пониженную репродуктивную активность осенью и прекращение откладки яиц зимой. При 27° эти блохи размножались во все сезоны, но в опытах, проводившихся в начале зимы, они приступали к откладке яиц с большой задержкой (на 14-й день). Кадацкая (1983), изучавшая зимовку *X. c. conformis*, полагает, что состояние репродуктивного покоя у них вызывает прохождение метаморфоза в условиях постепенно понижающейся температуры. Следует, однако, отметить, что осенью могут прекращать размножение и самки, ранее откладывавшие яйца. При этом, по наблюдениям Дарской (1970), вступлению в состояние репродуктивного покоя блох этого же подвида при разной температуре (от 3–5 до 17–25°) способствует высокая влажность (95–100%).

Отмечаемое на юге Средней Азии у некоторых видов снижение активности размножения в наиболее жаркое время указывает на возможность у блох группы *conformis* летнего генеративного покоя (Дарская, 1977). Вместе с тем специальных исследований этой проблемы не проводилось.

Следует также отметить, что на фоне спада численности имаго и личинок во второй половине лета трудно объяснить быстрый прирост популяции осенью, не допуская, что часть блох переживает наиболее жаркий и сухой период, находясь в коконах.

Работа выполнена при поддержке грантом РФФИ 96–04–48389.

Список литературы

- Аветисян Г. А. Фауна и экология блох песчанок левобережья среднего течения р. Аракс на территории Армении // Тр. юбил. науч. конф. Азерб. противочум. ст. 1959. Т. 2. С. 125–131.
- Аветисян Г. А. Блохи песчанок Армянской ССР // Тр. Арм. противочум. ст. 1963. Вып. 2. С. 347–360.
- Агеев В. С., Павлов А. Н., Аржанникова А. С., Тлегинов Т. Т. Возрастной состав имаго в популяциях *Xenopsylla conformis* на юге Волжско-Уральского междуречья // Тез. X науч. конф. противочум. учреждений Средней Азии и Казахстана. Вып. 2. Алма-Ата, 1979. С. 84–86.
- Бакеев Н. Н., Дарская Н. А., Куницкая Н. Т., Кадацкий Н. Г., Кадацкая К. П. Норы краснохвостой песчанки Азербайджанской ССР и размещение в них блох // Тр. Азерб. противочум. ст. 1962. Т. 3. С. 205–227.
- Бгытова С. И., Леонова Т. Н. Материалы по экологии блох. Сообщ. 5. Критиче-

- ские температуры в развитии преимагинальных фаз. *X. g. minax* // Матер. IV науч. конф. по природ. очаговости и профилакт. чумы. Алма-Ата, 1965. С. 28–29.
- Бибикова В. А., Ильинская В. Л., Калуженова З. П., Морозова И. В., Шмутер М. Ф. О биологии блох рода *Xenopsylla* в пустыне Сары-Ишик-трау // Зоол. журн. 1963. Т. 42, вып. 7. С. 1045–1050.
- Ващенко В. С., Шейкин А. О., Сержанов О. С. Морфофизиологические особенности блох *Xenopsylla gerbilli* в период осенне-зимней диапаузы // Паразитол. сб. СПб., 1993. Т. 37. С. 5–15.
- Волков В. М., Куницкий В. Н., Леликова З. Ф., Панченко А. Н., Павлов А. Н., Шаманек П. И. Активность питания блох большой песчанки в северо-восточной части Прикаспийской низменности // Матер. VII науч. конф. по природ. очаговости и профилакт. чумы. Алма-Ата, 1971. С. 369–372.
- Ворона И. М. Изучение сравнительного распределения блох по видам между норой и песчанками в разные периоды года // Сб. тр. Астрахан. противочум. ст. 1955. Вып. 1. С. 356–366.
- Герасимова Н. Г. О годовом цикле развития блохи *Xenopsylla skrjabini* // Зоол. журн. 1969а. Т. 48, вып. 9. С. 1410–1412.
- Герасимова Н. Г. Гигротермические условия развития преимагинальных фаз двух видов блох большой песчанки // Паразитология. 1969б. Т. 3, вып. 1. С. 24–33.
- Герасимова Н. Г. Некоторые особенности размножения *Xenopsylla skrjabini* и *X. nuttalli* // Проблемы особо опасных инфекций. 1973. Вып. 1 (29). С. 117–121.
- Дарская Н. Ф. Особенности экологии *Xenopsylla gerbilli* I. – блох большой песчанки в связи с характерными чертами экологии их хозяев // Природная очаговость болезней человека и краевая эпидемиология. М.: Медгиз, 1955. С. 400–408.
- Дарская Н. Ф. К изучению годовых циклов блох рода *Xenopsylla* Roths., 1903 // Переносчики особо опасных инфекций и борьба с ними. Ставрополь, 1970. С. 108–131.
- Дарская Н. Ф. Особенности образа жизни блох песчанок // Экология и медицинское значение песчанок фауны СССР. М., 1977. С. 226–230.
- Дарская Н. Ф., Бакеев Н. Н., Кадацкая К. П. К изучению годового цикла блохи песчанок *X. conformis* Wagn. в Азербайджане // Науч. конф. по паразитол., эпизоотол. и др. вопросам природной очаговости чумы. Ставрополь на Кавказе, 1957. С. 11–13.
- Дарская Н. Ф., Бакеев Н. Н., Кадацкая К. П. К изучению годового цикла блохи песчанок *Xenopsylla conformis* Wagn. в Азербайджане // Мед. паразитол. 1962. Т. 31, № 3. С. 342–346.
- Демин Е. П., Загнибородова Е. Н., Сагеев М. Т., Новокрещенова Н. С., Старожицкая Г. С. Некоторые особенности экологии блох большой песчанки в Западной Туркмении в связи с их эпизоотологическим значением // Проблемы особо опасных инфекций. 1970. Вып. 1 (11). С. 49–56.
- Дойников А. В., Деревянченко К. И., Казанцева Ю. М., Чернова Н. И. Блохи грызунов песчаной зоны левобережья Астраханской области // Сб. тр. Астрахан. противочум. ст. 1955. Вып. 1. С. 302–355.
- Дудникова А. Ф. Материалы по экологии блох полуденной и гребенщиковой песчанок // Тр. ин-та „Микроб”. 1951. Вып. 1. С. 225–234.
- Дудникова А. Ф. Фауна и динамика численности блох грызунов Западных Каракумов // Тр. ин-та „Микроб”. 1960. Вып. 4. С. 457–465.
- Загнибородова Е. Н. Многолетнее изучение экологии блох большой песчанки на юге Центральных Каракумов // Грызуны и их эктопаразиты. Саратов, 1968. С. 78–86.

- Загнибородова Е. Н., Забегалова М. Н., Зайцева В. И., Кочкарева А. В., Меланина А. А., Суханова В. И., Обрикас Р. Г., Бурдина Р. К., Черникина М. А., Аваков С. М. Географическое распространение блох рода *Xenopsylla* в Туркмении в связи с их эпизоотологическим значением при чуме // Проблемы особо опасных инфекций. 1971. Вып. 4 (20). С. 91–97.
- Загнибородова Е. Н., Сагеев М. Т., Аваков С. М., Старожицкая Г. С., Новокрещенова Н. С., Забегалова М. Н., Демин Е. П., Русакова Л. В. Численность и размножение блох грызунов на Красноводском полуострове // Проблемы особо опасных инфекций. 1976. Вып. 5 (51). С. 35–39.
- Золотова С. Н., Афанасьева О. В. К биологии *Xenopsylla gerbilli minax* Jord., 1926 // Паразитология. 1969. Т. 3, вып. 4. С. 301–308.
- Золотова С. Н., Бибикова В. А., Мурзахметова К. О плодовитости блох *Xenopsylla gerbilli minax*, паразитирующих на большой песчанке (*Arhanip-tera*) // Паразитология. 1979. Т. 13, вып. 5. С. 407–502.
- Золотова С. Н., Варшавская Р. Н. Возрастной состав имаго в популяции *Xenopsylla skrjabini* в Северном Приаралье // Матер. VIII науч. конф. противочум. учреждений Средней Азии и Казахстана. Алма-Ата, 1974. С. 316–318.
- Золотова С. И., Масленникова З. П. Особенности жизненной схемы блох рода *Xenopsylla* в различных регионах Среднеазиатского пустынного очага чумы // Тез. X науч. конф. противочум. учреждений Средней Азии и Казахстана. Вып. 2. Алма-Ата, 1979. С. 104–107.
- Золотова С. И., Масленникова З. П., Афанасьева О. В. Число генераций блох рода *Xenopsylla* (Siphonaptera, Pulicidae) в подзоне северных пустынь // Зоол. журн. 1978. Т. 57, вып. 11. С. 1663–1667.
- Золотова С. И., Хохлова С. А., Филипченко В. Е. Материалы к размножению блох *Xenopsylla skrjabini* в Приаральских Каракумах // Проблемы особо опасных инфекций. 1975. Вып. 3–4 (43–44). С. 97–101.
- Иофф И. Г. Новые случаи видообразования у блох при перемене хозяина // Докл. АН СССР. 1953. Т. 89, № 1. С. 189–192.
- Иофф И. Г., Бондарь Е. Н. Блохи Туркмении // Тр. н.-и. противочум. ин-та Кавказа и Закавказья. 1956. Вып. 1. С. 29–118.
- Иофф И. Г., Микулин М. А., Скалон О. И. Определитель блох Средней Азии и Казахстана. М., 1965. 370 с.
- Кадацкая К. П. Сроки метаморфоза основных видов блох песчанок Азербайджана // Матер. науч. сессии энтомол. Азербайджана. Баку, 1965а. С. 103–106.
- Кадацкая К. П. О числе поколений блохи песчанок *Xenopsylla conformis* Wagn. в Азербайджане // Матер. науч. сессии энтомол. Азербайджана. Баку, 1965б. С. 108–110.
- Кадацкая К. П. Экология блох краснохвостой песчанки южных предгорий Большого Кавказа: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 1969. 20 с.
- Кадацкая К. П. Факультативная имагинальная диапауза у блох *Xenopsylla conformis* (Siphonaptera) // Паразитология. 1983. Т. 17, вып. 5. С. 370–374.
- Кадацкая Н. Г., Щирова Л. Ф. Сезонные изменения размножения блох *Xenopsylla conformis* в Азербайджане // Профилактика природочаговых инфекций. Ставрополь, 1983. С. 238–240.
- Кирьякова А. П., Копцев Л. А., Копцева З. Г. Число генераций в году у блох рода *Xenopsylla* в Северных Кызылкумах // Паразитология. 1970. Т. 4, вып. 6. С. 528–529.
- Климова З. И. *Xenopsylla gerbilli caspica* – компонент норových микробиоценозов большой песчанки в Северных Кызылкумах // Проблемы особо опасных инфекций. 1972. Вып. 2 (24). С. 94–103.
- Колпакова С. А. Миграция блох из нор полуденных песчанок // Эктопаразиты. М., 1950. Вып. 2. С. 115–128.

- Колпакова С. А., Экстрем Н. В., Платонова Н. С., Дудникова А. Ф. К вопросу о сезонных колебаниях численности блох песчанок // Мед. паразитол. 1944. Т. 13, вып. 3. С. 60–68.
- Куницкая Н. Т., Куницкий В. Н., Гаузштейн Д. М., Савелова Н. М. Физиологический возраст и опыт анализа возрастного состава естественной популяции *Xenopsylla gerbilli* Wagn. // Паразитология. 1977. Т. 11, вып. 3. С. 202–209.
- Куницкая Н. Т., Куницкий В. Н., Гаузштейн Д. М., Савелова Н. М. Места концентрации личинок блох большой песчанки в норах хозяина // Тез. X науч. конф. противочум. учреждений Средней Азии и Казахстана. Вып. 2. Алма-Ата, 1979. С. 107–110.
- Куницкая Н. Т., Масленникова З. П. Некоторые особенности биологии блох *Xenopsylla hirtipes* // XII Межреспубл. науч.-практич. конф. противочум. учреждений Средней Азии и Казахстана по профилакт. чумы. Алма-Ата, 1985. С. 226–227.
- Куницкий В. Н. Очерк сравнительной экологии блох песчанок Юго-Западного Азербайджана // Переносчики особо опасных инфекций и борьба с ними. Ставрополь, 1970. С. 153–227.
- Куницкий В. Н., Волков В. М., Леликова З. Ф., Агунькина О. С. О числе поколений *Xenopsylla skrjabini* в условиях Прикаспийской низменности // Матер. VIII науч. конф. противочум. учреждений Средней Азии и Казахстана. Алма-Ата, 1974а. С. 328–330.
- Куницкий В. Н., Волков В. М., Леликова З. Ф., Панченко А. Н., Павлов А. П., Шаманек П. И. Годовой ход численности блох большой песчанки в северо-восточной части Прикаспийской низменности // Матер. VII науч. конф. противочум. учреждений Средней Азии и Казахстана. Алма-Ата, 1971. С. 389–392.
- Куницкий В. Н., Гаузштейн Д. М. Временные аспекты популяций блох большой песчанки родов *Echidnophaga*, *Xenopsylla* и *Coptopsylla* // Матер. науч. конф. по природ. очаговости и профилакт. чумы. Алма-Ата, 1963. С. 118–120.
- Куницкий В. Н., Гаузштейн Д. М. Принципы оценки плотности популяций блох // Паразитол. сб. Л.: Наука, 1987. Т. 34. С. 70–82.
- Куницкий В. Н., Куницкая Н. Т., Гаузштейн Д. М., Савелова Н. М., Морозова И. В. Ритм размножения *Xenopsylla gerbilli* в Южном Прибалхашье // Матер. VIII науч. конф. противочум. учреждений Средней Азии и Казахстана. Алма-Ата, 1974б. С. 330–332.
- Лапина Н. Ф. Экология блох большой и краснохвостой песчанок на Горном Мангышлаке в связи с их ролью в эпизоотологии чумы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 1970. 20 с.
- Лапина Н. Ф., Жарук В. В., Марин С. Н., Камнев П. И. Особенности экологии блох краснохвостой песчанки на горном Мангышлаке и Западном Устюрте // Проблемы особо опасных инфекций. 1970. Вып. 5 (15). С. 106–113.
- Лапина Н. Ф., Жарук В. В., Марин С. Н., Камнев П. И., Кураев И. И., Захарова Г. А. К экологии блох *Xenopsylla skrjabini* Ioff на горном Мангышлаке // Проблемы особо опасных инфекций. 1969. Вып. 4. С. 78–82.
- Масленникова З. П., Бибилова В. А., Морозова И. В. Обилие особей в зимних микропопуляциях блох рода *Xenopsylla* в связи с численностью большой песчанки // Матер. V науч. конф. по природ. очаговости и профилакт. чумы. Алма-Ата, 1967. С. 176–178.
- Масленникова З. П., Циркуль С. С., Якунин Б. М. Величина микропопуляций блох *Xenopsylla skrjabini* в поселениях больших песчанок Приаральских Каракумов // Матер. VI науч. конф. по природ. очаговости и профилакт. чумы. Вып. 2. Алма-Ата, 1969. С. 77–78.

- Микулин М. А. Материалы к фауне блох Средней Азии. Сообщ. 2. Фауна и некоторые особенности географического распространения блох большой песчанки в пустынях Южного Прибалхашья // Тр. Ср.-Азиатского н.-и. противочум. ин-та. 1956. Вып. 2. С. 95–107.
- Микулин М. А. Материалы к фауне блох Средней Азии и Казахстана. Сообщ. 11. Некоторые особенности фауны блох большой песчанки в Чардаринской степи // Тр. Ср.-Азиатского н.-и. противочум. ин-та. 1959. Вып. 6. С. 221–224.
- Микулин М. А., Загнибородова Е. Н., Зайцева В. И., Бахаева А. В. Зараженность блох песчанок чумой во время эпизоотии 1953–1955 гг. в Западной Туркмении // Вопросы природной очаговости и эпизоотологии чумы в Туркмении. Ашхабад, 1960. С. 22–49.
- Новокрещенова Н. С. Блохи большой песчанки как переносчики чумы: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Саратов, 1970. 58 с.
- Подлеский Г. И., Комардина М. Г., Якунин Б. М., Чернова Н. А., Лапина Н. Ф. О влиянии биотических и абиотических факторов на численность блох большой песчанки на Мангышлаке // Матер. X науч. конф. по природ. очаговости и профилакт. чумы. Вып. 2. Алма-Ата, 1979. С. 124–127.
- Попова А. С. Фауна блох пустыни Муюнкумы // Грызуны и их эктопаразиты. Изд-во Саратов. ун-та, 1968. С. 402–406.
- Рачина Н. А., Ривкус Ю. З., Мельников И. Ф., Островский И. Б. Распространение блох *Xenopsylla gerbilli caspica* в Центральных, Южных и Восточных Кызылкумах // Матер. VII науч. конф. противочум. учреждений Средней Азии и Казахстана. Алма-Ата, 1971. С. 410–412.
- Самарина Л. М., Сержанов О. С., Туркпенбаев Н. Ж., Самарин Е. Г., Трофимова Р. В., Исханов С. К., Кенжебаев Ж. К. Многолетняя фенология блох *Xenopsylla skrjabini* в Урало-Эмбинском очаге // XII Межреспубл. науч.-практич. конф. противочум. учреждений Средней Азии и Казахстана по профилакт. чумы. Алма-Ата, 1985. С. 237–239.
- Самуров М. А. Прогноз численности блохи *Xenopsylla conformis* в Волго-Уральских песках // Зоол. журн. 1977. Т. 56, вып. 11. С. 1649–1653.
- Самуров М. А. Биологические особенности и прогноз численности блох песчанок *Meriones* в связи с их эпизоотологическим значением в Волго-Уральских песках: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Алма-Ата, 1985. 24 с.
- Самуров М. А., Агеев В. С. Число генераций блохи *Xenopsylla conformis* Wagn. (Siphonaptera, Pulicidae) в Волго-Уральских песках // Энтотомол. обозр. 1983. Т. 62, вып. 2. С. 266–269.
- Самуров М. А., Шевченко В. Л. Плодовитость блох *Xenopsylla conformis* при кормлении на полуденных и гребенчиковых песчанках // Матер. VIII науч. конф. противочум. учреждений Средней Азии и Казахстана. Алма-Ата, 1974. С. 357–359.
- Самуров М. А., Якунин Б. М. К методике прогнозирования численности блох в природных очагах чумы // XI Межреспубл. науч.-практич. конф. противочум. учреждений Средней Азии и Казахстана. Алма-Ата, 1981. С. 100–102.
- Свиридов Г. Г., Морозова И. В., Калуженова, Ильинская В. Л. Применение радиоактивных изотопов при изучении некоторых вопросов экологии блох. Сообщ. 1. Алиментарные связи блох рода *Xenopsylla* с большими песчанками в естественных условиях // Зоол. журн. 1963. Т. 42, вып. 4. С. 546–550.
- Северова Э. А., Солдаткин И. С. Сезонная динамика численности блох рода *Xenopsylla* в Кызылкумах и Каракумах // Проблемы особо опасных инфекций. 1973. Вып. 1 (29). С. 110–115.
- Сержанов О. С., Петров Л. Н., Асенов Г. А., Соколова Т. Ю., Хасенов Е. Ш. О сезонной динамике соотношения доминирующих видов блох и

- их размножении в Северо-Западных Кызылкумах // Международные и национальные аспекты эпиднадзора при чуме. Ч. 2. Иркутск, 1975. С. 85–87.
- Соколова А. А. Сезонная динамика численности *Xenopsylla gerbilli* в Муюнкумах // Экология и медицинское значение песчанок фауны СССР. М., 1977. С. 282–283.
- Солдаткин И. С., Новокрещенова Н. С., Руденчик Ю. В., Островский И. Б., Легошина А. И. Опыт изучения активности питания блох больших песчанок в природных условиях с применением радиоактивных индикаторов // Зоол. журн. 1961. Т. 40, вып. 11. С. 1647–1650.
- Солдаткин И. С., Руденчик Ю. В., Северова Э. А., Климова З. И., Мокриевич Н. А. Особенности экологии летней популяции *Xenopsylla gerbilli caspica* J. // Зоол. журн. 1967. Т. 46, вып. 6. С. 909–914.
- Старожицкая Г. С. Экологические особенности блох большой песчанки на участке стойкой очаговости чумы // Проблемы особо опасных инфекций. 1970. Вып. 6. С. 157–163.
- Старожицкая Г. С., Загнибородова Е. Н., Кусова З. Л. Новый метод учета численности блох в колониях большой песчанки (*Rhombomys opimus*) // Зоол. журн. 1980. Т. 59, вып. 5. С. 776–779.
- Старожицкая Г. С., Загнибородова Е. Н., Кусова З. Л. Пространственное распределение блох (*Siphonaptera*) в норах большой песчанки на юге Центральных Каракумов // Паразитология. 1981. Т. 15, вып. 1. С. 31–37.
- Степанова Н. А., Митропольский О. В. Особенности пространственного размещения двух симпатрических видов блох – паразитов большой песчанки в пустыне Кызылкум // Паразитология. 1977. Т. 11, вып. 2. С. 147–152.
- Степанова Н. А., Митропольский О. В. Некоторые особенности паразитирования блохи *X. conformis* на больших песчанках // Песчанки – важнейшие грызуны аридной зоны СССР. Ташкент, 1989. С. 182–184.
- Степанова Н. А., Рачина Н. А., Урманов Р. А. К изучению годового цикла блох рода *Xenopsylla* в Центральных Кызылкумах // Матер. VII науч. конф. противочум. учреждений Средней Азии и Казахстана. Алма-Ата, 1971. С. 421–423.
- Сувернева Э. А., Тихомирова Н. И., Тихомиров Э. Л. Новые данные о распространении *Xenopsylla conformis* на территории Северо-Западного Прикаспия // Природная очаговость, микробиология и профилактика зоонозов. Саратов, 1989. С. 139–143.
- Тифлов В. Е., Скалон О. И., Ростигаев Б. А. Определитель блох Кавказа. Ставропол. книж. изд-во, 1977. 278 с.
- Федина О. А., Ширанович П. И. Блохи большой песчанки в Приильских песках // Эктопаразиты. М. 1950. Вып. 2. С. 129–138.
- Флегонтова А. А. Материалы к изучению фауны блох и динамики численности преобладающих видов их в центральной части Волжско-Уральских песков // Вест. микробиол., эпидемиол. и паразитол. 1940. Т. 19, вып. 3–4. С. 546–563.
- Чернова Н. А. Размножение *Xenopsylla skrjabini* и приуроченность их к разным элементам норы большой песчанки на Мангышлаке // Матер. VII науч. конф. противочум. учреждений Средней Азии и Казахстана. Алма-Ата, 1971. С. 443–444.
- Шевченко В. Л., Самуров М. А., Каймашников В. И., Поляков В. К. Некоторые особенности изменения численности полуденных песчанок и блох *Xenopsylla conformis* в Волго-Уральских песках // Матер. VII науч. конф. противочум. учреждений Средней Азии и Казахстана. Алма-Ата, 1971. С. 449–450.
- Юргенсон И. А. Определение физиологического возраста самок некоторых видов блох. Изд-во Моск. ун-та, 1982. 82 с.

- Якунин Б. М., Чернова Н. А., Куницкая Н. Т. О числе поколений у блох *Xenopsylla skrjabini* на Мангышлаке (Arhaniptera) // Паразитология. 1979. Т. 13, вып. 5. С. 510–515.
- Cheetham T. B. Male genitalia and phylogeny of Pulicoidea (Siphonaptera). Koenigstein: Koelitz Scientific Books, 1988. 224 p.
- Hopkins G. H. E., Rothschild M. An illustrated catalogue of the Rothschild collection of fleas (Siphonaptera) in the British Museum (Natural History). Vol. 1. London, 1953. 361 p.
- Launay H. Données préliminaires sur l'écologie de *Xenopsylla cunicularis* Smit, 1957 (Siphonaptera, Pulicidae) parasite du lapin de garenne // Anal. Parasitol. 1982. T. 57, N 2. P. 145–163.

ЗИН РАН, Санкт-Петербург, 199034

Поступила 29.04.1997

THE ECOLOGY OF THE CONFORMIS SPECIES GROUP FLEAS
(SIPHONAPTERA: PULICIDAE: XENOPSYLLA) OF THE FAUNA OF RUSSIA
AND NEIGHBOURING COUNTRIES (REVIEW)

V. S. Vashchonok

Key words: fleas, *conformis* species group, ecology.

SUMMARY

Within the boundaries of the former USSR, the northern part of the *conformis* group distribution is located. It spreads over the arid regions of the Trans-Caucasus, Pricaspjckaja lowland, Kazakhstan and Middle Asia. In this area 10 species and subspecies occur. They are mainly parasites of gerbillins.

Unlike many other Siphonaptera the *conformis* fleas, when in the host's home, do not concentrate in the nest but inhabit the passages of burrow and food chambers throughout the year. On this reason the preimaginal development and existence of the adults take place not at the temperature of the habitable nest, which is heated by the host body, but at the temperature of the soil at a depth of burrow. The temperature threshold for preimaginal development of *conformis* fleas is reported to be 10–12°. Temperature below the threshold is fatal for all immature instars. On the contrary the imago can survive at freezing temperature.

The annual cycle of the *conformis* fleas is characterized by the presence of adults throughout the year. They breed in the warmer season and overwinter in the state of reproductive diapause. In this state the fleas are able to attack the host and to feed but do not deposit eggs. In the north deserts the reproduction begins at the early April and terminates at the early September. Souther, the reproductive period is longer. Furthermore, the complete interruption of the reproduction in the autumn-winter time may be absent as it was observed in *X. gerbilli gerbilli* and *X. hirtipes* in the south of the Middle Asia. On the other hand it is noted that in southern deserts the rate of oviposition falls in the most hot time.

The number of generation per year in the *conformis* fleas varies from 2–3 in north deserts to 6–7 in south ones.

The flea populations peak in late autumn when the insects cease to breed. The high abundance is maintained until springtime. After the diapause is ceased and the fleas begin breeding their abundance declines. In the late spring and early summer the emergence of adults begins and the populations increase. In a middle of summer the second fall takes place and then the fall is replaced by the autumnal peak.

On their main hosts the *conformis* fleas prevail over all other species of Siphonaptera especially for warmer time when their quota among other fleas does not descend as a rule below 90 % but more offently it aproaches to 100 %. The fleas of this groop and especially species parasitizing *Rhombomys opimus* are remarkable for the high level of their abundance. In the northern deserts in the periods of the most high abundance (late autumn, winter and early spring) the number of fleas per burrow occupied by family of *Rh. opimus* exceeds usually 1000 specimens and sometimes it can reach several thousands. In the southern deserts the abundance of the fleas is lower but the period of their active parasitizing is longer.

In the species parasitizing *Rh. opimus* it is shown that in a complex burrow only some part of fleas has the possibility to feed regularly. In the spring and summer the percentage of fleas daily atacking the host varied from 17 to 86 % and from 10 to 150 ectoparasites feed daily on one animal depending on the quantity of fleas and of hosts in the burrow. The number of atacking fleas is regulated by behaviour of the hosts, which change the used parts of burrow when the fleas are crowded there.
