

УДК 576.895.775:616.98-036.2:578.833.31

ЗНАЧЕНИЕ БЛОХ (SIPHONAPTERA) В ПРИРОДНЫХ ОЧАГАХ ЧУМЫ

© 2019 г. Б. К. Котти^{a, b, *}, М. В. Жильцова^{a**}

^aСеверо-Кавказский федеральный университет,
ул. Пушкина, 1, Ставрополь 355017, Россия

^bСтавропольский противочумный институт,
ул. Советская, 13, Ставрополь 355035, Россия

*e-mail: boris_kotti@mail.ru

**e-mail: m-zhiltsova@list.ru

Поступила в редакцию 20.09.2019 г.

После доработки 25.09.2019 г.

Принята к публикации 25.09.2019 г.

Рассмотрена роль блох в проявлениях эпизоотий чумы на территории природных очагов России и сопредельных государств. В каждом очаге в отношении трансмиссии возбудителя складывается ситуация, определяемая жизнедеятельностью нескольких видов блох – паразитов основного носителя. Их объединяет гнездово-норовый тип паразитизма, обеспечивающий широкое распространение возбудителя чумы в очаге. Природные очаги преимущественно поливекторные. Наиболее интенсивные эпизоотии в каждом из них случаются в периоды высокой активности питания и размножения переносчиков.

Ключевые слова: блохи, Siphonaptera, природные очаги чумы, переносчики, таксономическое разнообразие, сезонные ритмы, гонотрофическая активность, трансмиссия возбудителя.

DOI: 10.1134/S0031184719060061

Настоящая статья – очередная из серии публикаций (Медведев и др., 2019; Медведев, Вержуцкий, 2019), посвященных анализу материалов о значении видов блох в трансмиссии чумы. На территории России и сопредельных стран находятся 45 природных очагов чумы сусликового, сурчьевого, песчаночьевого, полевочьего, пищухового и смешанного типов (Природные очаги чумы..., 2004; Кадастр..., 2016). В то же время известно, что в северной части Палеарктики обитают 410 видов блох (Котти, 2018). Из них в местах расположения основных очагов чумы – в степной и пустынной природных зонах – распространены 266 видов, из которых 238 паразитируют на млекопитающих, а 28 видов – на птицах. В пределах же только России к настоящему времени известны 255 видов и 59 подвидов блох 55 родов из 7 семейств, что составляет 30 % от объема фауны Палеарктики, включающей более 900 видов (Медведев, 2013).

Большинство имеющихся публикаций посвящено видам, которые отмечены как переносчики микроба чумы в природных условиях, а также способности этих видов передавать его хозяину-прокормителю в условиях эксперимента (Куницкий, 1962; Дарская, 1964, 1970; Новокрещенова, 1974; Косминский, 1976). Значение того или иного вида блох в поддержании природного очага чумы обуславливается степенью приуроченности переносчика к хозяину, который в данном случае – основной носитель чумы. Также играет роль способность определенного вида блох достигать высокой численности в сезоны, оптимальные для развития эпизоотии. Кроме того, необходима оценка частоты и регулярности заражения микробом, а также способности данного вида блох передавать возбудителя чумы другому теплокровному носителю при укусе и питании на нем.

Ниже приведены результаты анализа литературных данных, касающихся значения для трансмиссии чумы таких особенностей блох как их паразито-хозяинная специфичность, сезонная динамика и типы паразитизма.

Специфичность паразито-хозяинных связей блох и носителей чумы

На территории России и сопредельных стран на носителях чумы – грызунах и зайцеобразных – паразитируют более чем 100 видов блох (Медведев и др., 2019). Ранее для оценки различной степени специфичности блох была применена дробная классификация типов гостальности (Медведев, 2002). Согласно этим и более поздним данным, с одного вида хозяев известно около 34% (563) видов блох. Однако следует заметить, что среди них представлены как настоящие моноксенные виды, так и малоизученные виды, в основном известные только по их первоописанию. Также значительную долю (34 %, или 609 видов) составляют т.н. эвриксенные виды, которые отмечены на хозяевах, виды которых принадлежат к разным отрядам. Кроме того, среди блох 78 видов (4%) паразитируют на нескольких видах хозяев, принадлежащих к одному роду (олигоксенные виды), 234 вида (13%) – на хозяевах нескольких родов из одного семейства (мезоксенные виды); 259 видов (15%) с хозяев из нескольких семейств одного отряда (поликсенные виды).

Среди блох – переносчиков чумы эвриксенными являются 3 вида – *Callopsylla caspia* (Ioff et Argyropulo, 1934), *Paradoxopsyllus scorodumovi* Scalon, 1935 и *Frontopsylla hetera* Wagn., 1933. Они паразитируют на представителях разных отрядов грызунов и зайцеобразных: на видах хомяковых (Cricetidae) и пищуховых (Ochotonidae).

Поликсенными паразитами являются такие переносчики возбудителей чумы, как *Ctenophthalmus orientalis* (Wagn., 1898) и *C. golovi* Ioff et Tiflov, 1930. Они паразитируют и на полевоочьих (Arvicolinae, Cricetidae), и на сусликах (Marmotinae, Sciuridae), обитающих в одних и тех же стациях степных и луговых биотопов. К мезоксенным видам можно отнести блох *Nosopsyllus consimilis* (Wagn., 1898) и *Neopsylla mana* Wagn., 1927, паразитирующих на хомяковых, виды которых принадлежат к подсемействам Cricetinae и Arvicolinae. Примерами приуроченности к хозяевам разных родов песчанок (подсем. Gerbillinae) являются блохи *Nosopsyllus laeviceps* Wagn., 1909 и виды группы «conformis» рода *Xenopsylla* (Вашенок, 1997).

Некоторые блохи – переносчики чумы являются олигоксенными паразитами. Так, на сусликах рода *Spermophilus* паразитируют *Oropsylla idahoensis* (Baker, 1904), *Citellophilus tesquorum* (Wagn., 1898), *Frontopsylla elatoides* Wagn., 1928 и *F. semura* Wagn. et Ioff, 1926. Для пищух (род *Ochotona*) специфичны паразиты *Amphalius runatus* (J. et R., 1923) и *Ctenophyllus hirticrus* (J. et R., 1923).

Сезонные ритмы

Круглогодичное размножение известно только для паразитов грызунов и зайцеобразных, не впадающих в спячку, причем это блохи, тесно связанные с телом хозяина. Так, у *Amphipsylla rossica* – блохи серых полевков – интенсивное размножение наблюдается весь год (Косминский и др., 1979 б).

Существует значительное число видов блох, размножение которых отмечается круглый год, но зимой заметно снижение его интенсивности. Таковы виды *Callopsylla caspia* (Косминский и др., 1979 а) и *N. consimilis* (Косминский и др., 1974; Алания и др., 1984), *Neopsylla setosa* на малом суслике (Мялковская, 1983), *Ctenophthalmus golovi* и *C. orientalis* при паразитировании на незимоспящих хозяевах (Котти и др., 1982 а, 1985; Брюханова и др., 1978).

Для многих блох характерен зимний перерыв в размножении. Это хорошо известно для блохи малых песчанок *X. conformis* (Куницкий, 1970). У этого вида снижение численности в сухой и жаркий период происходит из-за сокращения длительности жизни имаго и повышения смертности преимагинальных фаз. Как и другие блохи рода *Xenopsylla*, паразитирующие на песчанках, *X. conformis* в теплое время года активно нападают на хозяев, мигрируют по ходам нор, питаются с большой частотой и откладывают яйца. Выход блох из коконов приурочен в основном к этому же периоду. В холодное время года активность нападения на хозяина и активность миграции низкие, кровососание редкое.

Приуроченность размножения к теплоте времени года имеет место также у *Frontopsylla caucasica*, *F. luculenta*, *F. hetera*, *F. glabra* (Васильев и др., 1970; Бондаренко и др., 1975; Косминский и др., 1966; Морозкина, Лысенко, 1990), *Amphalius runatus* и *Ctenophyllus hirticrus* (Акиншина, 1969; Устюжина и др., 1974), *Citellophilus tesquorum* (Брюханова, 1987) и многих видов рода *Ctenophthalmus*. Это, в частности, паразиты полевков, блохи *C. wladimiri* (Косминский и др., 1970 б), *C. teres* (Косминский и др., 1970 а), *C. intermedius* (Котти и др., 1982 б, 1985), *C. strigosus* (Соловьева и др., 1976), *C. wagneri* (Дарская и др., 1983), а также *C. golovi* и *C. orientalis* при паразитировании на зимоспящих грызунах (Брюханова и др., 1978; Никульшин, 1979).

Ход сезонного изменения возрастного состава имаго показывает, что продолжительность жизни имаго этих видов в холодное время года увеличивается. Массовое появление ювенильных особей из коконов приурочено к летне-осеннему периоду, но летом выплод имаго малозаметен из-за небольшой продолжительности жизни особей.

У некоторых видов имаго имеются в природе только часть года. Приуроченность размножения и существования имаго к теплоте сезона характерна, например, для *Frontopsylla semura* при паразитировании на сусликах (Брюханова, Суркова, 1970; Белянцева, Брюханова, 2001).

Паразитирование и откладка яиц ограничены холодной и более влажной половиной года, а метаморфоз захватывает и теплые сезоны у некоторых блох песчанок – *Nosopsyllus laeviceps*, *N. iranans*, *Rhadinopsylla ucrainica*, *Stenoponia tripectinata* (Куницкий, 1970), паразита полевков и пищух *Paradoxopsyllus scorodumovi* (Васильев и др., 1979).

Активность передачи возбудителя и распределение блох между телом хозяев и их убежищами

Способность передавать возбудителя чумы в эксперименте установлена для многих блох, паразитирующих на основных носителях. Это высокоактивные *X. skrjabini* Ioff, 1930, *X. hirtipes* Rothschild, 1913, *X. gerbilli* (Wagn., 1903), *X. nuttalli* Ioff, 1930, *X. conformis* (Wagn., 1903), *Coptopsylla lamellifer* (Wagn., 1895), *C. bairamaliensis* Wagn., 1929, *Neopsylla setosa* (Wagn., 1898); активные переносчики *Pulex irritans* Linnaeus, 1758, *N. (Gerbillophilus) laeviceps*, *Citellophilus tesquorum*, *Callopsylla caspia*, *Oropsylla silantiewi* (Wagn., 1898), *Paradoxopsyllus scorodumovi*, *P. dashidorzhii* Scalon., 1953, *Rhadinopsylla li* Argyropulo, 1941; малоактивные виды или блохи, оказавшиеся неспособными передавать чуму в эксперименте, *Amphalius runatus* (Jordan et Rothschild, 1923), *Nosopsyllus consimilis* (Wagn., 1898), *Megabothris (Gebiella) turbidus* (Rothschild, 1909), *Amphipsylla rossica* Wagn., 1912, *Ctenophyllus hirticrus*, *P. repandus* (Rothschild, 1913), *Frontopsylla caucasica* Ioff et Argyropulo, 1934, *F. elatoides*, *F. semura*, *F. hetera*, *Ctenophthalmus wladimiri* Isajeva-Gurvich, 1948, *C. intermedius* Argyropulo, 1935 (Бибикова, Классовский, 1974; Якуба и др., 1983; Ващенко, 1988; Дегтярева и др., 1990; Базанова, Вержуцкий, 2009).

Типы паразитизма членистоногих – это особенности их временных, пространственных и трофических связей (Балашов, 2009). Сведения о паразитизме имеются для многих видов блох. При этом для некоторых (массовых) из них данные о распределении имаго между хозяином и его убежищем подкреплены экспериментальными материалами о онотрофической активности при разной температуре.

По характеру связи между прокормителем и его укрытиями большинство блох – основных носителей чумы – относится к гнездово-норовым паразитам с кратковременным питанием. Среди них есть представители двух морфоэкологических групп, различающиеся особенностями строения, физиологии, поведения, экологии (Ващенко, 1988; Медведев, 2005).

Одна из них включает блох, которые редко покидают хозяина и находятся на нем большую часть жизни при питании до 4 раз в сутки, не утрачивая при этом способности свободно передвигаться и менять хозяина. Насекомые этой группы, «блохи шерсти», нуждаются в частом питании (Ващенко и др., 1985), у них стабильнее яйцепродукция при разных температурных условиях обитания прокормителя (Дарская и др., 1965), строже зависимость обилия от динамики численности хозяев (Дарская и др., 1970; Lundqvist, Edler, 1987). Имаго имеют килевидную голову и удлиненную грудь с гибким соединением сегментов для быстрого перемещения в шерсти хозяина (Медведев, 2005). К видам блох, поражающих основных носителей чумы, относятся

представители ролов *Amphipsylla* и *Leptopsylla* (Устюжина и др., 1974; Косминский и др., 1979).

Другие виды пребывают на хозяине короткое время, необходимое только для приема пищи 1–2 раза в сутки, «блохи гнезда». Из блох – переносчиков чумы это *Neopsylla setosa*, *Pulex irritans*, виды родов *Rhadinopsylla*, *Stenoponia*, *Coptopsylla*, *Ctenophthalmus* (Брюханова, 1966, 1987; Куницкая и др., 1965).

Обе эти группы связаны между собой рядом промежуточных форм, среди которых виды родов *Amphalius*, *Callopsylla*, *Citellophilus*, *Oropsylla*, *Megabothris*, *Nosopsyllus*, *Ctenophyllus*, *Paradoxopsyllus* и *Frontopsylla*.

Небольшое число видов блох – стационарные паразиты, прочно прикрепляющиеся к коже хозяина и обычно не сходящие с него в течение всей жизни. Это виды блох рода *Echidnophaga* (Suter, 1964; Ващенко, 1966).

Большинство блох, относимых к высокоактивным и активным переносчикам, – гнездово-норовые паразиты из числа блох гнезда или виды, занимающие промежуточное положение между этой группой и блохами шерсти (Новокрещенова, 1974).

Переносчики в природных очагах разных типов

Оценивая роль того или иного вида блох в эпизоотическом процессе, считают основным того переносчика, который имеет ведущее значение в трансмиссивном пути циркуляции возбудителя в данном очаге, а второстепенным – переносчика, имеющего подчиненное по отношению к основному значение (Крючечников, 1983).

Песчаночьи очаги. В природных очагах песчаночьего типа регулярно паразитируют на основных носителях чумы (большая, полуденная, гребенщикова, краснохвостая, Виноградова, персидская песчанки) представители родов *Xenopsylla* и *Echidnophaga* (семейство Pulicidae); *Coptopsylla* (Coptopsyllidae), *Nosopsyllus* (семейство Ceratophyllidae), *Paradoxopsyllus* (Leptopsyllidae), *Rhadinopsylla*, *Stenoponia*, *Ctenophthalmus* (семейство Hystriochopsyllidae). В этих очагах гнездово-норовый тип паразитизма большинства видов блох обеспечивает широкое распространение возбудителя чумы среди грызунов; роль основных переносчиков принадлежит блохам рода *Xenopsylla*, в соответствии с их высокой численностью, круглогодичным паразитированием на основном носителе и способностью активно передавать чуму. В период генеративного покоя значение *Xenopsylla* в сохранении чумы увеличивается, так как в условиях пониженной температуры местообитаний возрастает продолжительность жизни покоящихся особей. Часть из них переживает зиму, не освобождаясь от микроба чумы (Дарская, 1970; Джебраилов и др., 1970). Вместе с тем, роль блох этих видов в передаче возбудителя в холодное время года уменьшается, хотя трансмиссия и возможна за счет более многочисленных, чем летом, малоактивных имаго (Брюханова и др., 1982). В это время для передачи чумы возрастает значение активно паразитирующих с осени до весны *Coptopsylla*, *Nosopsyllus*, *Paradoxopsyllus*, *Stenoponia*, *Rhadinopsylla*. Питающиеся и размножающиеся особи многочисленны в глубоких частях нор и гнездах зверьков (Дарская и др., 1965; Куницкая и др., 1965). Так, в Прибалхашском пу-

стынном очаге в колониях большой песчанки суммарные индексы обилия *P. teretifrons*, *C. lamellifer*, *Ctenophthalmus dolichus* в микробиотопе (блохи на зверьках, в ходах нор и гнездах) осенью составили от 500 до 900, зимой 500 – 1100 особей и эти показатели были одного порядка с таковыми для *Xenopsylla gerbilli* (Куницкий, Гаузштейн, 1987). Холодный период года (с пиками весной и осенью) – наиболее благоприятное время для трансмиссии чумы и эпизоотий в этих очагах.

Сусликовые очаги. Здесь основными переносчиками являются блохи *Neopsylla setosa* и *Citellophilus tesquorum*, многочисленные и активно паразитирующие на зверьках весной и летом, в период обострения эпизоотического процесса (Белявцева и др., 2013; Попов и др., 2015). В Центрально-Кавказском высокогорном очаге основной носитель – горный суслик *Spermophilus musicus*. На этом хозяине обитают блохи *Citellophilus tesquorum*, *Ctenophthalmus golovi*, *C. orientalis*, *F. semura*, *O. idahoensis*, *N. setosa*, *Rhadinopsylla li*. Обилие *Citellophilus tesquorum* намного выше, чем у каждого из остальных видов блох. Эпизоотии наиболее интенсивны в июле – августе. В это же время отмечается высокая генеративная и трофическая активность *C. tesquorum* и других блох. В Прикаспийском Северо-Западном природном очаге чумы роль основного носителя выполняет малый суслик, *S. pygmaeus*. С этим хозяином связаны блохи *C. tesquorum*, *N. setosa*, *F. semura*, *Ctenophthalmus orientalis*, и *O. idahoensis*. Сходный набор паразитов у этого вида грызуна в Дагестанском равнинно – предгорном и Терско-Сунженском очагах. Наиболее высокая численность *N. setosa* отмечается здесь ранней весной во время пробуждения сусликов от спячки; максимум численности *Citellophilus tesquorum* приходится на период массового расселения молодых зверьков (весна – первая половина лета). Большинство самок обоих видов откладывают яйца весь период активной жизни хозяина. Весной интенсивно питаются и размножаются имаго *F. semura* и *O. idahoensis*. Эпизоотии среди сусликов происходят в весенне-летний период, то есть во время высокой гонотрофической активности всех видов блох. В Тувинском горном природном очаге чумы основной носитель – длиннохвостый суслик *S. undulatus*, а основной переносчик – *Citellophilus tesquorum*. Размножение и активное питание этой блохи происходит весной и летом. Эпизоотии случаются с мая по сентябрь. Максимальная эпизоотическая активность приходится на вторую половину июля, совпадая с началом массового выплода блох *C. tesquorum*. Эпизоотический процесс имеет преимущественно микроочаговый характер, обусловленный накоплением высоких плотностей этой блохи на локальных участках местности (Вержуцкий, 1999; Вержуцкий и др., 2009; Галацевич, 2018). В Забайкальском степном очаге с даурским сусликом (*S. dauricus*) связан вид *C. tesquorum*; в Джунгарском высокогорном очаге на основном носителе, длиннохвостом суслике паразитируют *C. tesquorum* и *C. ullus*.

Сурочьи очаги. В Тянь-Шаньском, Алайском, Таласском, Горно-Алтайском и Джунгарском высокогорных очагах чумы основные носители серый (*Marmota baibacina*) и красный (*M. caudata*) сурки; к основным переносчикам относятся *Oropsylla silantiewi*, *Citellophilus lebedewi*, *Rhadinopsylla li* и *Pulex irritans*. Эти виды активно питаются и размножаются летом, в эпизоотический сезон. В Джунгарском высокогорном очаге на

сером сурке, кроме специфического вида *Oropsylla silantiewi* значительна доля блох сусликов – *C. tesquorum*, 38.2 % и полевков – *N. mana*, 27.3 %. Таким образом происходит обмен блохами между носителями.

Полевочьи очаги. Полевки, являющиеся основными носителями чумы в Закавказском высокогорном, Восточно-Кавказском высокогорном, Гиссарском высокогорном и Джунгарском высокогорном (смешанного типа) природных очагах, относятся к роду *Microtus*.

В этих очагах регулярно паразитируют на основных носителях чумы 16 видов из 9 родов: *Ctenophthalmus* – 4 вида, *Frontopsylla* – 3, *Neopsylla* и *Amphipsylla* – по 2 вида, *Amalaraeus*, *Callopsylla*, *Nosopsyllus*, *Megabothris*, *Stenoponia* – по одному виду.

С обыкновенной полевкой (*M. arvalis*) в Закавказском высокогорном очаге на Джавахетско-Армянском нагорье связаны блохи *Ctenophthalmus wladimiri*, *C. teres*, *C. golovi*, *Callopsylla caspia*, *N. consimilis*, *F. caucasica*, *Amphipsylla rossica*, *Stenoponia ivanovi*, *Neopsylla pleskei* и *R. caucasica*. Эпизоотии чумы наиболее интенсивны в июле – сентябре. Это период высокой активности питания и размножения блох большинства видов.

На территории Восточно-Кавказского высокогорного очага паразиты обыкновенной полевки тоже разнообразны. Это *Callopsylla caspia*, *Megabothris turbidus*, *Amalaraeus dissimilis*, *Nosopsyllus consimilis*, *F. caucasica*, *Ctenophthalmus golovi*, *C. intermedius*, *C. schuriscus*, *R. caucasica*, *Hystrichopsylla talpae*, *H. satunini*, *Stenoponia ivanovi*. Эпизоотии наиболее интенсивно протекают в августе, когда наблюдается наибольшая гонотрофическая активность имаго этих видов (Дятлов и др., 2001).

В Гиссарском высокогорном очаге *Callopsylla caspia*, *Frontopsylla glabra*, *Neopsylla pleskei*, *Amphipsylla phaiomydis*, массовые паразиты арчовой полевки (*M. carruthersi*) являются основными переносчиками (Слудский и др., 2003).

В Джунгарском высокогорном очаге смешанного типа (полевочье-сусликово-сурочьем) основные переносчики – массовые паразиты киргизской полевки (*M. kirgizorum*) – *Nosopsyllus consimilis*, *Ctenophthalmus arvalis*, *C. assimilis*, *Frontopsylla elata*, *Neopsylla mana*.

У блох полевков в высокогорье имаго имеются в природе круглый год, причем обилие больше в холодный период, чем в теплый. Лето – период частого питания и интенсивного размножения. В холодное время года для большинства блох характерно снижение интенсивности яйцекладки, вплоть до полного прекращения (виды родов *Ctenophthalmus* и *Frontopsylla*); при этом возрастает трансмиссивная роль блох рода *Stenoponia* и других активно паразитирующих блох. В полевочьих очагах чумы роль основного переносчика нельзя отвести какому-то одному виду.

Пищуховый очаг. Горно-Алтайский высокогорный очаг представляет по сути 2 совмещенных очага, пищуховый и сурчинный. В популяциях монгольской пищухи основным переносчиком осенью является блоха *P. scorodumovi*. В пользу этого свидетельствует ее высокая векторная способность и то, что наиболее интенсивные эпизоотии среди зверьков монгольской пищухи в этом очаге приходится на этот сезон, когда этот вид блохи наиболее многочисленен и доминирует среди блох на основном носителе,

в его норах и гнездах. Наибольшие индексы обилия *P. scorodumovi* на зверьках 26.5, в гнездах 15.9 и в этот период значительно выше обилия остальных видов. Блохи *C. hirticrus* и *Amphalius runatus* размножаются и доминируют по обилию на основном носителе, в его норе и гнезде во время весенних эпизоотий (Балахонов и др., 2014).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В каждом из природных очагов чумы в отношении трансмиссии возбудителя складывается ситуация, определяемая жизнедеятельностью нескольких видов блох – паразитов основного носителя. Сезонные изменения в жизни блох связаны с изменениями гидротермических факторов и жизни хозяев.

Блохи, паразитирующие на основных носителях чумы, различаются в отношении сезонности существования и размножения имаго. Это виды, размножение которых отмечается круглый год, но зимой заметно снижение его интенсивности. Для других блох характерен зимний перерыв в размножении. У некоторых видов имаго имеются в природе только в теплый сезон, у других – паразитирование и откладка яиц ограничены холодным периодом года.

Гнездово-норовый тип паразитизма большинства массовых видов блох обеспечивает широкое распространение возбудителя чумы среди носителей; основные переносчики – виды с высокой численностью, паразитирующие на основном носителе и обладающие способностью активно передавать чуму.

Значение видов, имеющих период зимнего генеративного покоя, в сохранении чумы увеличивается в это время, так как в условиях пониженной температуры местообитаний возрастает продолжительность жизни покоящихся особей. Вместе с тем, роль таких блох в передаче возбудителя в холодное время года уменьшается, хотя трансмиссия и возможна за счет более многочисленных, чем летом, малоактивных имаго.

В это время в трансмиссии чумы возрастает значение активно паразитирующих видов других родов, питающихся и размножающихся в норах и гнездах зверьков.

Природные очаги преимущественно поливекторные. Наиболее интенсивные эпизоотии в каждом из очагов происходят в период высокой активности питания и размножения переносчиков.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена на базе коллекций Зоологического института РАН (ЗИН РАН) (УФК ЗИН рег. № 2-2.20) и Ставропольского противочумного института при финансовой поддержке РФФИ (19-04-00759).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Акиншина Т.В. 1969. О годовом цикле блохи *Ctenophyllus hirticrus* J. et R. (Siphonaptera) на даурской пищеухе в Юго-Восточном Забайкалье. Доклады Иркутского противочумного института. Кызыл 8: 292–296.
- Алания И.И., Соловьева А.В. 1984. К изучению годового цикла блох *Nosopsyllus consimilis* в юго-западной части Месхет-Джавахетского плато Грузинской ССР. Особо опасные инфекции на Кавказе, Ставрополь, 136–137.

- Базанова Л.П., Вержущий Д.Б. 2009. Эпизоотологическое значение блох (Siphonaptera) в Тувинском природном очаге чумы (обзор). Байкальский зоологический журнал **3**: 13–22.
- Балахонов С.В., Корзун В.М., Чипанин Е.В., Афанасьев М.В., Михайлов Е.П., Денисов А.В., Фомина Л.А., Ешелкин И.И., Машковский И.К., Мищенко А.И., Рождественский Е.Н., Ярыгина М.Б. 2014. Горно-Алтайский природный очаг чумы. Новосибирск. 272 с.
- Балашов Ю.С. 2009. Паразитизм клещей и насекомых на наземных позвоночных. СПб., Наука, 357 с.
- Белявцева Л.И., Брюханова Л.В. 2002. Характеристика основных фенологических периодов блох малого и горного сусликов на Северном Кавказе. Медицинская паразитология и паразитарные болезни, **3**: 49–52.
- Белявцева Л.И., Цапко Н.В., Давыдова Н.А. 2013. Синхронность фенологии блох сусликов с фенологией их хозяев и проявлением эпизоотической активности природных очагов чумы Северного Кавказа. В кн.: Фундаментальные и прикладные аспекты изучения паразитических членистоногих в XXI веке. СПб., 31–33.
- Бибикова В.А., Классовский Л.Н. 1974. Передача чумы блохами. М., Медицина, 188 с.
- Бондаренко А.А., Ешелкин И.И., Елистратова Н. П. 1975. Об условиях сохранения возбудителя чумы в холодное время года в Горно-Алтайском очаге. В кн.: Международные и национальные аспекты эпиднадзора при чуме. Иркутск, 67–70.
- Брюханова Л.В. 1966. Размножение и питание блох сусликов. В кн.: Особо опасные инфекции на Кавказе. Ставрополь, 37–40.
- Брюханова Л.В. 1987. Сравнение экологических особенностей *Citellophilus tesquorum* (Wagn., 1898) и *Neopsylla setosa* (Wagn., 1898) – массовых паразитов малого суслика. Бюллетень МОИП, 92(5): 70–74.
- Брюханова Л.В., Суркова Л.А. 1970. О биологии *Frontopsylla semura* Wagn. et Ioff, 1926. В кн.: Переносчики особо опасных инфекций и борьба с ними. Ставрополь, 242–252.
- Брюханова Л.В., Суркова Л.А., Емельянов П.Ф. 1978. К экологии блох *Stenophthalmus (Euctenophthalmus) orientalis* (Wagn., 1898). В кн.: Особо опасные инфекции на Кавказе, Ставрополь, **1**: 178–180.
- Брюханова Л.В., Осипова С.П., Карандина Р.С. 1982. Активность *Xenopsylla conformis* различного физиологического состояния как переносчиков чумы. В кн.: Болезни с природной очаговостью на Кавказе. Ставрополь, 18–19.
- Васильев Г.И., Елистратова Н.П., Лазарева Л.А. 1979. К экологии блохи *Paradoxopsyllus scorodumovi*, паразитирующей на монгольской пищухе в Горно-Алтайском очаге чумы. Экология, **1**: 97–99.
- Васильев Г.И., Лазарева Л.А., Елистратова Н.П. 1980. О годовом цикле *Ctenophyllus hirticrus* J. et R. на монгольской пищухе в Горном Алтае. В кн.: Проблемы природной очаговости чумы. Иркутск, **1**: 95–96.
- Ващенко В.С. 1966. Морфо – физиологические изменения, происходящие в организме блох *Echidnophaga oschanini* Wagn. (Aphaniptera, Pulicidae) в процессе питания и размножения. Энтомологическое обозрение, **45** (2): 715–727.
- Ващенко В.С. 1988. Блохи – переносчики возбудителей болезней человека и животных. Л., Наука, 163 с.
- Ващенко В.С. 1997. Экология блох группы видов *conformis* (Siphonaptera; Pulicidae: *Xenopsylla*) фауны России и сопредельных стран (обзор). Паразитология, **31** (6): 492–513.
- Ващенко В.С. 1999. Роль блох (Siphonaptera) в эпизоотологии чумы. Паразитология, **33** (3): 198–206.
- Ващенко В.С., Брюханова Л.В., Щедрин В.И. 1985. Особенности питания и пищеварения у блох. Паразитологический сборник. Л., Наука, **33**: 134–148.
- Вержущий Д.Б. 1999. Эпизоотологическая роль популяционной организации населения блох длиннохвостого суслика в Тувинском природном очаге чумы. Паразитология, **33** (3): 242–249.
- Вержущий Д.Б., Чумакова Н.А., Галацевич Н.Ф., Ковалева Н.И. 2009. К экологии блохи *Citellophilus tesquorum* Wagn., 1898 в Юго-Западной Туве. Байкальский зоологический журнал **1**: 17–22.
- Галацевич Н.Ф. 2018. Динамика таксоценоза блох длиннохвостого суслика в Юго-Западной Туве и ее влияние на эпизоотическую активность Каргинского мезоочага чумы. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 20 с.
- Дарская Н.Ф. 1964. Блохи (Suctoria). В кн.: Методы изучения природных очагов болезней человека. М., Медицина, 54–67.

- Дарская Н.Ф. 1970. К оценке роли видов блох песчанки в Закавказском равнинном очаге чумы. Ставрополь. Особо опасные инфекции на Кавказе 1: 91–98.
- Дарская Н.Ф., Брюханова Л.В., Куницкая Н.Т. 1965. К методике изучения размножения блох грызунов. Работы по паразитофауне юго–запада СССР. Кишинев, 43–47.
- Дарская Н.Ф., Брагина З.С., Петров В.Г. 1970. О блохах обыкновенной полевки и землероек в связи с резкими колебаниями численности этих млекопитающих. В кн.: Переносчики особо опасных инфекций и борьба с ними. Ставрополь, 132–152.
- Дарская Н.Ф., Брюханова Л.В., Косминский Р.Б., Гусева А.А., Суркова Л.А. 1983. О методах изучения возрастного состава имаго для выявления годового цикла блох на примере *Ctenophthalmus wagneri* Tiflov. 1932 в условиях Ставропольской возвышенности. Профилактика природноочаговых инфекций. Ставрополь, 232–234.
- Джебраилов Д.Д., Коробейникова А.С., Шашникова Н.В., Сероглазов В.В. 1970. К вопросу о переживании возбудителя чумы в блохах в зимний межэпизоотический сезон. Переносчики особо опасных инфекций и борьба с ними. Ставрополь, 31–33.
- Дегтярева Л. В., Лабунец Н. Ф., Осипова С. П., Щедрин В. И. 1990. Способность некоторых видов блох обыкновенной полевки из высокогорного Дагестана передавать и сохранять возбудителя чумы. Паразитология 24 (2): 106–112.
- Дятлов А.И., Антоненко А.Д., Грижебовский Г.М., Лабунец Н.Ф. 2001. Природная очаговость чумы на Кавказе. Ставрополь, 345 с.
- Кадастр эпидемических и эпизоотических проявлений чумы на территории Российской Федерации и стран Ближнего Зарубежья. 2016. Под ред. В.В. Кутырева и А.Ю. Поповой. Саратов, Амрит, 248 с.
- Косминский Р.Б. 1976. Значение биологических особенностей отдельных видов блох при оценке их роли в поддержании природной очаговости чумы и определении главного объекта дезинфекции. Проблемы особо опасных инфекций 2: 40–43.
- Косминский Р.Б., Аветисян Г.А., Талыбов А.Н., Цихистави Ш.Г. 1966. К изучению годового цикла *Frontopsylla elata cancasica* I.et Arg., 1934 на Закавказском нагорье. Особо опасные инфекции на Кавказе, Ставрополь, 94–97.
- Косминский Р.Б., Аветисян Г.А., Нерсисян О. А. Цихистави Ш.Г., Алания Н.Н., Соловьева А.В. 1970 а. Об экологии *Ctenophthalmus teres* (Siphonaptera, Ctenophthalmidae) на Закавказском нагорье. Зоологический журнал 8: 1167–1172.
- Косминский Р.Б., Аветисян Г.А., Талыбов А. Н. 1970 б. Годовой цикл *Ctenophthalmus wladimiri* Isajeva-Gurvich, 1948, – массовых блох обыкновенных полевок на юго-востоке Закавказского нагорья. Переносчики особо опасных инфекций и борьба с ними, Ставрополь, 79–107.
- Косминский Р.Б., Аветисян Г.А., Гусева А.А., Талыбов А.Н. 1979 а. Об экологии блох *Ceratophyllus caspius* в связи с ее эпизоотологическим значением в Закавказском горном очаге чумы. Биологический журнал Армении 32 (9): 841–849.
- Косминский Р.Б., Гусева А.А., Талыбов А.Н., Аветисян Г.А. 1979 б. Об экологии *Amphipsylla rossica* Wagn, 1912 (Siphonaptera, Ceratophyllidae). Вестник зоологии 2: 48–53.
- Котти Б.К. 2018. Каталог блох (Siphonaptera) фауны России и сопредельных стран. 2-е изд. Ставрополь, Изд-во СКФУ, 128 с.
- Котти Б.К., Казакова Т.И., Казаков В.П. 1982 а. К изучению образа жизни *Ctenophthalmus golovi* в высокогорном Дагестане. Болезни с природной очаговостью на Кавказе. Ставрополь, 84–85.
- Котти Б.К., Казакова Т.И., Казаков В.П. 1982 б. К изучению образа жизни *Ctenophthalmus intermedius* в высокогорном Дагестане. Болезни с природной очаговостью на Кавказе, Ставрополь, 85–86.
- Котти Б.К., Казакова Т.И., Казаков В.П. 1985. Об экологии блох *Ctenophthalmus golovi* и *Ct. intermedius* и Дагестане Особо опасные инфекции на Кавказе. Ставрополь, 154–156.
- Крючечников В.Н. 1983. Понятие «специфический переносчик» в медицинской паразитологии. Вопросы природной очаговости болезней. Алма–Ата, 13: 56–57.
- Куницкая Н.Т., Куницкий В.Н., Гаушштейн Д.М. 1965. О размножении блох большой песчанки. Материалы научной конференции по природной очаговости чумы. Алма-Ата, Кайнар, 137–138.

- Куницкий В.Н. 1962. К пониманию экологических групп блох песчанок в связи с их значением в очагах чумы (на примере блох песчанок Закавказья). Вопросы экологии. Киев. **8**: 74–75.
- Куницкий В.Н. 1970. Очерк сравнительной экологии блох песчанок Юго-Западного Азербайджана. Переносчики особо опасных инфекций и борьба с ними. Ставрополь, 153–227.
- Куницкий В.Н., Гаушштейн Д.М. 1987. Принципы оценки плотности популяций блох. Паразитологический сборник. Л., Наука, 70–82.
- Машковский И.К., Иннокентьева Т.И., Михайлов Е.П., Якуба В.Н. 1990. К оценке эпизоотологической роли блохи *Paradoxopsyllus dashidorzhii* в Горно-Алтайском природном очаге чумы. Материалы регионального совещания противочумных учреждений по эпидемиологии, эпизоотологии и профилактике особо опасных инфекций. Куйбышев, 129–130.
- Медведев С.Г. 2002. Особенности распространения и паразито-хозяйинных связей блох (Siphonaptera). I. Энтомологическое обозрение, **81** (3): 737–753.
- Медведев С.Г. 2005. Опыт системного анализа эволюции отряда блох (Siphonaptera). СПб., ЗИН РАН, 170 с.
- Медведев С.Г. 2013. Таксономический состав и особенности фауны блох (Siphonaptera) России. Энтомологическое обозрение **92** (1): 85–101.
- Медведев С.Г., Вержуцкий Д.Б. 2019. Разнообразие блох (Siphonaptera) — переносчиков возбудителей чумы: паразит сусликов — блоха *Oropsylla silantiewi* (Wagner, 1898) (Siphonaptera, Ceratophyllidae). Паразитология **53** (4): 267–282.
- Медведев С.Г., Котти Б.К., Вержуцкий Д.Б. 2019. Разнообразие блох (Siphonaptera) – переносчиков возбудителей чумы: паразит сусликов — блоха *Citellophilus tesquorum* (Wagner, 1898). Паразитология **53** (3): 179–197.
- Морозкина Е.А., Лысенко Л.С. 1990. Блохи арчовых полевок горного Таджикистана. Современные аспекты эпиднадзора за особо опасными инфекциями. Алма-Ата, 142–144.
- Мялковская С.А. 1983. О размножении *Neopsylla setosa* в период спячки сусликов. Профилактика природноочаговых инфекций. Ставрополь, 256–257.
- Никольшин С.В. 1979. Некоторые черты годового цикла блох *Ctenophthalmus golovi* – паразита горного суслика Центрального Кавказа. Проблемы особо опасных инфекций **68** (4): 40–43.
- Новокрещенова Н.С. 1974. Эпизоотологическая характеристика блох – основных и второстепенных переносчиков чумы. Проблемы особо опасных инфекций, **5**: 78–86.
- Онищенко Г.Г., Кутырев В.В. 2004. Природные очаги чумы Кавказа, Прикаспия, Средней Азии и Сибири. М., Медицина, 192 с.
- Попов Н.В., Аникин В.В., Удовиков А.И. 2015. Оценка эпизоотологической значимости блох (Insecta, Siphonaptera) в феномене сезонности проявления чумы в степных природных очагах чумы сусликового типа Северного, Северо-Западного Прикаспия и Предкавказья. Известия Саратовского университета **15** (1): 47–55.
- Природные очаги чумы Кавказа, Прикаспия, Средней Азии и Сибири. 2004. Под ред. Г.Г. Онищенко, В.В. Кутырева. М., Медицина, 192 с.
- Соловьева А.В., Алания И.И., Косминский Р.Б. 1976. Об экологии *Ctenophthalmus (Euctenophthalmus) strigosus* Rostigayev et Soloviova, 1964 (Ctenophthamidae, Siphonaptera) на юге Закавказья. Проблемы особо опасных инфекций **5** (51): 46–49.
- Слудский А.А., Дерлято К.И., Головкин Н.Н., Агеев В.С. 2003. Гиссарский природный очаг чумы Саратов, Издательство Саратовского университета, 248 с.
- Устюжина И. М., Феоктистов А. З., Устюжин Ю. А., Тарасова О. Ф. 1974. Частота питания массовых видов блох монгольской пищухи в Тувинском очаге чумы. Чита. Доклады иркутского противочумного института **10**: 212–213.
- Якуба В. Н., Лазарева Л. А., Маевский М. П. 1983. Передача чумы блохами плоскочерепной полевки в эксперименте. Профилактика природноочаговых инфекций. Ставрополь, 282–283.
- Lundqvist L., Edler A. 1987. Dispersal in patchy environments: effect on the prevalence of small mammal ectoparasites. Folia parasitologica **34**: 357–367.
- Suter P.R. 1964. Biologie von *Echidnophaga gallinacea* (Westw.) und Vergleich mit andern Verhaltenstypen bei Flöhen, Acta Tropica **21** (3): 193–238.

A VALUE OF FLEAS (SIPHONAPTERA) IN THE NATURAL FOCI OF PLAGUE

B. K. Kotti, M. V. Zhilzova

Keywords: fleas, Siphonaptera, natural foci of plague, vectors, seasonal cycles, taxonomic diversity, gonotrophic activity, transmission of pathogen

SUMMARY

The paper discusses the role of fleas in the manifestations of plague epizootic in the territory of natural foci of Russia and adjacent states. In each focus in relation to the transmission of the pathogen, a situation arises, determined by the vital activity of several types of fleas – parasites of the main carrier. They are united by nest-type strives to parasitism, which provides a broad spread of the causative agent of plague among rodents. There is a variety of seasonal cycles of imago presence in nature and activity. The main part of natural foci are polyvectoral. The most intense epizootics in each of the foci occur during periods of high activity of feeding and reproduction of vectors.