

УДК 591.9:595.775 (479)

БЛОХИ (SIPHONAPTERA) МЛЕКОПИТАЮЩИХ И ПТИЦ НА ВОСТОЧНОМ КАВКАЗЕ

© 2020 Б. К. Котти^{ab*}, Ю. С. Артюшина^{b**}

^a ФГАОУ ВО «Северо-Кавказский федеральный университет»,
ул. Пушкина, 1, Ставрополь 355009 Россия

^b ФКУЗ «Ставропольский противочумный институт» Роспотребнадзора,
ул. Советская, 13, Ставрополь 355035 Россия

*e-mail: boris_kotti@mail.ru

**e-mail: julia_art@bk.ru

Поступила в редакцию 20.08.2020 г.

После доработки 15.09.2020 г.

Принята к публикации 17.09.2020 г.

Восточный Кавказ составляет третью часть площади горной системы Большого Кавказа. В этом своеобразном регионе отмечена богатая фауна блох, представленная 94 видами 38 родов. Это составляет свыше 62 % от общего числа видов и более 90 % общего числа родов, обнаруженных на Кавказе.

На Восточном Кавказе на млекопитающих паразитирует 78, а на птицах — 16 видов блох. К лесному высотному поясу приурочены блохи 11 видов, другие – к остепенным и опустыненным предгорьям или высокогорьям. Распределение видов блох по высотным поясам обусловлено распространением специфичных хозяев и особенностями абиотических условий.

Ключевые слова: блохи, млекопитающие, птицы, специфичность, распространение, фауна, Восточный Кавказ

DOI: 10.31857/S1234567806050065

Ранее нами были проанализированы особенности видового разнообразия и паразито-хозяйинных связей блох Западного и Центрального Кавказа (Котти, 2018; Котти и др., 2019). В настоящем сообщении обобщены результаты многолетних исследований фауны блох Восточной части Большого Кавказа.

Начало изучению фауны блох восточной части Большого Кавказа было положено в первой половине прошлого столетия (Wagner, Arguropolo, 1934; Аргиропуло, 1935, 1937). На территории южного склона Восточного Кавказа было отмечено 14 видов, из которых 1 вид и 2 подвида были новыми для науки. Они были собраны в окрестностях с. Илису Кахского района Азербайджана.

На северном склоне Восточного Кавказа первоначально было обнаружено 9 видов блох (Мирзоева, 1956). Однако позднее в предгорьях, внутренних горах и высокогорьях Дагестана был выполнен значительный объем исследований (всего было собрано 159 тыс. экз. блох), что позволило установить здесь обитание 62 видов (Шатас, 1957).

Дополнительная информация о фауне блох Восточного Кавказа была также опубликована и в первой половине 1960-х годов (Гусев и др., 1961; Лабунец, 1961; Кадацкая и др., 1962; Кадацкая, 1965).

Природные очаги чумы на территории Восточного Кавказа были впервые локализованы в 1953 г. к югу от Баку в горной местности Кобыстан, или Гобустан, расположенной между юго-восточным склоном Большого Кавказского хребта и берегом Каспия. Другие очаги чумы были обнаружены в 1970 г. на территории Терско-Сунженского междуречья, а в 1977 г. — в высокогорьях Восточного Кавказа. Это обусловило следующий этап изучения фауны блох региона, паразитирующих в основном на грызунах. Исследованиями были охвачены млекопитающие и других отрядов, а также птицы (Исаева, 1971; Губарева и др., 1978; Талыбов, 1981; Кадацкая, Сафаров, 1982; Кадацкая и др., 1985; Коржов и др., 1985; Агаева, 1987; Казакова и др., 1987; Казакова, Лабунец, 1988, 1990; Лабунец и др., 1988; Дятлов и др., 2000).

ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ

Горная система Восточного Кавказа простирается в субширотном направлении почти на 500 км (рис. 1), располагаясь на крайнем юге умеренного климатического пояса. Здесь находятся Терско-Сунженский низкогорный, Восточно-Кавказский высокогорный природные очаги чумы, а также Кобыстанский автономный участок Закавказского равнинно-предгорного очага (Кутырев, Попова, 2016). Исследования носителей и переносчиков возбудителей чумы на этих и сопредельных территориях Восточного Кавказа имеют значительное медицинское значение.

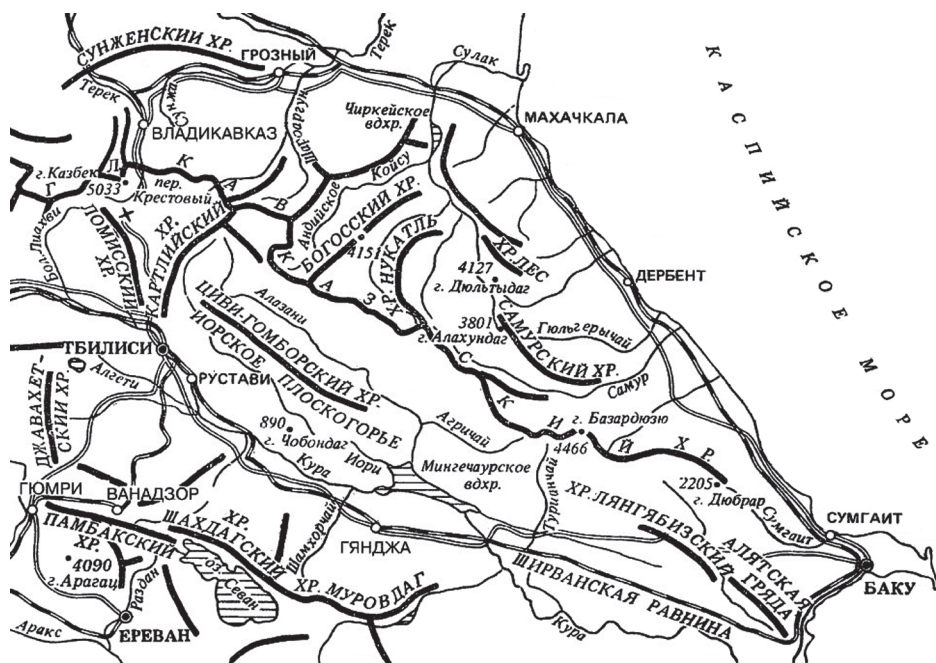


Рисунок 1. Орографическая схема Восточного Кавказа.
Figure 1. Orographic scheme of the Eastern Caucasus.

В предгорьях (высота до 1000 м над ур. м.) северного макросклона распространена лесостепная растительность. Для среднегорий (высота от 1000 до 2000 м) характерны широколиственные леса, не образующие сплошного пояса, а для высокогорий (свыше 2000 м) – субальпийские и альпийские луга. В лесостепном поясе северного склона Восточного Кавказа фоновыми видами из млекопитающих являются общественная полевка и домовая мышь. В поясе широколиственных лесов обычны мыши рода *Sylvaemus*, обыкновенная полевка, закавказский хомяк и серый хомячок, а в субальпийском – обыкновенная полевка, серый хомячок и предкавказский хомяк.

На южном макросклоне Восточного Кавказа наиболее значительную часть территории предгорий составляют полупустыни. Редколесье с аридной растительностью произрастает здесь до высоты 500–600 м над ур. м., широколиственные леса – до 2300 м, выше которого расположен пояс субальпийских и альпийских лугов. Фоновыми видами в полупустынях являются краснохвостая песчанка, малоазийский и малый тушканчики, общественная полевка и серый хомячок. Многочисленны и широко распространены в аридном редколесье также общественная полевка и домовая мышь. В широколиственных лесах ядро териофауны составляют мыши рода *Sylvaemus*, лесная соя, полчок, кустарниковая полевка. На субальпийских лугах наиболее многочисленна обыкновенная полевка. Широко распространены дагестанская и водяная полевки, а также мыши рода *Sylvaemus*.

Исследования фауны Восточного Кавказа представляют большой интерес. Различные условия обитания млекопитающих и птиц на территории Восточного Кавказа обуславливают и значительное разнообразие видового состава блох. Обширные безлесные пространства населены разнообразными млекопитающими и птицами, роющими норы и устраивающими в них гнезда или использующими норы других теплокровных хозяев. Некоторые из животных – обитателей лугов и степей – строят гнезда на поверхности земли. Лесные биотопы дают возможность обитания в них животных, гнезда которых помещаются в дуплах или среди ветвей. Особые условия обитания для зверей, птиц и их эктопаразитов создают многочисленные скальные участки и осыпи.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Основу настоящей работы составляют материалы, собранные авторами на Восточном Кавказе в период с 1978 по 1990 г. в 20 пунктах, расположенных на высоте от 300 до 2700 м над ур. м. В общей сложности была определена видовая принадлежность около 100 тысяч экз. блох, собранных с 23 тысяч зверьков, а также обнаруженных в результате обследования 410 гнезд млекопитающих и птиц.

С 1978 по 1981 г. совместно со специалистами Дагестанской противочумной станции были изучены популяции обыкновенной и водяной полевок, серого хомячка и других мелких млекопитающих. Работы проводились в субальпийском и альпийском высотных поясах на высоте 2300–2700 м над ур. м. Места сбора находились севернее Самурского хребта в окрестностях горы Кокмадаг на территории Кулинского и Агульского районов Дагестана. Кроме того, отдельные сборы блох и их хозяев были выполнены в среднегорьях – в долине р. Самур (Ахгынский и Рутульский районы) и в предгорьях – на северном склоне Гимринского хребта (Буйнакский р-н).

В 1984–1990 гг. осуществлены экспедиционные выезды в Кобыстан, Алазань-Агричайскую долину, крайнюю северо-восточную часть Большого Кавказа (Кубинский и Кусарский районы Азербайджана).

Ряд сведений о фауне блох Восточного Кавказа был получен при работе с коллекционными фондами и архивными материалами Ставропольского научно-исследовательского противо-

чумного института, Зоологического института РАН (ЗИН РАН), Азербайджанской и Дагестанской противочумных станций.

По степени специфичности паразитов в выборе выделяют блох, паразитирующих на хозяевах одного вида (моноксенные, или ультраспецифичные паразиты) и нескольких видах из одного рода (олигоксенные паразиты). Кроме того, среди видов блох представлены плейоксенные паразиты, имеющие основных хозяев из нескольких родов одного семейства, а также поликсенные паразиты, хозяева которых принадлежат к разным семействам, отрядам или даже классам (Балашов, 2000).

Ниже названия птиц и млекопитающих приведены по специальным руководствам (Степанян, 2003, Лисовский и др., 2019). Сведения о населении птиц и млекопитающих Восточного Кавказа изложены на основании материалов ряда публикаций (Исаков и др., 1966; Темботов, 1972; Темботов, Казаков, 1982; Соколов, Темботов, 1989; Белик, 2013; Джамирзоев и др., 2017).

СПЕЦИФИЧНОСТЬ СВЯЗЕЙ БЛОХ С ХОЗЯЕВАМИ

Восточный Кавказ составляет третью часть площади всего Кавказа. Однако отряд блох в этом регионе представлен 94 видами, что составляет свыше 62 % от общего числа видов, известных на Кавказе в целом.

Блохи млекопитающих

На Восточном Кавказе обитает более 90 видов млекопитающих (Шидловский, 1976; Эйгелис, 1980; Темботов, Казаков, 1982; Соколов, Темботов, 1989), из которых меньше половины – 44 вида грызунов, насекомоядных, рукокрылых и хищных служат хозяевами блох.

Блохи *Hystrichopsylla talpae* (Curtis, 1826) и *H. satunini* Wagner, 1916 в субальпийском и альпийском высотных поясах паразитируют на полевках подсем. Arvicolinae, а в лесном – также и на кротах (Talpidae).

Насекомоядные, распространенные на Восточном Кавказе, служат основными хозяевами для 10 видов блох. В среднегорьях и высокогорьях на малом (*Talpa levantis* Thomas) и кавказском (*T. caucasica* Satunin) кротах паразитирует блоха *Palaeopsylla alpestris* Argyropulo, 1946, а на южном (*Erinaceus romanicus* Barrett-Hamilton) и ушастом [*Hemiechinus auritus* (Gmelin)] ежах – блоха *Archaeopsylla erinacei* (Bouché, 1835).

Блохи *Doratopsylla dampfi* Argyropulo, 1935 и *Palaeopsylla gromovi* Argyropulo, 1934 также распространены в среднегорьях и высокогорьях, где обитают и их хозяева – 2 вида буроzubок рода *Sorex* и кутора Шелковникова (*Neomys teres* Miller). Блохи *Lep-topsylla algira* J. et R., 1911 и *L. sexdentata* (Wagner, 1930) паразитируют на белозубках рода *Crocidura*, распространенных на значительной части территории Восточного Кавказа.

Сведения о паразито-хозяйственных связях блох сем. Ischnopsyllidae, являющихся специфическими эктопаразитами рукокрылых, на Восточном Кавказе остаются в значительной степени неполными. Блоха *Rhinolophopsylla unipectinata* (Taschenberg, 1880) обнаружена на большом подковоносе *Rhinolophus mehelyi* Matschie. Вероятно, этот вид блох паразитирует в регионе и на остальных видах подковоносов. Ночницы рода *Myotis* являются хозяевами блох *Ischnopsyllus intermedius* (Roths., 1898) и *I. dolosus* Dampf, 1912. Паразитами бурого ушана (*Plecotus auritus* L.) является блоха *Nycteridopsylla pentactena* (Kolenati, 1856), обнаруженная также на нетопыре-карлике [*Pipistrellus pipistrellus* (Schreber)]. На зверьках последнего вида найдены еще 2 других представителя рода *Nycteridopsylla* – *N. eusarca* Dampf, 1908 и *N. pentactena*.

Нетопырь Натузиуса [*Pipistrellus nathusii* (Keyserling et Blasius)] – основной прокормитель блохи *Ischnopsyllus variabilis* (Wagner, 1898), а различные виды вечерниц рода *Nyctalus* – основные хозяева блохи *I. elongatus* (Curtis, 1832). На позднем кожане [*Eptesicus serotinus* (Schreber)] паразитирует блоха *I. intermedius*, а на двухцветном кожанке (*Vespertilio murinus* L.) – *I. obscurus* (Wagner, 1898). Можно предположить, что перечисленные выше 10 видов сем. Ischnopsyllidae на Восточном Кавказе распространены, как и их хозяева, в предгорьях и среднегорьях.

На Восточном Кавказе девять видов отряда хищных известны как основные хозяева для блох девяти видов. *Pulex irritans* – блоха, поражающая зверей из семейств псовых (Canidae), куньих (Mustelidae) и кошачьих (Felidae). Паразитами волка (*Canis lupus* L.), обыкновенной лисицы [*Vulpes vulpes* (L.)] и барсука [*Meles meles* (L.)] являются три вида блох: *Chaetopsylla globiceps* (Tasch., 1880) и *C. trichosa* Kohaut, 1903, а также *Echidnophaga popovi* Ioff et Argyropulo, 1934. Специфическим паразитом барсука является блоха *Paraceras melis*. На лесной [*Martes martes* (L.)] и каменной [*M. foina* (Erleben)] куницах паразитирует *Chaetopsylla rothschildi*. *C. hyaenae* отмечается на буром медведе (*Ursus arctos* L.).

Блоха хищных *Ctenocephalides felis* (Bouché, 1835) на Восточном Кавказе отмечается, главным образом, на домашней кошке (*Felis catus* L.), а другой вид этого рода – *C. canis* (Curtis, 1826) – на домашней собаке (*Canis familiaris* L.).

Грызуны, самый богатый видами отряд млекопитающих, на Восточном Кавказе служат основными хозяевами для 56 видов блох, что составляет более половины всех видов блох местной фауны. Многие из этих блох обитают на широком круге хозяев, включающем представителей разных семейств, но относящихся к одной экологической группе грызунов. Такие хомяковые, как общественная полевка [*Microtus socialis* (Pallas)], и такие мышинные, как краснохвостая песчанка (*Meriones erythrorurus* Gray), населяют ксерофитные биотопы. Общим паразитом общественной полевки и краснохвостой песчанки является блоха *Rhadinopsylla ucrainica* Wagner et Argyropulo, 1934. Для таких степных хомяковых, как полевки и собственно хомяки, а также для малого суслика (*Spermophilus pygmaeus* Menetries) из семейства беличьих общими является *Ctenophthalmus orientalis* (Wagner, 1898). Блоха *Ceratophyllus sciurorum* (Schrank, 1893) паразитирует на персидской (*Sciurus anomalus* Gmelin) белке, а также на лесной соне [*Dryomys nitedula* (Pallas)] и полчке [*Glis glis* (L.)], тоже ведущих древесный образ жизни.

Представители семейства беличьих служат основными хозяевами для девяти видов блох. В частности, на малом суслике в северных предгорьях паразитируют такие виды блох как *Oropsylla idahoensis* (Baker, 1904), *Citellophilus tesquorum* (Wagner, 1898), *Frontopsylla semura* Wagner et Ioff, 1926 *Neopsylla setosa* (Wagner, 1898), и *Ctenophthalmus orientalis* (Wagner, 1898). В числе редко встречающихся видов блох – паразит лесной сони и полчка – блоха *Myoxopsylla jordani* Ioff et Argyropulo, 1934.

Среди пятипалых тушканчиков (Allactagidae) следует отметить малого [*Allactaga elater* (Lichtenstein)] и малоазийского (*A. euphratica* Thomas) тушканчиков, служащих основными хозяевами для *Ophthalmopsylla volgensis* (Wagner et Ioff, 1926), *Mesopsylla apscheronica* Wagner et Argyropulo, 1934 и *Frontopsylla macrophthalma* (J. et R., 1915).

Различные виды хомяковых (Cricetidae) отмечены в качестве хозяев для блох более 40 видов. Некоторые представители подсемейств Cricetinae и Arvicolinae являются

хозяевами одних и тех же видов блох. Так, например, в высокогорье Восточного Кавказа в смешанных поселениях обыкновенной [*Microtus arvalis* (Pallas)] и водяной (*Arvicola terrestris* L.) полевков, а также предкавказского хомяка [*Mesocricetus raddei* (Nehring)] и серого хомячка [*Cricetulus migratorius* (Pallas)] обитают такие блохи как *Callopsylla caspia* (Ioff et Argyropulo, 1934), *Megabothris turbidus* (Rothschild, 1909), *Frontopsylla caucasica* Ioff et Argyropulo, 1934., *Ctenophthalmus golovi* Ioff et Tiflov, 1930 и *C. intermedius* Argyropulo, 1935. Данные паразито-хозяйные сообщества служат немаловажным фактором передачи возбудителя чумы между различными видами грызунов и блох на территории Восточно-Кавказского высокогорного природного очага чумы.

Примеры ультраспецифичных видов блох можно указать среди паразитов хомячьих (подсем. Cricetinae). Только на сером хомячке паразитирует блоха *Amphipsylla schelkovnikovii* Wagner, 1909. У предкавказского хомяка *Mesocricetus raddei* (Nehring, 1894) и закавказского хомяка – *Mesocricetus brandti* (Nehring, 1898) общие виды блох – *Ctenophthalmus rettigi* Rothschild, 1908 и *C. acuminatus* Ioff et Argyropulo, 1934.

Полевки различных видов служат общими хозяевами отдельных видов блох. Например, основным хозяином блохи *Nosopsyllus consimilis* (Wagner, 1898) являются обыкновенная, кустарниковая и общественная полевки, блохи *Ctenophthalmus schuriscus* Ioff, 1940 – обыкновенная и кустарниковая полевки, а *C. shovi* Rostigayev, 1948 – эти же виды и гудаурская полевка. В ряде мест Восточного Кавказа характерным паразитом водяной полевки является *Megabothris walkeri* (Roths., 1902).

На территории Восточного Кавказа обитают два вида подземных полевков (подрод *Terricola* Fatio) рода *Microtus*: кустарниковая (*Microtus majori* Thomas) и дагестанская (*M. daghestanicus* Shidlovsky). Данные виды не различимы по признакам строения, что затрудняет и характеристику особенностей их паразитофауны. В целом на территории Восточного Кавказа подземные полевки служат хозяевами для следующих 12 видов блох: *Megabothris turbidus* и *Nosopsyllus consimilis*; *Amphipsylla rossica* Wagner, 1912 и *Frontopsylla caucasica*, *Ctenophthalmus schuriscus*, *C. shovi*, *C. wagneri*, *C. dagestanicus* Rostigayev, 1967, *C. golovi*, *Rhadinopsylla caucasica*, *Stenoponia ivanovi* и *Hystrihopsylla satunini*. Однако из перечисленных видов только *Ctenophthalmus dagestanicus* является специфичным паразитом полевков этого подрода.

Обыкновенная полевка [*Microtus arvalis* (Pallas)] – широко распространенный степной и луговой грызун. На Восточном Кавказе этот вид – основной хозяин для блох 18 видов, среди которых можно указать монокозенного паразита *Amalaraeus dissimilis* (Jordan, 1938). Повсеместно, кроме высокогорий, на обыкновенной полевке паразитирует только один вид блох – *Nosopsyllus consimilis*.

Гудаурская (*Chionomys gud* Satunin) полевка на Восточном Кавказе является основным хозяином для блох *Callopsylla saxatilis* (Ioff et Argyropulo, 1934), *C. kazbegiensis* Goncharov, 1980, *Amphipsylla kuznetzovi* Wagner, 1912, *Paradoxopsyllus hesperius* Ioff, 1946, *Ctenophthalmus chionomydis* Ioff et Rostigayev, 1950 и *Paraneopsylla dampfi* Ioff, 1946.

В фауне Восточного Кавказа представлено шесть видов мышинных (Muridae). Из девяти видов блох, отмеченных на зверьках этого семейства, четыре приурочены к грызунам подсем. Murinae. Для мышей родов *Sylvaemus*, *Apodemus* и *Mus* это блохи *Leptopsylla taschenbergi* (Wagner, 1898), *Nosopsyllus mokrzecky* (Wagner, 1916) и *L. segnis* (Schönherr, 1811). Фауна блох синантропного грызуна, серой крысы [*Rattus norvegicus*

(Berkenhout)] на Восточном Кавказе представлена двумя видами: *Nosopsyllus fasciatus* (Bosc, 1800) и *Xenopsylla cheopis* (Roths., 1903).

Из подсемейства песчанковых (Gerbillinae) на Восточном Кавказе обитает только красноклещевая песчанка, которая населяет его юго-восточные предгорья. Здесь отмечены блохи *Xenopsylla conformis*, *Nosopsyllus laeviceps* Wagner, 1909, *Stenoponia tripectinata* (Tiraboschi, 1902), *Rhadinopsylla ucrainica* Wagner et Argyropulo, 1934 и *Coptopsylla caucasica* Isayeva-Gurvich, 1950.

Таким образом, из 95 видов блох млекопитающих фауны Большого Кавказа около половины составляют моноксенные паразиты. Значительная часть (31 %) видов блох специфичны для видов из одного или нескольких семейства хозяев. Значительно меньше (17 %) видов блох, которые являются олигоксенными паразитами.

Блохи птиц

На Восточном Кавказе и прилежащих к нему территориях гнездится свыше 200 видов птиц (Портенко, 1958; Белик, 2013; Джамирзоев и др., 2017). 16 видов из четырех родов блох паразитирует на различных видах птиц из отрядов голубеобразные (Columbiformes) и воробьинообразные (Passeriformes).

Воробьинообразные составляют подавляющее большинство видов авифауны Восточного Кавказа. На них паразитируют блохи 11 видов, из которых пять являются обитателями хорошо защищенных многолетних гнезд ласточек (Hirundinidae). При этом только блоха *Ceratophyllus styx* Roths., 1900 является моноксенным паразитом береговушки [*Riparia riparia* (L.)]. Такие виды блох, как *C. farreni* Roths., 1905, *C. rusticus* Wagner, 1903, *C. caliotus* Jordan, 1936, *C. hirundinis* (Curtis, 1826) паразитируют на воронке (*Delichon urbica* L.).

Среди паразитов других представителей воробьинообразных следует отметить блоху *Frontopsylla frontalis alata* Fedina, 1946, обитающей в норах каменки-плясуни.

Гнезда хозяев блохи *Ceratophyllus gallinae* (Schrank, 1803) (например, таких как большая синица (*Parus major* L.) расположены в дуплах. Блоха *C. fringillae* (Walker, 1856) обитает в гнездах птиц из травы и веток, расположенных в постройках человека или над поверхностью земли. Среди их хозяев следует отметить полевого [*Passer montanus* (L.)] и домового [*P. domesticus* (L.)] воробьев, а также скворца (*Sturnus vulgaris* L.). В гнезде сизого голубя (*Columba livia* Gmelin) из голубеобразных под крышей жилого дома отмечена блоха *Callopsylla gemina* (Ioff, 1946).

Такие виды как *Ceratophyllus garei* Roths., 1902, *C. frigoris* Darskaya, 1950, *C. vagabundus* (Bohemann, 1866) и *C. borealis* Roths., 1907 поражают птиц, устраивающих гнезда на земле, в трещинах скал и среди камней. Среди таковых следует отметить горихвостку-чернушку [*Phoenicurus ochruros* (S.G. Gmelin)], горную трясогузку [*Motacilla cinerea* Tunstall] и пестрого каменного дрозда [*Monticola saxatilis* (L.)].

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ВИДОВ БЛОХ НА ТЕРРИТОРИИ ВОСТОЧНОГО КАВКАЗА

Из 41 рода блох, известных на территории Кавказа, в его восточной части отсутствуют роды *Caenopsylla*, *Phaenopsylla*, *Araeopsylla* и *Wagnerina*, виды которых распространены на юге Закавказья. Однако по общему числу видов Восточный Кавказ превосходит фауны Центрального и Западного Кавказа. Всего для Кавказа указано

девять видов-эндемиков, один из которых – *Ctenophthalmus intermedius*, распространен только на Восточном Кавказе.

Наиболее широко, от предгорий до альпийского высотного пояса, распространены паразиты хищных млекопитающих – блохи *Pulex irritans*, *Chaetopsylla trichosa*, *C. globiceps* и *Paraceras melis*. В нескольких высотных поясах представлены такие паразиты мелких млекопитающих как блохи *Megabothris turbidus*, *Amphipsylla rossica*, *A. schelkovnikovi*, *Leptopsylla taschenbergi*, *Ctenophthalmus proximus* и *C. intermedius*.

В лесостепном поясе северного макросклона Восточного Кавказа своеобразна фауна блох малого суслика. Она представлена такими видами как *Oropsylla idahoensis*, *Citellophilus tesquorum*, *F. semura*, *Neopsylla setosa*, и *Ctenophthalmus orientalis*. В полупустынной зоне южного макросклона выделяется фауна краснохвостой песчанки. Ее составляют такие виды как *Xenopsylla conformis*, *Coptopsylla caucasica*, *Nosopsyllus consimilis*, *N. laeviceps*, *Ctenophthalmus secundus*, *Rhadinopsylla ucrainica* и *Stenoponia tripectinata*.

Значительная часть видов встречаются на обоих макросклонах: *Echidnophaga popovi*, *E. gallinacea*, *Archaeopsylla erinacei*, *Xenopsylla cheopis*, *Nosopsyllus fasciatus*, *Megabothris walkeri*, *Ophthalmopsylla volgensis*, *Frontopsylla macrophthalma*, *Mesopsylla apscheronica*, *Ctenophthalmus acuminatus*, *C. secundus*, *C. wagneri*, *R. ucrainica*, *N. setosa* и *Stenoponia tripectinata*.

Среди обитателей лесного пояса следует отметить блох хищных, летучих мышей, ряда видов грызунов и птиц. Это, в частности, *Chaetopsylla rothschildi*, *Myoxopsylla jordani*, *Ceratophyllus sciurorum*, *C. gallinae*, *C. fringillae*, *C. pullatus*, *C. tribulis*, *Dasyopsyllus gallinulae*, *Paradoxopsyllus gussevi*, *Peromyscopsylla bidentata*, *Leptopsylla algira*, *L. nana* и *Ctenophthalmus rettigi*.

Преимущественно к субальпийскому поясу и альпийским лугам приурочены такие паразиты птиц и млекопитающих как *Chaetopsylla hyaenae*, *Callopsylla caspia*, *C. kazbegiensis*, *C. gemina*, *Ceratophyllus calioetes*, *C. rusticus*, *Amalaraeus dissimilis*, *Paradoxopsyllus hesperius*, *Frontopsylla caucasica*, *Amphipsylla kuznetzovi*, *Leptopsylla sexdentata*, *Ctenophthalmus chionomydis*, *C. golovi*, *C. schuriscus*, *C. shovi*, *C. dagestanicus*, *Palaeopsylla gromovi*, *P. alpestris*, *Doratopsyll dampfi*, *Rhadinopsylla caucasica*, *Paraneopsylla dampfi*, *Neopsylla pleskei*, *Stenopoinia ivanovi*, *Hystrichopsylla talpae* и *H. satunini*.

БЛОХИ В ПРИРОДНЫХ ОЧАГАХ ЧУМЫ НА ТЕРРИТОРИИ ВОСТОЧНОГО КАВКАЗА

Основным носителем возбудителя чумы на территории Терско-Сунженского низкорного природного очага является малый суслик. Эпизоотии среди сусликов происходят в весеннее-летний период, то есть во время наибольшей гонотрофической активности ряда видов блох. Основным переносчиком в этом очаге служит блоха *Citellophilus tesquorum*. Максимум численности этого вида блох приходится на период массового расселения молодых зверьков. Это характерно для многих других сусликовых природных очагов (Медведев и др., 2019). Наиболее высокая численность другого вида переносчика – блохи *Neopsylla setosa*, в этом очаге отмечается ранней весной во время пробуждения сусликов от спячки. Большинство самок обоих видов откладывают яйца весь период активной жизни хозяина. Весной интенсивно питаются

и размножаются имаго других переносчиков возбудителя чумы – блох *Frontopsylla semura* и *Oropsylla idahoensis*.

Закавказский равнинно-предгорный очаг занимает территорию Куринской низменности и прилежащих юго-западных предгорий Большого Кавказа. Границы очага совпадают с границами ареала краснохвостой песчанки, основного носителя чумы в очаге. Этот грызун – главный хозяин блох *Xenopsylla conformis*, *Nosopsyllus laeviceps*, *N. iranensis*, *Stenoponia tripectinata*, *Coptopsylla caucasica*, *Rhadinopsylla cedestis* и *Rh. ucrainica*. Основным переносчик в очаге – *Xenopsylla conformis* (Котти, Жильцова, 2019). На долю имаго этого вида приходится наибольшее число штаммов чумы, выделенных во время эпизоотий в Кобыстане в теплое время года. В холодный период в трансмиссии чумы первостепенное значение имеет *Nosopsyllus laeviceps*, активно паразитирующий в это время. Остальные, перечисленные выше, виды тоже принимают участие в передаче возбудителя. Одно из важных мест при этом занимают блохи рода *Rhadinopsylla*. Во многих других песчаночьих очагах эти паразиты играют заметную роль в трансмиссии чумы (Медведев и др., 2020).

На территории Восточно-Кавказского высокогорного очага среди паразитов обыкновенной полевки указываются такие виды блох как *Callopsylla caspia*, *Megabothris turbidus*, *Amalaraeus dissimilis*, *Nosopsyllus consimilis*, *Frontopsylla caucasica*, *Stenophthalmus golovi*, *C. intermedius*, *C. schuriscus*, *Rhadinopsylla caucasica*, *Hystrichopsylla talpae*, *H. satunini* и *Stenoponia ivanovi*. В этом очаге чумы от каждого из доминирующих видов блох основного носителя выделено число штаммов, соответствующее количеству исследованных экземпляров блох (*C. intermedius* – 24.2 %, *F. caucasica* – 17.5 %, *Callopsylla caspia* – 16.6 %). Эпизоотии наиболее интенсивно протекают в августе, когда наблюдается наибольшая гонотрофическая активность этих видов (Казаков, Казакова, 2002).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Среди видов блох фауны Восточного Кавказа преобладают паразиты грызунов, в несколько раз по числу видов меньше блох – паразитов хищных, рукокрылых и насекомыхядных.

Более половины видов блох широко распространены на территории Восточного Кавказа. Среди хозяев видов блох с узкими региональными ареалами представлены как виды также с узкими ареалами, так и с широкими. Распределение видов блох по высотным поясам на Восточном Кавказе имеет свои особенности. Нигде более на Большом Кавказе не встретить такого значительного числа видов блох, характерных для полупустынной и степной природных зон. Можно указать примеры, когда одни и те же виды блох сменяют хозяев в зависимости от высотного пояса; в других случаях, напротив, изменяется видовой состав блох. В целом широкий спектр условий, наличие локальных преград, свойственных горным ландшафтам, способствует формированию на Восточном Кавказе разнообразной фауны блох.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена на базе коллекций Зоологического института РАН (ЗИН РАН) (УФК ЗИН рег. № 2-2.20) и Ставропольского ФКУЗ «Ставропольский противочумный

институт) Роспотребнадзора, при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант 19-04-00759).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аргиропуло А.И. 1935. Блохи (Aphaniptera) Закавказья. Определительные таблицы. Труды Азербайджанского института микробиологии и эпидемиологии 5 (1): 119–216.
- Аргиропуло А.И. 1937. Материалы к познанию эктопаразитов Кавказа. III. О коллекции Aphaniptera из Кахского и Закатальского районов Азербайджана. Труды Азербайджанского филиала АН СССР. Сек. Зоол. Баку. 20: 87–101.
- Балашов Ю.С. 2000. Термины и понятия, используемые при изучении популяций и сообществ эктопаразитов. Паразитология 34 (5): 361–370.
- Белик В.П. 2013. Орниттогеографические связи и районирование Большого Кавказа. Стрепет 11 (1): 5–88.
- Дарская Н.Ф. 1964. К сравнительной экологии птичьих блох рода *Ceratophyllus* Curt., 1832. В кн.: Беклемишев В.Н., Тифлов В.Е. В сб.: Эктопаразиты. М., Издательство МГУ. 4: 31–180.
- Джамирзоев Г.С., Перезовов А.Г., Комаров Ю.Е., Тильба П.А., Мнацеканов Р.А., Караваев А.А., Букреев С.А., Пшегусов Р.Х., Гизатулин И.И., Поливанов В.М., Витович О.А., Хубиев А.Б. 2014. Птицы заповедников и национальных парков Северного Кавказа. В сб.: Труды заповедника «Дагестанский» 8 (1). Махачкала, Издательство «Geo Photo», 428 с.
- Исаева Э.В. 1971. Обзор фауны блох (Siphonaptera) Азербайджана. Проблемы особо опасных инфекций 1 (17): 177–195.
- Исаков Ю.А., Зимина Р.П., Панфилов Д.В. 1966. Животный мир. В сб.: Герасимов А.П. (ред.). Кавказ. М., Наука, 256–304.
- Кадацкая К.П. 1965. Новый для фауны Большого Кавказа вид блохи *Ceratophyllus geminus* Ioff, 1946. Известия АН Аз.ССР. Серия биология. Баку 4: 107–108.
- Кадацкая К.П. 1969. Экология блох краснохвостой песчанки южных предгорий Большого Кавказа в связи с их ролью в эпизоотологии чумы. Автореф. дис. канд. биол. наук. Саратов, 20 с.
- Кадацкая К.П., Сафаров Ш.М. 1982. Новые виды блох для фауны азербайджанской части Большого Кавказа. В кн.: Болезни с природной очаговостью на Кавказе. С. 66.
- Кадацкая К.П., Щирова Л.Ф., Гасанов С.З. 1985. Блохи обыкновенной полевки в Азербайджане В сб.: Актуальные вопросы эпиднадзора в природных очагах чумы. Ставрополь, 2– 8.
- Казаков В.П., Казакова Л.И. 2002. О значении некоторых видов блох грызунов горного Дагестана в хранении и передаче возбудителя чумы. В сб.: Сборник научных трудов Дагестанской противочумной станции. Махачкала, 44–49.
- Котти Б.К. 2005. К зоогеографии Кавказа. В сб.: Лиховид А. А., Рахилин В. К. (ред.) Современная биогеография. Москва-Ставрополь: ИЕЕТ РАН, Издательство СГУ, 216–223.
- Котти Б.К. 2011. Значение блох в природных очагах чумы на Кавказе. Медицинская паразитология и паразитарные болезни 4: 28–30.
- Котти Б.К. 2014. Видовое разнообразие блох (Siphonaptera) Кавказа. Ставрополь, Издательство Северо-Кавказского федерального университета, 132 с.
- Котти Б.К., Котова Е.Г. 2014. Фауна блох (Siphonaptera) млекопитающих междуречья Малой Лабы и Белой. Медицинская паразитология и паразитарные болезни 1: 35–37.
- Котти Б.К. 2018. Распространение и специфичность паразито-хозяйинных связей блох (Siphonaptera) на Центральном Кавказе. Паразитология 52 (6): 463–475.
- Котти Б.К., Жильцова М.В. 2019. Значение блох (Siphonaptera) в природных очагах чумы Паразитология 53 (6): 504–514.
- Котти Б.К., Стахеев В.В., Жильцова М.В. 2019. Медицинская паразитология и паразитарные болезни. 2: 30–36.
- Крыжановский О.Л. Состав и распространение энтомофаун земного шага. М.: КМК, 2002, 237 с.
- Лабунец Н.Ф., Дегтярева Л.В. 1988. О блохах летучих мышей на Северном Кавказе. Паразитология 19 (3): 177–180.
- Лисовский А.А., Шефтель Б.И., Савельев А.П., Ермаков О.А., Козлов Ю.А., Смирнов Д.Г., Стахеев В.В., Глазов Д.М. 2019. Млекопитающие России. Список видов и прикладные аспекты. Москва, 193 с.
- Матюшкин Е.Н. 1972. Смешанность териофауны Уссурийского края: ее общие черты, исторические корни и современные проявления в сообществах Среднего Сихотэ-Алиня. В сб.: Россолимо О.Л., Долгов В.А. (ред.). Сборник трудов Зоологического музея МГУ. М., МГУ, 13: 86–144.

- Медведев С.Г., Котти Б.К. 2011. Пути формирования фауны блох (Siphonaptera) Кавказа. *Паразитология* 45 (6): 470–487.
- Медведев С.Г., Котти Б.К. 2012. Паразито-хозяйинные связи и пути формирования фауны блох (Siphonaptera) Кавказа. *Энтомологическое обозрение* 91 (4): 714–734.
- 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.
- Медведев С. Г., Вержуцкий Д.Б., Котти Б.К. 2020. Разнообразие переносчиков возбудителя чумы: полигостальные паразиты – блохи рода *Rhadinopsylla* Jordan et Rothschild, 1911 (Siphonaptera: Hystrichopsyllidae). *Паразитология* 54 (3): 205–231.
- Онищенко Г.Г., Кутырев В.В. 2004. Природные очаги чумы Кавказа, Прикаспия, Средней Азии и Сибири. М., Медицина, 192 с.
- Павлинов И.Я., Лисовский А.А. 2012. Млекопитающие России: систематико-географический справочник. М., Товарищество научных изданий КМК, 604 с.
- Портенко Л.А. 1958. Систематический обзор животных Кавказского перешейка. II. Птицы – Aves. *Животный мир СССР*. М.-Л.: Издательство АН СССР, 220–260.
- Кутырев В.В., Попова А.Ю. 2016. Кадастр эпидемических и эпизоотических проявлений чумы на территории Российской Федерации и стран ближнего зарубежья (с 1876 по 2016 год). Саратов: ООО «Амирит», 248 с.
- Соколов В.Е., Темботов А.К. 1989. Млекопитающие Кавказа. Насекомоядные. М., Наука, 547 с.
- Степанян Л.С. 2003. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области). М., Академкнига, 808 с.
- Темботов А.К. 1972. География млекопитающих Северного Кавказа. Нальчик, Эльбрус, 245 с.
- Темботов А.К., Казаков Б.А. 1982. Позвоночные широтных зон и высотных поясов Северного Кавказа. В кн.: Темботов А.К. (ред.). *Ресурсы живой фауны*. Ростов, Издательство Ростовского университета, 2: 37–102.
- Тифлов В.Е., Скалон О.И., Ростигаев Б.А. 1977. *Определитель блох Кавказа*. Ставрополь, Ставропольское книжное издательство, 278 с.
- Шидловский М.В. 1976. *Определитель грызунов Закавказья*. Тбилиси, Мецниереба, 255 с.
- Jurik M. 1974. Bionomics of fleas in bird's nests in the territory of Czechoslovakia. *Acta Scientiarum Naturalium Brno*. 8 (10): 1–54.
- Wagner J., Argypopulo A.I. 1934. Aphanipteren fauna des Azerbeidschan (ostlicher Teil Transkaukasiens) nebst Bemerkungen uber die Gattung *Nosopsyllus* Jord. *Zeitschrift fur Parasitenkunde* 7 (2): 217–232.

FLEAS (SIPHONAPTERA) OF MAMMALS AND BIRDS IN THE EASTERN CAUCASUS

B. K. Kotti, J. S. Artyushina

Key words: fleas, mammals, birds, host specificity, distribution. fauna, Eastern Caucasus

SUMMARY

A total of 94 flea species were revealed in the territory of the Eastern Caucasus. 16 of these species are parasites of birds, others are mammal parasites. Among 41 genera of the Caucasian fauna only *Caenopsylla*, *Phaenopsylla*, *Wagnerina*, and *Araeopsylla*, inhabiting the south of the Caucasus, are absent in the Great Caucasus. Parasites of some birds and carnivorous mammals, insectivores, and rodents are found from lowlands to highlands. A number of species, such as representatives of the genus *Callopsylla*, are associated with highlands, while other fleas are limited in distribution by semi-desert and steppe foothills and midlands, and are absent in the subalpine and alpine belts. Their main hosts can inhabit a wide range of heights or their distribution is limited.