

СОДЕРЖАНИЕ

Том 55, № 5, 2021

- Генетический полиморфизм трематод *Leucochloridium paradoxum* на территории Ленинградской области по фрагменту митохондриального гена *cox1* 355
Усманова Р. Р., Токмакова А. С., Лопатина О. Д., Прохорова Е. Е.
- Мезпопуляционные различия блох (Siphonaptera) в трансмиссии чумного микроба 362
Базанова Л. П., Вержуцкий Д. Б.
- Гостальная приуроченность основного переносчика возбудителя чумы блох *Nosopsyllus laeviceps* (Siphonaptera) на территории южной части Прикаспийского песчаного природного очага чумы 387
Ермолова Н. В., Артюшина Ю. С., Лазаренко Е. В., Бамматов Д. М., Григорьев М. П., Климова Л. И., Сурхаев Д. Б., Халидов А. Х.
- Блохи (Siphonaptera) грызунов Восточно-Кавказского высокогорного природного очага чумы 398
Котти Б. К., Климова Л. И., Ермолова Н. В., Артюшина Ю. С., Бамматов Д. М.
- Природно-очаговые инфекции, переносимые клещами: эпизоотологическое обследование Тункинского района Республики Бурятия 408
Мельникова О. В., Адельшин Р. В., Бадмажапов М. Г., Бондарюк А. Н., Лопатовская К. В., Сидорова Е. А., Трушина Ю. Н., Яковчиц Н. В., Аюгин Н. И., Андаев Е. И.
- Гамазовые клещи (Acari: Parasitiformes: Gamasina) грызунов долинно-предгорной зоны Иссык-Кульской котловины (Северный Тянь-Шань) 423
Юлдашева А. М., Станюкович М. К., Федорова С. Ж.
- Потери науки
Combes Claude (22 июля 1935 г. – 8 июля 2021 г.) 435
Атаев Г. Л., Галактионов К. В.

CONTENTS

Vol 55, No. 5, 2021

- Genetic variability of *Leucochloridium paradoxum* trematodes from the Leningrad Region with the use of the mitochondrial cytochrome oxidase subunit 1 (*cox1*) gene fragment 355
Usmanova R. R., Tokmakova A. S., Lopatina O. D., Prokhorova E. E.
- Interpopulation differences of fleas (Siphonaptera) in the transmission of plague pathogen 362
Bazanova L. P., Verzhutsky D. B.
- Host preferences of *Nosopsyllus laeviceps* (Siphonaptera), the main vector of flea plague on the territory of the southern part of the Caspian sandy natural plague focus 387
Ermolova N. V., Artyushina Yu. S., Lazarenko E. V., Bammatov D. M., Grigoriev M. P., Klimova L. I., Surkhaev D. B., Khalidov A. Kh.
- Fleas (Siphonaptera) of rodents in the Eastern Caucasian highland natural plague focus 398
Kotti B. K., Klimova L. I., Ermolova N. V., Artyushina J. S., Bammatov D. M.
- Tick-borne diseases: the epizootological survey of Tunkinsky district, Republic of Buryatia 408
Mel'nikova O. V., Adel'shin R. V., Badmazhapov M. G., Bondaryuk A. N., Lopatovskaya K. V., Sidorova E. A., Trushina Yu. N., Yakovchits N. V., Ayugin N. I., Andaev E. I.
- Gamasid mites (Acari: Parasitiformes: Gamasina) of rodents of the valley-foothill zone of Issyk-Kul basin (Northern Tian-Shan) 423
Yuldasheva A. M., Stanyukovich M. K., Fedorova S. Zh.
- Obituary
Combes Claude (22 July 1935 – 8 July 2021) 435
Ataev G. L., Galaktionov K. V.

УДК 576.895.122

**ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПОЛИМОРФИЗМ
ТРЕМАТОД *LEUCOCHLORIDIUM PARADOXUM*
НА ТЕРРИТОРИИ ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ
ПО ФРАГМЕНТУ МИТОХОНДРИАЛЬНОГО ГЕНА *COX1***

© 2021 г. Р. Р. Усманова^{а,*}, А. С. Токмакова^а,
О. Д. Лопатина^а, Е. Е. Прохорова^а

^аРоссийский государственный педагогический университет им. А.И. Герцена,
кафедра зоологии, лаборатория экспериментальной зоологии,
наб. р. Мойки, д. 48, Санкт-Петербург, 191186 Россия

*rregina.usmanova@gmail.com

Поступила в редакцию 16.08.2021 г.

После доработки 09.09.2021 г.

Принята к публикации 11.09.2021 г.

Исследован генетический полиморфизм по фрагменту митохондриального гена I субъединицы цитохром-с оксидазы (*cox1*) спорцист трематод *Leucochloridium paradoxum* Cagus, 1835 на территории Ленинградской области (пос. Вырица, пос. Кузьмолово, г. Бокситогорск, г. Любань). Выявлено 10 гаплотипов, средняя генетическая дистанция между которыми составила 0.00237 ± 0.00117 . Среднее генетическое расстояние между изученными выборками составило 0.00219 ± 0.00030 .

Ключевые слова: трематоды, *Leucochloridium*, *cox1*, генотипирование, гаплотипический анализ

DOI: 10.31857/S003118472105001X

Трематоды рода *Leucochloridium* (Trematoda: Leucochloridiidae) используют в качестве промежуточных хозяев моллюсков *Succinea putris* L., 1758 (Gastropoda: Succineidae) (янтарки). Тело спорцист трематод этого рода представляет собой разветвленный стolon, в центральной части которого формируются эмбрионы метацеркарий. Развивающиеся метацеркарии накапливаются в отростках спорцисты, которые по мере своего созревания приобретают характерную окраску. Они способны проникать в глазные щупальца моллюсков и сокращаться (пульсировать), что делает их похожими на личинок насекомых. Паразиты привлекают птиц, которые заражаются при питании (Pojmanska, Machaj, 1991).

Окраска зрелых отростков спористов рода *Leucochloridium* видоспецифична (Ги-нецинская, 1953). Это было доказано с использованием в качестве маркера фрагмента ITS1–5.8S–ITS2 рДНК (Casey et al., 2003; Zhukova et al., 2014; Ataev et al., 2016). Было также показано отсутствие внутривидовых различий между данными нуклеотидными последовательностями. При этом моллюски *S. putris* отличаются внутривидовой консервативностью рДНК и незначительной вариабельностью митохондриальных локусов (Prokhorova et al., 2020a).

Работ, посвященных популяционной структуре видов рода *Leucochloridium*, крайне мало, несмотря на трансконтинентальное распространение этих видов. Ранее была изучена внутривидовая изменчивость трематод рода *Leucochloridium* на территории Японии с использованием в качестве маркера митохондриального гена I субъединицы цитохром-с оксидазы (*cox1*) (Nakao et al., 2019). Наше исследование проведено с целью анализа изменчивости по гену *cox1* трематод *Leucochloridium paradoxum* Carus, 1835 Ленинградской области.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Моллюски *S. putris* (семейство Succineidae), зараженные трематодами *L. paradoxum* ($n = 18$), были собраны на территории Ленинградской области в районе следующих населенных пунктов: пос. Вырица (59°24'42.3"N, 30°19'08.1"E), пос. Кузьмолово (60°08'11.6"N, 30°28'52.8"E), г. Бокситогорск (59°28'36.6"N, 33°48'21.0"E) и г. Любань (59°20'49.8"N, 31°13'53.2"E) в 2013–2021 гг.

Спористы, извлеченных из моллюсков, хранили при температуре –80°C. ДНК выделяли при помощи коммерческого набора ДНК-сорб-С-М (АмплиСенс, Россия) согласно инструкции производителя. Для амплификации участка гена *cox1* была использована пара специфических праймеров: JB3 (5'-TTTTTTGGGCATCCTGAGGTTTAT-3') (Bowles et al., 1993) и CoxL (5'-TCCTCCCCAGACCAGTCATAG-3'). Праймер CoxL был сконструирован при помощи программы Primer 3 v. 4.1.0 (Untergasser et al., 2012) с использованием нуклеотидной последовательности гена *cox1* *L. paradoxum* из GenBank (LC466790.1). ПЦР проводили с использованием DreamTaq ДНК-полимеразы (Thermo Scientific, Литва) по описанному ранее протоколу с температурой отжига праймеров 55°C (Prokhorova et al., 2020b). Выделение ПЦР-продуктов из агарозного геля и их очистку производили при помощи коммерческого набора Wizard® SV Gel and PCR Clean-Up System (Promega, США) согласно инструкции производителя. Секвенирование по Сэнгеру осуществляли в научно-производственной компании «СИНТОЛ».

Анализ секвенограмм, сборку и выравнивание нуклеотидных последовательностей проводили с помощью программ BioEdit v. 7.2.5 (Hall, 1999) и MEGA 7.0 (Kumar et al., 2016). Анализ последовательностей, подсчет нуклеотидного, гаплотипического разнообразия и генетических дистанций осуществляли с использованием программ DNAsp v.6 (Rozas et al., 2017) и MEGA 7.0 (Kumar et al., 2016). Для подсчета генетических расстояний, помимо полученных в данном исследовании нуклеотидных последовательностей *L. paradoxum*, использовали данные из GenBank (LC466790.1–LC466795.1). Сети гаплотипов строили при помощи программы PopArt v. 4.8.4 (Leigh, Bryant, 2015).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе исследования получено и аннотировано в GenBank 18 последовательностей фрагмента гена *cox1* спористов трематод *L. paradoxum* длиной от 761 до 810 п. н. (табл. 1). В дальнейшей работе использовали выравнивание длиной 761 п. н.

АТ-состав полученных нуклеотидных последовательностей участка гена *cox1* равен 59.1%. Анализ полиморфизмов позволил выявить 10 гаплотипов. Было выявлено 9 синонимичных замен (1.2% от общей длины анализируемого локуса). Во всех случаях изменен последний нуклеотид в триплете. Для гаплотипа Hap_7 характерна замена, приводящая к замене цистеина на триптофан. Вероятно, данная замена не затрагивает функциональный сайт белка.

Таблица 1. Гаплотипическое разнообразие трематод *Leucochloridium paradoxum* на территории Ленинградской области по фрагменту митохондриального гена *cox1*

Table 1. Genetic diversity of *Leucochloridium paradoxum* trematodes from the Leningrad Region based on the *cox1* gene fragment

Место сбора образцов (обозначение популяции)	N	Sh	Hd	Pi	№ последовательностей в GenBank
Вырица (Vyr)	10	5 (Hap_1, Hap_3, Hap_4, Hap_6, Hap_7)	0.84	0.00274	MZ676722-31
Любань (Lub)	3	3 (Hap_3, Hap_8, Hap_9)	1.00	0.00175	MZ676733-34
Бокситогорск (Boks)	3	3 (Hap_2, Hap_3, Hap_5)	1.00	0.00263	MZ676715-17
Кузьмолово (Kuz)	2	2 (Hap_3, Hap_10)	1.00	0.00131	MZ676735-36
Общее	18	10	0.850	0.00242	

Примечания. Hd – гаплотипическое разнообразие, N – количество образцов, Pi – нуклеотидное разнообразие (на сайт), Sh – количество гаплотипов.

Hd – haplotype diversity, N – number of specimens (sequences), Pi – nucleotide diversity (per site), Sh – number of haplotypes.

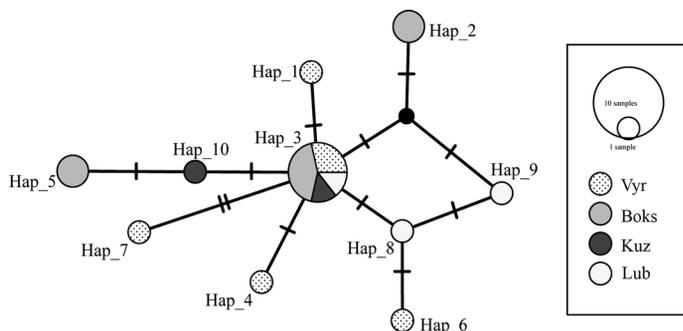


Рисунок 1. Медианная сеть гаплотипов, построенная на основании выравнивания нуклеотидной последовательности фрагмента гена *cox1* трематод *Leucochloridium paradoxum*. Длина выравнивания 761 п. н. Размер кругов соответствует количеству последовательностей, относящихся к гаплотипу. Обозначения места сбора образцов – как в табл. 1. Штрихи – количество нуклеотидных замен. Черный круг – гипотетический гаплотип.

Figure 1. Median-joining haplotype network based on the nucleotide sequences of *cox1* *Leucochloridium paradoxum* trematodes alignment. The length of alignment is 761 b.p. The size of circles in the network is proportional to the frequency of the haplotype. Codes of collection localities as in Table 1. Every mutation is shown as one hatch mark. The solid circle indicates an unobserved hypothetical haplotype.

Гаплотипы на медианной сети формируют звездообразную структуру (рис. 1). При этом основной гаплотип Нар_3 включает наибольшее число последовательностей (7) из всех географических точек. Остальные представлены 1–2 последовательностями и отличаются от основного гаплотипа 1–2 заменами. Большое количество последовательностей, характеризующихся сходными полиморфизмами (Нар_3), может свидетельствовать о том, что данный гаплотип является предковым для всех остальных (Ferreiri et al., 2011).

Звездообразная структура гаплосети и доминирование одного гаплотипа ранее были показаны для трематод *Opisthorchis felineus* Rivolta, 1884 (Brusentsov et al., 2013). Отдельные гаплотипы не приурочены к географическим точкам и у трематод *Diplostomum pseudospathaceum* Niewiadomska, 1984 (Enabulele et al., 2018). Авторы этих работ рассматривают такую картину распределения гаплотипов как результат резкого роста популяции при малом количестве ее основателей (эффект бутылочного горлышка).

Число гаплотипов, выявленное в каждой географической точке, соответствует, как минимум, количеству исследованных образцов. Наиболее представленной по числу гаплотипов (5) является Вырицкая популяция. Однако следует отметить, что для этой точки сбора было изучено наибольшее количество спороцист.

Анализ генетических расстояний показал, что наиболее близки друг к другу популяции из поселков Вырица и Кузьмолово (табл. 2). Самое большое расстояние наблюдалось между популяциями из Вырицы и Бокситогорска, а также из Вырицы и Любани. Среднее генетическое расстояние между изученными выборками составляет 0.00219 ± 0.00030 . Среднее генетическое расстояние между выявленными на территории Ленинградской области гаплотипами составляет 0.00237 ± 0.00117 .

Таблица 2. Генетические дистанции (p-distance) между популяциями трематод *Leucochloridium paradoxum*, рассчитанные на основании нуклеотидной последовательности участка гена *cox1*

Table 2. Genetic distances (p-distance) between *Leucochloridium paradoxum* populations, calculated on the basis of *cox1* gene fragment

Географическая точка	Boks	Vyr	Lub	Kuz
Vyr	0.00250			
Lub	0.00234	0.00250		
Kuz	0.00197	0.00184	0.00197	
Japan	0.03132	0.03132	0.31320	0.03066

Примечания. В анализе использованы 24 последовательности, объединенные в 5 групп в соответствии с точками сбора. Обозначения образцов представлены в табл. 1. В качестве внешней группы были использованы нуклеотидные последовательности *L. paradoxum* из Японии (Japan).

Codes reflect the population groupings (see table 1). Nucleotide sequences of *L. paradoxum* from Japan were used as outgroup.

Полученные данные о генетических дистанциях между выборками *L. paradoxum* на территории Ленинградской области сопоставимы с результатами, описанными для этого вида в Японии. Средняя внутривидовая генетическая дистанция, подсчитанная на основе нуклеотидной последовательности гена *cox1* спорцист *L. paradoxum* на территории острова Хоккайдо, составляет 0.00300 при нуклеотидном разнообразии 0.00150 (Nakao et al., 2019). Соответствующие показатели для изученных в данном исследовании трематод равны 0.00237 и 0.00240. При этом по охваченной исследованием площади и расстоянию между точками сбора выборки сопоставимы. Для Чехии генетические дистанции между исследованными образцами *L. paradoxum* составили 0.00500 ± 0.00300 (Heneberg et al., 2016). Генетические расстояния по исследуемому маркеру между трематодами из Японии и Европы составляют от 0.01600 (с образцами с территории Чехии) (Heneberg et al., 2016; Nakao et al., 2019) до 0.03120 (с территории Ленинградской области России), что свидетельствует о значительной изоляции японских трематод.

В целом, значения генетических дистанций между популяциями *L. paradoxum* сопоставимы с таковыми трематод семейства Leucochloridiidae других видов. У *L. perturbatum* они составляют 0.0050–0.0240, у *L. vogtianum* – 0.0040 ± 0.0030 , у *Urotocus rossitensis* – 0.0360 (Heneberg et al., 2016; Nakao et al., 2019).

Рибосомная ДНК *L. paradoxum* является более консервативной по сравнению с митохондриальной. Ранее было установлено, что все спорцисты этого вида полностью идентичны по протяженным последовательностям (около 5000 п. н.) рДНК, включая самые вариабельные ее части – внутренние транскрибируемые спейсеры (ITS1 и ITS2) (Zhukova et al., 2014). Незначительны различия по участку рДНК и между близкими видами в пределах рода. Между *L. paradoxum* и *L. perturbatum* они составили 1.56% (Ataev et al., 2016). В то же время для других представителей семейства Leucochloridiidae – видов рода *Urogonimus* – показаны намного бóльшие межвидовые различия. По участкам ITS2 и 5.8 S рДНК виды *U. certhiae* и *U. macrostomus* различаются на 6.50 и 6.10%, соответственно (Prokhorova et al., 2020b).

Таким образом, анализ фрагмента митохондриального гена *cox1* позволил выявить генетический полиморфизм спорцист трематод *L. paradoxum* на территории Ленинградской области. С использованием данного маркера было показано, что спорцисты в этой части ареала обособлены от спорцист на территории Японии, однако выявленные различия укладываются в рамки внутривидовой изменчивости.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ (проект № 20-34-90012). Секвенирование выполнено за счет средств гранта Президента РФ для государственной поддержки научных исследований молодых российских ученых – кандидатов и докторов наук (№ МК-1015.2021.1.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гинецинская Т.А. 1953. Значение окраски спороцист трематод рода *Leucochloridium* для диагностики вида. Доклады АН СССР 88 (1): 177–179. [Ginetsinskaya T.A. 1953. Znachenie okraski sporocist trematod roda *Leucochloridium* dlya diagnostiki vida. Doklady USSR Academy of Sciences (In Russian)]
- Ataev G.L., Zhukova A.A., Tokmakova A.S., Prokhorova E.E. 2016. Multiple infection of amber snails *Succinea putris* with sporocysts of *Leucochloridium* spp. (Trematoda). Parasitology Research 115 (8): 3203–3208. <https://doi.org/10.1007/s00436-016-5082-6>
- Bowles J., McManus D.P. 1993. Rapid discrimination of *Echinococcus* species and strains using a polymerase chain reaction-based RFLP method. Molecular and Biochemical Parasitology 57: 231–240. [https://doi.org/10.1016/0166-6851\(93\)90199-8](https://doi.org/10.1016/0166-6851(93)90199-8)
- Brusentsov I.I., Katokhin A.V., Brusentsova I.V., Shekhovtsov S.V., Borovikov S.N., et al. 2013. Low genetic diversity in wide-spread eurasian liver fluke *Opisthorchis felineus* suggests special demographic history of this trematode species. PLOS ONE 8 (4): e62453. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0062453>
- Casey S.P., Bakke T.A., Harris P.D., Cable J. 2003. Use of ITS rDNA for discrimination of European green-and brown-banded sporocysts within the genus *Leucochloridium* Carus, 1835 (Digenea: Leucochloridiidae). Systematic Parasitology 56 (3): 163–168. <https://doi.org/10.1023/b:sypa.0000003809.15982.ca>
- Enabulele E.E., Awharitoma A.O., Lawton S.P., Kirk R.S. 2018. First molecular identification of an agent of diplostomiasis, *Diplostomum pseudospathaceum* (Niewiadomska, 1984) in the United Kingdom and its genetic relationship with populations in Europe. Acta Parasitologica 63 (3): 444–453. <https://doi.org/10.1515/ap-2018-0054>
- Ferreri M., Qu W., Han B. 2011. Phylogenetic networks: A tool to display character conflict and demographic history. African Journal of Biotechnology 10: 12799–12803. <https://doi.org/10.5897/AJB11.010>
- Hall T.A. 1999. BioEdit: A user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. Nucleic Acids Symposium Series 41: 95–98.
- Heneberg P., Sitko J., Bizos J. 2016. Molecular and comparative morphological analysis of central European parasitic flatworms of the superfamily Brachylaimoidea Allison, 1943 (Trematoda: Plagiorchiida). Parasitology 143 (4): 455–474. <https://doi.org/10.1017/S003118201500181X>
- Kumar S., Stecher G., Tamura K. 2016. MEGA7: Molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for Bigger Datasets. Molecular Biology and Evolution 33 (7): 1870–1874. <https://doi.org/10.1093/molbev/msw054>
- Leigh J.W., Bryant D. 2015. PopART: Full-feature software for haplotype network construction. Methods in Ecology and Evolution 6 (9): 1110–1116. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12410>
- Nakao M., Sasaki M., Waki T., Iwaki T., Mori Y., Yanagida K., et al. 2019. Distribution records of three species of *Leucochloridium* (Trematoda: Leucochloridiidae) in Japan, with comments on their microtaxonomy and ecology. Parasitology International 72: 101936. <https://doi.org/10.1016/j.parint.2019.101936>
- Pojmanska T., Machaj K. 1991. Differentiation of the ultrastructure of the body wall of the sporocyst of *Leucochloridium paradoxum*. International Journal for Parasitology 21 (6): 651–659. [https://doi.org/10.1016/0020-7519\(91\)90076-J](https://doi.org/10.1016/0020-7519(91)90076-J)
- Prokhorova E.E., Usmanova R.R., Ataev G.L. 2020a. An analysis of morphological and molecular genetic characters for species identification of amber snails *Succinea putris* (Succineidae). Invertebrate Zoology 17 (1): 1–17. <https://doi.org/10.15298/invertzool.17.1.01>
- Prokhorova E.E., Vinogradova A.A., Tokmakova A.S., Ataev G.L. 2020b. The first record of the trematode *Urogenimus certhiae* (Trematoda: Leucochloridiidae) in the Eurasian nuthatch *Sitta europaea*. Zoosystematica Rossica 29 (2): 238–246. <https://doi.org/10.31610/zsr/2020.29.2.238>
- Rozas J., Ferrer-Mata A., Sánchez-DelBarrio J.C., Guirao-Rico S., Librado P., Ramos-Onsins S.E., Sánchez-Gracia A. 2017. DnaSP 6: DNA Sequence polymorphism analysis of large datasets. Molecular Biology and Evolution 34: 3299–3302. <https://doi.org/10.1093/molbev/msx248>
- Untergasser A., Cutcutache I., Koressaar T., Ye J., Faircloth B.C., Remm M., Rozen S.G. 2012. Primer3 – new capabilities and interfaces. Nucleic Acids Research 40 (15): e115. <https://doi.org/10.1093/nar/gks596>
- Zhukova A.A., Prokhorova E.E., Tokmakova A.S., Tsybalenko N.V., Ataev G.L. 2014. Identification of species *Leucochloridium paradoxum* and *L. perturbatum* (Trematoda) based on rDNA sequences. Parazitologiya 48 (3): 185–192.

GENETIC VARIABILITY OF *LEUCOCHLORIDIUM PARADOXUM* TREMATODES
FROM THE LENINGRAD REGION WITH THE USE OF THE MITOCHONDRIAL
CYTOCHROME OXIDASE SUBUNIT I (*COX1*) GENE FRAGMENT

R. R. Usmanova, A. S. Tokmakova, O. D. Lopatina, E. E. Prokhorova

Keywords: trematodes, *Leucochloridium*, *cox1*, genotyping, haplotype analyses

SUMMARY

Genetic variability of *Leucochloridium paradoxum* Carus, 1835 trematodes from the north-eastern Europe (Russia, Leningrad Region: Vyritsa, Kuzmolovo, Boksitogorsk, Lyuban) based on the mitochondrial cytochrome oxidase subunit I (*cox1*) gene fragment was analyzed. Ten *cox1* haplotypes were revealed. The average genetic distance between samples was 0.00237 ± 0.00117 . The average genetic distance between sampling sites was 0.00219 ± 0.00030 .

УДК 576.895.775:574.3/579.842.23

МЕЖПОПУЛЯЦИОННЫЕ РАЗЛИЧИЯ БЛОХ (SIPHONAPTERA) В ТРАНСМИССИИ ЧУМНОГО МИКРОБА

© 2021 г. Л. П. Базанова^{а,*}, Д. Б. Вержуцкий^{а,**}

^аИркутский научно-исследовательский противочумный институт

Роспотребнадзора, Иркутск, 664047 Россия

*e-mail: bazanovaip@mail.ru

**e-mail: verzh58@rambler.ru

Поступила в редакцию 11.07.2021 г.

После доработки 27.07.2021 г.

Принята к публикации 30.07.2021 г.

Рассмотрены данные по взаимодействию возбудителя чумы и блох из различных природных популяций. На основе широкомасштабных экспериментальных работ, проведенных преимущественно в сибирских природных очагах чумы, показано значительное влияние популяционного фактора на формирование «блока» преджелудка, интенсивность образования микробных «глыбок» в желудочном тракте насекомых, эффективность передачи возбудителя интактным животным. Показано, что экологическая пластичность чумного микроба обусловлена не только тесными историческими контактами с конкретными популяциями блох, хотя данный фактор в значительной степени влияет на особенности взаимодействия патогена с этими насекомыми.

Ключевые слова: блохи, популяционная разнородность, *Yersinia pestis*

DOI: 10.31857/S0031184721050021

Наиболее подвижным и независимым компонентом природных очагов чумы являются носители инфекции. Переносчики и сам возбудитель в своем использовании пространства и локализации на конкретных выделах местности в значительной степени зависят от носителей. Границы популяций переносчиков и возбудителя, как правило, совпадают с границами популяций носителей или занимают только их часть (Вержуцкий, 1999). Таким образом, природный очаг чумы располагается в пределах границ популяции основного носителя инфекции в данном очаге. Территорию отдельной популяции возбудителя методически правильно рассматривать как территорию отдельного природного очага данной инфекции (Коренберг, 2010). Тем не менее существующая в настоящее время в Российской Федерации и во многих других странах мира система обозначений соподчиненных единиц природной очаговости чумы, как правило, привязывает понятие «очаг» к территории, на которой расположены

от нескольких до нескольких десятков популяций основного носителя (Слудский и др., 2019).

Так, например, в Закавказском равнинно-предгорном очаге выделяется 6 местных популяций краснохвостой песчанки: Джейранчельская, Кировабад-Казахская, Ширванская, Кобыстанская, Апшеронская и Самур-Девичинская (Эйгелис, 1980). На территории Приараксинского природного очага расположены 2 местные популяции основного носителя – песчанки Виноградова (Эйгелис, 1980). В пределах Гиссарского природного очага чумы выделяют 7 популяций основного носителя – арчовой полевки, каждая из которых занимает площадь от 30 до 300 км² (Слудский и др., 2003). Для Горно-Алтайского природного очага чумы приводят Уландрыкскую (530 км²), Тархатинскую (1170 км²), Курайскую (390 км²) и Талдуайрскую (110 км²) популяции монгольской пищухи (Балахонов и др., 2014).

В Тувинском природном очаге чумы показано (Балахонов и др., 2019) наличие 11 популяций длиннохвостого суслика, в границах территории каждой из которых зарегистрирована циркуляция возбудителя чумы: Моген-Буренская (645.8 км²), Аспайтинская (143.4 км² в пределах РФ), Кара-Бельдырская (454.4 км² в пределах РФ), Каргинская (1305.1 км²), Толайлыгская (493.0 км²), Барлыкская (321.6 км²), Верхне-Барлыкская (150.1 км² в пределах РФ), Саглинская (654.5 км²), Боро-Шайская (642.6 км² в пределах РФ), Чозинская (306.6 км² в пределах РФ), Деспенская (489.8 км²). Специальные исследования, проведенные на территории Тувинского природного очага чумы, свидетельствуют, что выделяемые группировки являются именно образованиями популяционного ранга, т. е. функционально независимыми, структурированными на неравнозначные устойчивые части и эволюционно самостоятельными единицами (Попов, Вержуцкий, 1988; Вержуцкий и др., 1990; Вержуцкий, 2006).

Чтобы не ломать существующую схему деления энзоотичной по чуме территории на природные очаги, мы предлагаем закрепить за эпизоотическими участками, расположенными в пределах границ популяций основных носителей, термин «мезоочаг» и в дальнейшем использовать его только в этом значении. Таким образом, фактически, под «мезоочагом» какой-либо инфекции в природе подразумевается именно «очаг» в классическом его понимании (Кучерук, 1972; Коренберг, 2010).

Каждая популяция основного носителя чумы (или популяции основных носителей для полигостальных очагов), как и основного переносчика (или популяции основных переносчиков для поливекторных очагов) специфичны по многим параметрам, включая биохимические и физиологические показатели животных из таких группировок. Показано, что в Туве соседние популяции длиннохвостого суслика достоверно отличаются по структуре населения блох друг от друга, что имеет важное диагностическое значение (Вержуцкий, 2012). Особенности жизненного цикла блохи *Rhadinopsylla li* в соседних популяциях суслика настолько велики, что сказываются даже на числе генераций этого вида блох (Вержуцкий, 2005). Соответственно, подобные различия определяют и значительные вариации условий среды обитания для чумного микро-

ба на территории отдельных популяций носителей и переносчиков, что оказывает влияние на течение и параметры эпизоотического процесса (Сержанов и др., 1979; Князева и др., 1989; Вержущкий, 1999; Базанова и др., 2006; Базанова, Вержущкий, 2009; Сулейменов, 2009). Наиболее тесные связи возбудитель чумы имеет с блохами – основными переносчиками в каждом из природных очагов этой инфекции (Бибикова, Классовский, 1974; Апарин, Голубинский, 1989). Эволюционно отшлифованные взаимоотношения блох – основных переносчиков с чумным патогеном, циркулирующим в каждом отдельном очаге, проявляют высокую стабильность и создают значительные адаптационные барьеры при возможных заносах патогена в чуждую для него среду обитания.

Проблема взаимоотношений блох и чумного микроба была и остается одной из центральных в эпизоотологии чумы. Тем не менее ряд вопросов, касающихся популяционного уровня их взаимоотношений, до сих пор недостаточно изучен (Базанова, 2009; Базанова и др., 2010, 2013). Сибирские природные очаги чумы являются северной окраиной Центрально-Азиатской зоны природной очаговости этой инфекции, простирающейся в Монголии и Китае. В отдельных из них роль основного переносчика играет один вид блох, например *Citellophilus tesquorum* в Забайкалье (Вершинин, 1993), Туве (Воронова, 1978; Вержущкий и др., 2009), Монголии (Брюханова и др., 1999; Цэрэнноров, 1999; Volormaa et al., 2010; Адьясурэн и др., 2014) и Китае (The Atlas ..., 2000; Медведев и др., 2019). Территориальная близость очагов Монголии, Забайкалья и Тувы не исключает возможность заноса микроба теми или иными путями с одной территории на другую.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Проведена серия экспериментальных исследований взаимоотношений возбудителя чумы и блох, происходящих из различных мезоочагов одного природного очага, а также из географически удаленных очагов и территорий.

Особенности взаимоотношений изучали по активности формирования микробом агрегированных форм или биопленки (глыбок и блоков) в желудочно-кишечном тракте блох и трансмиссии возбудителя зараженными эктопаразитами. В экспериментальных группах после каждого кормления учитывали долю пивших и погибших блох, а также число особей со сформировавшимися конгломератами чумного микроба: глыбками, полными и частичными блоками преджелудка. Частоту блокообразования оценивали по отношению количества блох с блоком к числу насекомых при первой подкормке, а также в среднем за подкормку. Алиментарную активность и смертность инфицированных эктопаразитов, а также частоту формирования бактериальных глыбок учитывали в среднем за подкормку, поскольку инфицированных особей, в отличие от заблокированных блох, не изымали из общей группы. Статистическую обработку данных проводили с помощью стандартных методов вариационной статистики (Рокицкий, 1967; Никитин, Сосунова, 2003). Различия между двумя группами по средним показателям оценивались с применением критерия Стьюдента, по изменчивости – с применением F-критерия.

Межпопуляционные различия блох в трансмиссии чумного микроба в Тувинском природном очаге

Среди сибирских очагов чумы наиболее полно изучена пространственная структура Тувинского очага, в пределах которого выделено 11 автономных участков очаговости (мезоочагов): Моген-Буренский, Аспайтинский, Кара-Бельдырский, Каргинский, Толайлыгский, Барлыкский, Верхне-Барлыкский, Саглинский, Боро-Шайский, Чозинский и Деспенский (рис. 1). Каждый из них функционально связан с самостоятельными популяциями основного носителя – длиннохвостого суслика и основного переносчика – блохи *C. tesquorum altaicus* (Вержущий и др., 2016; Балахонов и др., 2019). В территориальном отношении в Тувинском природном очаге чумы границы популяций данного насекомого и его прокормителя совпадают (Вержущий и др., 2009).

В очаге экспериментально исследованы взаимоотношения возбудителя чумы и блох длиннохвостого суслика, происходящих из разных мезоочагов. Поставлено две серии опытов. Первая проведена на базе Монгун-Тайгинского эпидотряда Тувинской противочумной станции (пос. Мугур-Аксы); вторая – в лаборатории экспериментальных животных Иркутского противочумного института. В опыты взято два вида блох суслика (*Citellophilus tesquorum altaicus* и *Rhadinopsylla li transbaikalica*) и три штамма чумного микроба (И-3226, И-3327 и И-3428). Всего использовано 1027 блох, для подкормок инфицированных насекомых использовано 38 длиннохвостых сусликов и 40 белых мышей. Все опыты проведены в летний период.

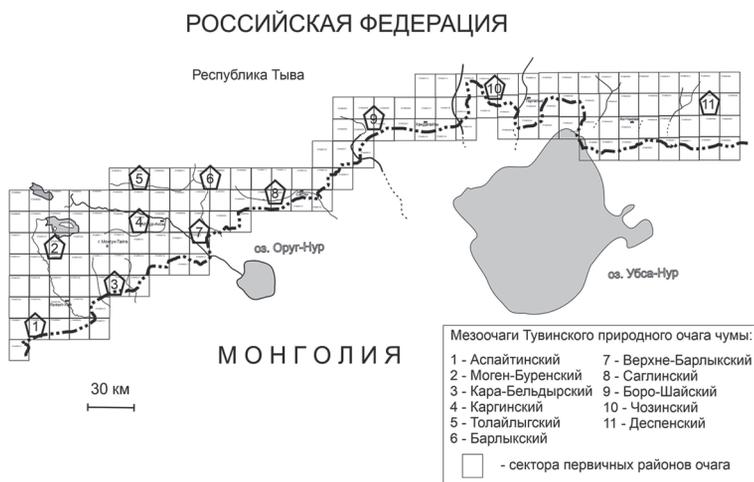


Рисунок 1. Тувинский природный очаг чумы и расположение отдельных мезоочагов.

Figure 1. Tuva natural plague focus and location of separate mesofoci.

В Тувинском природном очаге чумы *C. tesquorum altaicus* и *Rh. li transbaikalica* – массовые виды блох длиннохвостого суслика: первый вид в большей степени привязан к хозяину, второй – к его убежищу (гнезду). По численности *Rh. li transbaikalica* занимает в Юго-Западной Туве второе место после основного переносчика чумы (Вержуцкий, 2005). Блохи этого подвида, инфицированные чумой в естественных условиях, найдены в Тувинском и Горно-Алтайском природных очагах чумы, а также в Западной Монголии, в Сайлюгемском природном очаге (Медведев и др., 2020). Для обоих видов установлены блокообразование и способность к передаче возбудителя чумы длиннохвостому суслику с генерализацией инфекции и бактериемией (Воронова, 1978; Базанова, Вержуцкий, 2001).

В первой серии для опытов взяты блохи (*C. tesquorum altaicus* и *R. li transbaikalica*) непосредственно из природных популяций Монгун-Тайгинского и Барлыкского мезоочагов. В качестве прокормителя использовали длиннохвостого суслика, а для заражения зверьков и эктопаразитов – штамм чумного микроба И-3226, выделенный на Боро-Шайском участке очаговости (рис. 1). По своим питательным потребностям и некоторым другим показателям возбудитель с этого участка близок варианту микроба с Барлыкской территории и отличается от Монгун-Тайгинского (Логачев, 1999). Значительная дифференциация клонов возбудителя чумы, циркулирующих на этих участках прослежена по 25-локусному VNTR-анализу (Тувинский ..., 2019). Инфицировали блох на сусликах, агонирующих от экспериментальной чумы, в период интенсивной бактериемии (30–40 микробных тел в поле зрения микроскопа). Периодические подкормки проводили через двое суток на третьи. В данном опыте при анализе результатов пол блох не учитывали.

Во второй серии опытов в исследование взяты имаго *C. tesquorum altaicus* инсектарной культуры, начало которой положили насекомые из Каргинской популяции. Инфицировали блох штаммами *Y. pestis* И-3327 и И-3428, изолированными в Саглинском и Монгун-Тайгинском мезоочагах соответственно (рис. 1).

Оба штамма типичны для очага, но различаются по питательным потребностям в аминокислотах. На Саглинском участке очаговости циркулирует возбудитель, нуждающийся в метионине, а на Каргинском – возбудитель, зависящий от метионина и цистеина (Логачев, 1999). Блох заражали искусственно на биомембране. Заражающую смесь готовили из равных частей суспензии, содержащей 2 млрд микробных клеток в 1 мл физиологического раствора двухсуточной агаровой культуры, выращенной при 28°C, и дефибринированной крови морской свинки. Подкормки насекомых проводили на беспородных белых мышах с той же периодичностью, что и в первой серии опытов (через двое суток на третьи).

В опытах с блохами из природных популяций проведено по 10 подкормок каждой группы *C. tesquorum altaicus* и по 7 и 8 подкормок в группах *R. li transbaikalica*. Результаты опыта отражены в табл. 1.

Таблица 1. Различия во взаимоотношениях возбудителя чумы штамма И-3226 и блох из разных популяций

Table 1. Differences in the relationship between the plague pathogen strain I-3226 and fleas from different populations

Вид блох	Популяция	Средние показатели за подкормку, %			
		Алиментарная активность	Смертность	Частота блоко-образования	Частота формирования глыбок
<i>Citellophilus tesquorum altaicus</i>	Барлыкская	93.1±2.61	4.0±3.32	1.2±1.12	20.8±6.84
	Каргинская	93.8±1.38	3.7±3.13	0	5.9±2.41
<i>Rhadinopsylla li transbaikalica</i>	Барлыкская	66.2±5.76	8.3±2.95	1.3±1.25	35.0±11.07
	Каргинская	72.1±4,49	5.7±1.95	0.1±1.12	19.0±6.48

Достоверных различий между популяциями у *C. tesquorum altaicus* и *R. li transbaikalica* в алиментарной активности, смертности инфицированных блох и частоте образования у них блока преджелудка не выявлено.

Вместе с тем установлено влияние фактора «популяция» на частоту формирования в организме блох *C. tesquorum altaicus* глыбок микроба ($F=9.02, p<0,01$), которая была выше у насекомых Барлыкской популяции (рис. 2).

У *R. li* так же, как и у *C. tesquorum altaicus*, фактор «популяция» оказывал достоверное влияние на частоту формирования бактериальных глыбок ($F=6.99, p<0.05$). Этот показатель был выше у блох Барлыкской популяции (рис. 3).

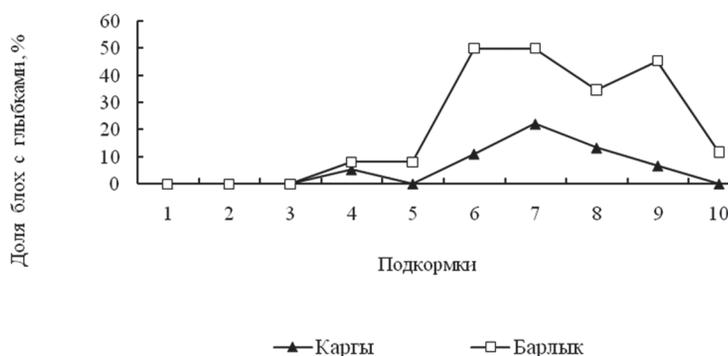


Рисунок 2. Частота формирования агрегированных форм чумного микроба у блох *Citellophilus tesquorum altaicus* из разных популяций.

Figure 2. Frequency of formation of aggregated forms of the plague microbe in the flea's *Citellophilus tesquorum altaicus* from different populations.

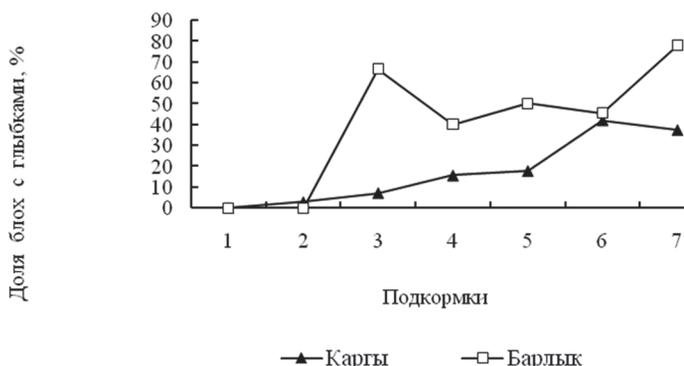


Рисунок 3. Частота формирования агрегированных форм чумного микроба у блох *Rhadinopsylla li transbaikalica* из разных популяций.

Figure 3. Frequency of formation of aggregated forms of the plague microbe in the flea's *Rhadinopsylla li transbaikalica* from different populations.

По результатам опыта более интенсивное формирование бактериальных глыбок исследуемым штаммом чумного микроба происходило в блохах обоих видов с Барлыкского участка очаговости (мезоочага). Эти блохи исторически контактировали с клонами возбудителя, близкими по своим эколого-генетическим особенностям к вариантам микроба из Боро-Шайского мезоочага (Базанова, Вержущий, 2019).

Во второй серии опытов проведено по 18 подкормок *C. tesquorum altaicus*, инфицированных штаммом чумного микроба И-3428 из Каргинского мезоочага, и по 19 подкормок – штаммом И-3327 из Саглинского (табл. 2).

Таблица 2. Различия взаимоотношений инсектарной культуры блох *Citellophilus tesquorum altaicus*, происходящих из Каргинского мезоочага, и возбудителя чумы, выделенного в различных мезоочагах

Table 2. Differences in the relationship between the insect culture of the flea's *Citellophilus tesquorum altaicus*, originating from the Karginy mesofocus, and the plague pathogen isolated in various mesofoci

Исследуемый штамм <i>Y. pestis</i>	Пол насекомых	Средние показатели за подкормку, %			
		Алиментарная активность	Смертность	Частота блокообразования	Частота формирования глыбок
И-3428 (Каргы)	Самки	80.1±2.67	2.5±0.38	4.4±0.92	27.4±4.66
	Самцы	90.2±1.49	4.9±0.54	1.2±0.44	26.6±4.92
И-3327 (Саглы)	Самки	79.8±2.16	2.0±0.58	1.9±0.52	14.2±1.69
	Самцы	91.6±1.50	4.7±0.60	0.4±0.15	15.5±2.93

В данном опыте блокированные самки, зараженные возбудителем из Каргинского мезоочага (И-3428), встречались регулярно после каждой подкормки, гораздо чаще и в большем количестве (до 8 особей за одну подкормку), чем инфицированные микробом И-3327 (Саглы). Наибольшее количество блокированных самцов (2–5 особей) отмечали на 20–30-е сут от заражения блох, далее обнаруживали только единичных особей.

По результатам этой серии опытов активность кровососания и смертность блох, инфицированных разными штаммами возбудителя чумы, не различалась у особей обоего пола. С помощью однофакторного дисперсионного анализа установлено достоверное влияние фактора «популяция» на частоту формирования бактериальных глыбок как у самок, так и у самцов. Кроме того, отмечено влияние этого фактора на частоту образования блока преджелудка у самок. По этим показателям штамм И-3428, происходящий с той же территории, что и исследуемая популяция блох, значительно превосходил штамм И-3327 (табл. 3).

Блокообразование у блох является важнейшим механизмом, обеспечивающим передачу необходимой дозы чумного микроба для эффективного заражения теплокровного животного (Бибилова, Классовский, 1974; Ващенко, 1999). На *C. tesquorum altaicus* показано, что при наличии в экспериментальных группах блокированных блох чаще происходит передача возбудителя чумы зверькам с генерализацией инфекционного процесса, а бактериемия обеспечивает дальнейшее инфицирование интактных насекомых (Базанова и др., 2003, 2004).

В анализируемых опытах у заболевших зверьков отмечена как затяжная форма инфекции с неинтенсивной бактериемией, так и генерализованная, с агональной септициемией, что позволяет предположить вероятность инфицирования питающихся на таких особях насекомых.

Таблица 3. Блокообразование у *Citellophilus tesquorum altaicus* (инсектарная культура из Каргинской популяции) при инфицировании двумя штаммами чумного микроба

Table 3. Block formation in *Citellophilus tesquorum altaicus* (insect culture from the Karginsky population) infected with two strains of the plague microbe

Время проведения опыта	Штамм чумного микроба	Самки			Самцы		
		Количество блокированных блох в опыте		Среднее количество особей с блоком за подкормку, %	Количество блокированных блох в опыте		Среднее количество особей с блоком за подкормку, %
		абс.	%		абс.	%	
Март–май	И-3327	7	4.1	0.7	0	0	0
	И-3428	11	6.1	0.8	0	0	0
Май–июль	И-3327	26	15.4	1.9	8	3.4	0.4
	И-3428	56	31.3	4.6	13	5.9	0.9

Проанализированы результаты бактериологического метода исследования органов зверьков, использованных для подкормок инфицированных блох (табл. 4), которые в наибольшей степени отражают возможность трансмиссии взятых в опыты вариантов возбудителя.

Результаты проведенных экспериментальных исследований выявили особенности во взаимоотношениях возбудителя чумы и блох, происходящих с различных участков очаговости. В первой серии опытов (табл. 1) с разными популяциями *C. tesquorum altaicus* и *R. li transbaikalica* более активное формирование агрегированных форм чумного микроба происходило в блохах обоих видов, исторически контактировавших с подобным, по своим питательным потребностям, вариантом возбудителя. Ранее (Сержанов и др., 1979) проведены эксперименты с блохами большой песчанки *Xenopsylla skrjabini* из Среднеазиатского пустынного очага чумы. В цитируемой работе показано некоторое преимущество штаммов, адаптированных к данному виду переносчиков по приживаемости и образованию блока преджелудка. Именно такая картина наблюдается и в наших опытах. На этой основе можно предположить существование эволюционно закрепленной и отшлифованной специфичности исторически сложившихся взаимоотношений блохи и возбудителя чумы, длительное время совместно обитающих на одной и той же территории (Базанова и др., 2006).

Таблица 4. Трансмиссия чумного микроба блохами из разных популяций

Table 4. Transmission of the plague microbe by fleas from different populations

Вид блохи	Популяция	Штамм <i>Y. pestis</i>	Количество зверьков		Количество передач	
			сусликов	мышей	всего	с генерализацией инфекции
<i>Rhadinopsylla li transbaikalica</i>	Барлыкская	И-3226 (Боро-Шай)	7	Не использовали	1	0
<i>Citellophilus tesquorum altaicus</i>	Барлыкская	И-3226 (Боро-Шай)	10	Не использовали	3	0
<i>R. li transbaikalica</i>	Каргинская	И-3226 (Боро-Шай)	8	Не использовали	0	0
<i>C. tesquorum altaicus</i>	Каргинская	И-3226 (Боро-Шай)	10	Не использовали	1	0
<i>C. tesquorum altaicus</i>	Каргинская	И-3428 (Каргы)	Не использовали	36	18	16 (88.8%)*
<i>C. tesquorum altaicus</i>	Каргинская	И-3327 (Саглы)	Не использовали	38	26	10 (38.5%)

Примечание. * – Различия между штаммами в количестве передач возбудителя блохами с генерализацией инфекции у белых мышей достоверны ($t=2.95$, $p<0.01$).

Это предположение подтверждается и опытами, проведенными с двумя штаммами возбудителя чумы из различных участков очаговости и лабораторной популяцией *C. tesquorum altaicus*, происходящей с той же территории, что и один из исследуемых штаммов. В данных опытах установлено достоверное влияние фактора «популяция» на частоту формирования как бактериальных глыбок, так и блоков преджелудка. Необходимо уточнить, что в данной серии опытов был исключен естественный прокормитель блохи – длиннохвостый суслик (подкормки блох проводили на белых мышах), поэтому физиологические и биохимические особенности зверька не могли оказывать влияние на результаты опыта.

По литературным данным при исследовании природных штаммов *Y. pestis* не выявлено четкой зависимости способности возбудителя чумы к образованию агрегированных форм от его потребности в аминокислотах. Так, в опытах Розановой с соавторами (1982) наблюдалась значительная вариабельность частоты блокообразования как среди пролин-зависимых, так и среди не нуждающихся в пролине штаммов. Согласно результатам наших исследований, триптофан-зависимые штаммы из Горно-Алтайского очага чумы, как и типичные, в одинаковой степени формировали блок преджелудка у блох *X. cheopis* (Базанова и др., 2000б). В связи с этим, можно считать, что способность исследованных штаммов чумного микроба к блокообразованию не зависит или слабо зависит от их потребностей в аминокислотах, но, вероятно, связана с какими-то иными, генетически закрепленными, факторами.

Таким образом, установленные в проведенных экспериментах различия во взаимоотношениях чумного микроба и блох по частоте формирования бактериальных глыбок и блоков, а также активности передачи возбудителя свидетельствуют об адаптации микроорганизма к переносчику на популяционном уровне.

Взаимоотношения чумного микроба и блох из географически разобщенных популяций

Изучена способность *C. tesquorum* из сибирских регионов к инфицированию, блокированию возбудителем чумы, циркулирующим в Монголии, передаче его зверькам, и оценена возможность закрепления возбудителя в местных экосистемах при заносе на территорию Сибири.

В опыт взяты имаго двух подвидов *C. tesquorum* из разных географических популяций. Блохи «Тувинской» (*C. tesquorum altaicus*) и «Забайкальской» (*C. tesquorum sungaris*) популяций произошли от имаго, добытых в соответствующих природных очагах чумы, блохи «Ольхонской» (*C. tesquorum sungaris*) – от имаго с неочаговой по чуме территории (Ольхонский район Иркутской области). Инфицировали эктопаразитов чумным микробом (штамм И-3230) из Хэнтейского природного очага Монголии, изолированным в 1988 г. от группы блох *C. tesquorum sungaris*. По 250 насекомых каждой популяции заразили на биомембране и проводили подкормки на белых мышах. Исходная зараженность блох «Тувинской» и «Забайкальской» популяций составила

100%, «Ольхонской» – 70%. Проведено по 10 периодических (через двое–трое суток) подкормок эктопаразитов. Между подкормками насекомых содержали при температуре 18–20 °С и относительной влажности воздуха 80–90%. Продолжительность опыта составила 32 дня.

Проведен сравнительный анализ частоты кровососания и смертности инфицированных насекомых разных популяций, а также активности формирования в их организме конгломератов чумного микроба. Дисперсионный анализ не выявил существенного влияния фактора «популяция» на алиментарную активность блох ($F=2.75$, $P>0.05$). Средняя за подкормку доля погибших была несколько ниже среди эктопаразитов из Тувы (табл. 5).

Таблица 5. Алиментарная активность и смертность *Citellophilus tesquorum* разных популяций при заражении чумным микробом из Монголии

Table 5. Nutritional activity and mortality of *Citellophilus tesquorum* in different populations, infected with a plague microbe from Mongolia

Популяция	Количество блох в опыте		Средняя за подкормку доля блох (%)			
			живших		погибших	
	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы
Тувинская	156	74	91.8±2.09	93.2±2.12	3.4±0.66	8.4±1.97
Забайкальская	129	95	85.8±3.13	91.6±1.87	5.6±2.13	15.0±4.67
Ольхонская	75	36	93.6±1.33	95.6±2.66	4.2±1.24	12.7±4.05

В целом за опыт погибло (от числа имаго при первой подкормке) *C. tesquorum* «Тувинской» популяции 39.0%, «Забайкальской» – 54.6%, «Ольхонской» – 56.8%. Смертность блох из Тувы была достоверно ниже, чем из Забайкалья ($t=3.51$, $p<0.001$) и Ольхона ($t=3.91$, $P<0.001$). Доля погибших самцов всех популяций была выше, чем самок (для «Тувинской» популяции $t=4.63$, $p<0.001$; «Забайкальской» $t=6.71$, $p<0.001$; «Ольхонской» $t=2.90$, $p<0.01$).

С помощью дисперсионного анализа установлено влияние фактора «популяция» на частоту формирования бактериальных глыбок у блох ($F=12.02$, $p<0.001$). Доля особей с глыбками была выше среди *C. tesquorum sungaris* «Забайкальской» популяции (табл. 6). У *C. tesquorum altaicus* «Тувинской» и «Ольхонской» популяций чумной микроб формировал глыбки с примерно равной частотой, однако у имаго с Ольхона не зарегистрировано блокообразования (табл. 6).

По частоте блокообразования *C. tesquorum sungaris* из Забайкалья превосходили особей из Тувы более чем в пять раз. Так, блок преджелудка сформировался у 27.2% блох «Забайкальской» популяции и 5.2% – «Тувинской». Различия между популяциями по данному признаку достоверны ($t=6.38$, $p<0.001$).

Таблица 6. Активность формирования чумным микробом из Монголии конгломератов в организме *Citellophilus tesquorum* разных популяций (без учета пола насекомых)

Table 6. Activity of the formation of conglomerates by the plague microbe from Mongolia in the organism of *Citellophilus tesquorum* of different populations (excluding insect sex)

Популяция	Средняя за подкормку доля блох с конгломератами (%)			
	глыбками	частичными блоками	полными блоками	Всего
Тувинская	17.2±2.92	0.6±0.31	0.6±0.24	18.4±3.03
Забайкальская	44.8±7.33	5.0±1.64	6.2±1.90	56.0±8.36
Ольхонская	14.9±2.59	0	0	14.9±2.59

Динамика формирования бактериальных глыбок и блоков у блох представлена на рис. 4. Начало образования глыбок отмечено у особей из Тувы после первой подкормки, у особей из Забайкалья и Ольхона – после второй; глыбки у насекомых выявляли до конца опыта. Максимум таких особей среди имаго «Забайкальской» популяции (77.0%) зарегистрирован на 11-е, «Тувинской» (32.4%) – на 13-е, «Ольхонской» (23.9%) – на 25-е сут.

Процесс блокообразования у блох «Тувинской» популяции продолжался в течение 13, «Забайкальской» – 24 сут. Формирование блоков у блох из Тувы происходило достаточно равномерно (1.1–1.9% от пивших особей за одну подкормку). Доля заблокированных блох «Забайкальской» популяции после первых шести подкормок составляла 2.1–4.8%; начиная с седьмой (20 сут) она увеличивалась с каждой подкормкой (от 10.0 до 12.9%) и достигла максимального значения (16.7%) в конце опыта.

Все экспериментальные группы насекомых осуществили передачу возбудителя чумы лабораторным животным. Однако трансмиссия микроба насекомыми разных популяций имела свои особенности. Так, блохи «Забайкальской» популяции передали возбудителя чумы семи, а блохи «Тувинской» трем зверькам из десяти. При этом у всех павших животных, на которых кормили блох, отмечена генерализованная форма инфекции. По числу передач возбудителя (по три передачи) блохи «Тувинской» и «Ольхонской» популяций не различались, но трансмиссия чумного микроба насекомыми с Ольхона не сопровождалась гибелью мышей, а приводила к выработке антител, титры которых составили 1:40, 1:320 и 1:160 в реакциях РПГА-РНАг.

Сравнение эколого-физиологических характеристик *C. tesquorum* из разных географических популяций показало, что при кровососании на белых мышах алиментарная активность инфицированных насекомых не имела существенных различий. При кормлении на биомембране менее активными были блохи «Ольхонской» популяции, что отразилось на их исходной зараженности. Более высокая выживаемость в опыте отмечена у *C. tesquorum altaicus* из Тувы, что подтверждает данные (Базанова, Маевский, 1996; Токмакова и др., 2019) о способности этих блох к переживанию неблагоприятных условий окружающей среды, в том числе низких температур.

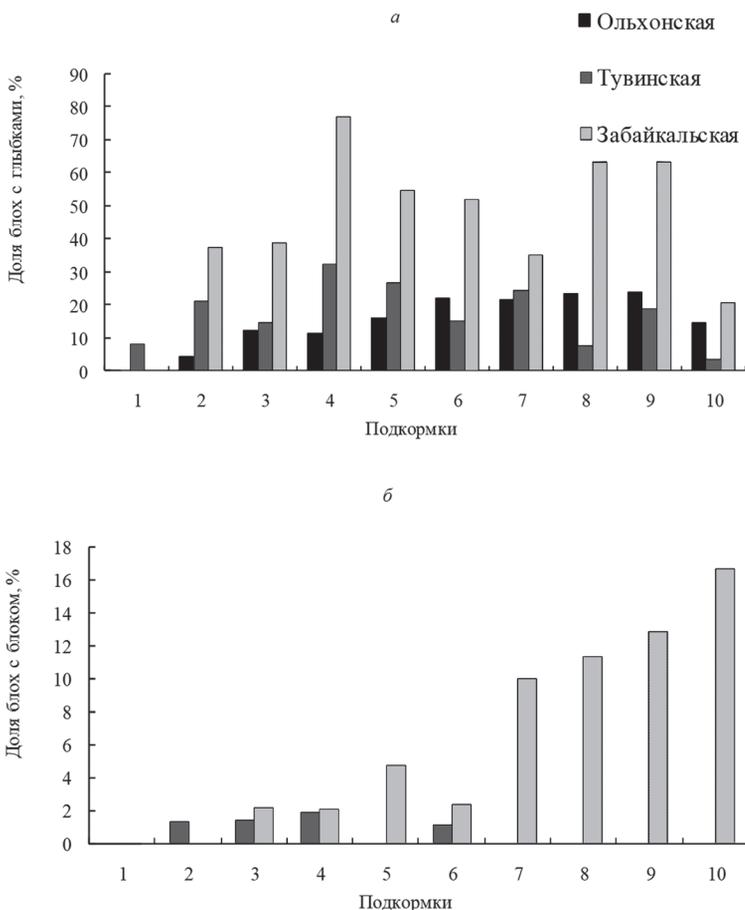


Рисунок 4. Динамика формирования чумным микробом (И-3230) из Монголии конгломератов в организме *Citellophilus tesquorum* разных географических популяций: *а* – бактериальных глыбок, *б* – блоков преджелудка.

Figure 4. Dynamics of the formation of conglomerates by the plague microbe (I-3230) from Mongolia in the organism of *Citellophilus tesquorum* of different geographical populations: *a* – bacterial lumps, *b* – blocks of the proventriculus.

Чумной микроб из Монголии формировал глыбки и блоки у *C. tesquorum* «Забайкальской» популяции значительно чаще, чем у особей из других популяций. У этих блох отмечена и самая высокая векторная способность. Необходимо отметить, что исследуемая популяция происходит от имаго, добытых на участке Забайкальского очага, расположенном близко к границе с Монголией. В анализируемом опыте частота блокообразования у *C. tesquorum sungaris* из Забайкалья достигала 27.2%. Это значительно превысило таковую у блох, добытых с другого участка Забайкальского очага (3–4%) и инфицированных типичным для данного очага штаммом (И-2621) воз-

будителя чумы (Феоктистов и др., 1974). У *C. tesquorum sungaris*, добытых на территории Монголии и зараженных штаммом *Y. pestis* из Прикаспийского песчаного очага, частота формирования блока не превышала 4.5% (Цэрэнноров, 1999). У *Xenopsylla cheopis* – классического объекта экспериментальных исследований, инфицированных чумным микробом И-3230, этот показатель равнялся 9.2% (Воронова, Базанова, 2009), что в три раза ниже, чем у особей *C. tesquorum sungaris* «Забайкальской» популяции. Полученные данные позволяют предположить возможность циркуляции чумного микроба из Монголии в случае его заноса на пограничную территорию Забайкалья с участием *C. tesquorum sungaris*, которые могут являться высокоэффективными переносчиками.

У *C. tesquorum altaicus* из Тувинского природного очага возбудитель чумы из Монголии также формировал бактериальные глыбки и блоки преджелудка, а инфицированные им блохи осуществляли трансмиссию микроба с генерализацией инфекционного процесса у животных. Частота блокообразования у *C. tesquorum altaicus* из Тувы (5.2%) не превышала средний показатель (5.8%), установленный для этих блох (Воронова, 1978). Результаты эксперимента свидетельствуют о способности возбудителя чумы из Хэнтейского природного очага Монголии приживаться в организме основного переносчика из Тувинского природного очага, что может привести к дополнительной активизации эпизоотий при его заносе на территорию этого очага. Следует отметить, что изменение климатических условий, выраженное в постепенной аридизации территории региона, привело за последние 15–20 лет к многократному возрастанию численности *C. tesquorum* в Юго-Западной Туве (Вержуцкий и др., 2009).

У блох «Ольхонской» популяции глыбки формировались с не меньшей частотой, чем у особей из Тувы, но в более поздние сроки. Однако у них не отмечено блоков преджелудка, а у животных, на которых кормили зараженных имаго – генерализации инфекционного процесса. Так или иначе, это определяется популяционными различиями блох из Прибайкалья, вероятно, усиленными отсутствием исторического контакта насекомых этой популяции с возбудителем чумы. Имеются данные, что у *C. tesquorum* с других неочаговых по чуме территорий чумной микроб формировал блоки преджелудка, а зараженные блохи передавали его лабораторным животным (Никитин, Базанова, 2003).

Таким образом, выявлена возможность установления функциональных контактов (возбудитель-переносчик) между чумным микробом и блохами из географически разобщенных популяций. Чумной микроб, циркулирующий на территории Хэнтейского природного очага Монголии, может формировать блоки преджелудка у *C. tesquorum* из Забайкалья и Тувы, а зараженные насекомые могут осуществлять передачу возбудителя животным с генерализацией у них инфекционного процесса, что показывает возможность его дальнейшей трансмиссии. Внедрение чумного микроба в экосистемы Прибайкалья достаточно проблематично, в связи с отсутствием эволюционно закрепленных адаптаций при взаимодействии между патогеном и местной популяцией блохи *C. tesquorum sungaris*.

Взаимоотношения возбудителя и переносчика чумы из разных паразитарных систем

На северо-востоке Китая энзоотичными по чуме являются Центрально-Маньчжурская равнина, а также восточные и южные склоны Большого Хингана. Вся эта огромная территория заселена даурским сусликом (*Spermophilus dauricus*). В земледельческих районах вместе с этим сусликом в открытых стациях обитают синантропные грызуны. На диких грызунах доминирующими в сборах являются *C. tesquorum* и *Neopsylla bidentatiformis*, на синантропных грызунах – *X. cheopis* (Козлов, Султанов, 2000). В Монголии и Китае почти ежегодно регистрируются вспышки заболевания людей чумой (Enkhbaatar et al., 2003; Марамович и др., 2008). В последнее десятилетие в ряде очагов чумы, прилегающих к Котловине Больших озер Монголии, наблюдается аномально высокая активизация эпизоотий, что может привести к непредсказуемым эпидемиологическим последствиям (Вержущкий, 2018). О развитии такого неблагоприятного сценария свидетельствует резкий рост заболеваемости людей чумой в Монголии и прилегающей части Китая в 2019–2020 гг. В этой связи представляет интерес оценка взаимодействия штаммов чумного микроба из Монголии, Китая и блох из сибирских природных очагов.

Проведены экспериментальные исследования со штаммом чумного микроба основного подвида из Китая и блохами *C. tesquorum sungaris* – основным переносчиком возбудителя чумы в Забайкальском природном очаге, а также *X. cheopis* – классическим переносчиком в очагах чумы «крысиного» типа. Эксперименты выполнены в весенне-летний период. В них использованы два вирулентных штамма *Y. pestis*: И-3230, полученный от блох *C. tesquorum* из Хэнтейского природного очага чумы Монголии, и 2155, изолированный от погибшего человека в Маньчжурии (Китай) в 1947 г. Насекомых инфицировали с помощью биомембраны заражающей смесью из равных частей суспензии, содержащей 2 млрд. микробных клеток в 1 мл физиологического раствора, выращенной на агаре при 28 °С, и дефибринированной крови морской свинки. Зараженных блох подкармливали через 2–3-е сут на интактных белых мышах, между подкормками содержали при температуре 18–20 °С и относительной влажности воздуха 80–90%. Проведено по 10 подкормок каждой группы блох.

Результаты исследования блокообразующей способности штамма представлены в таблице 7. У *C. tesquorum sungaris*, инфицированных штаммом И-3230, формирование блоков началось на 8-е сут (3 подкормка) после заражающего кормления и продолжалось до конца опыта (по 32-е сут). Передача чумного микроба осуществлена при групповых подкормках семи белым мышам из 10, в шести случаях среди пивших блох выявляли от двух до 10 заблокированных. В основном животные погибали на 2–4-е сут от генерализованной формы чумы.

При заражении штаммом *Y. pestis* 2155 у *C. tesquorum sungaris* процесс блокообразования начался на 12-е сут (4 подкормка) и продолжался 22 дня. Зараженные блохи осуществили передачу возбудителя при групповых подкормках трем белым мышам

из 10 (средняя продолжительность их жизни составила трое суток). При индивидуальном кормлении заблокированных особей передача произошла двум животным из 10 (погибли на 3-и и 6-е сут). Сравнительный анализ блокообразующей способности штаммов чумного микроба в организме блох этого вида показал, что формирование блоков преджелудка чаще происходило у насекомых, инфицированных штаммом И-3230 ($t=4.81$, $p<0.001$).

В анализируемом эксперименте штамм чумного микроба И-3230 значительно превосходил штамм 2155 по способности к формированию конгломератов в виде глыбок (рис. 5). Возможно, этот факт отражает адаптивную особенность данного штамма чумного микроба (И-3230) к сохранению длительное время (холодный период года) в организме блохи *C. tesquorum sungaris*, которая по данным Вершинина (1993) переживает зимний период в основном в стадии имаго. Штамм 2155 активнее формировал «блоки» преджелудка у *X. cheopis* (рис. 5), при этом сроки процесса блокообразования у этих блох были на 3–7-е сут короче, чем у *C. tesquorum sungaris*, при заражении обоими штаммами (Базанова и др., 2000а).

Представления об истории формирования очагов чумы изначально включают два их типа: первичные природные и антропогенные, которые, в свою очередь, подразделяют на синантропные крысиные и вторичные природные (Сунцов, Сунцова, 2006). Самым распространенным и эффективным переносчиком чумного микроба в мире является *X. cheopis*. У этой блохи, паразитирующей на крысах, более часто, чем у других видов блох, чумной микроб формирует блок. Вероятно, это связано с видовыми особенностями этого кровососущего насекомого, обеспечивающими благоприятные условия для ускоренного размножения бактерий и образования агрегированной биопленки на акантах преджелудка (Jarrett et al., 2004).

Таблица 7. Образование агрегированных форм штаммами чумного микроба из Монголии и Китая в организме блох двух видов

Table 7. Formation of aggregated forms by strains of the plague microbe from Mongolia and China in the body of two species fleas

Штамм <i>Y. pestis</i>	Вид блохи	Средняя за подкормку доля блох с конгломератами микроба (%)			
		глыбками	частичными блоками	полными блоками	Всего
И-3230 (Монголия)	<i>Citellophilus tesquorum sungaris</i>	44.8±7.33	5.0±1.64	6.2±1.90	56.0±8.36
	<i>Xenopsylla cheopis</i>	7.9±3.42	0.9±0.26	1.3±0.57	10.0±3.55
2155 (Китай)	<i>C. tesquorum sungaris</i>	2.7±0.77	0.1±0.11	0.9±0.35	3.7±0.91
	<i>X. cheopis</i>	0.5±0.20	1.5±0.50	2.2±0.67	4.2±1.13

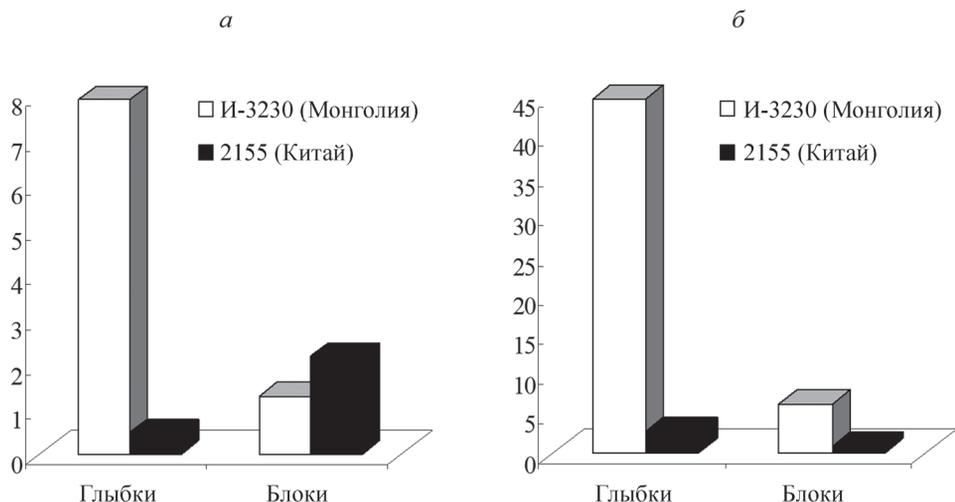


Рисунок 5. Формирование бактериальных глыбок и блоков преджелудка штаммами чумного микроба из Китая и Монголии в организме блох: а – *Xenopsylla cheopis*, б – *Citellophylus tesquorum sungaris*.

Figure 5. Formation of bacterial lumps and blocks of the proventriculus by strains of the plague microbe from China and Mongolia in the body of fleas: а – *Xenopsylla cheopis*, б – *Citellophylus tesquorum sungaris*.

Высказывалось мнение, что наиболее вероятным районом, где чумной микроб сурчиного варианта мог адаптироваться к организму крыс, являются склоны Гималаев в пределах Юго-Западного Китая (провинция Юньнань). Там крысы рода *Rattus* обитают в диких условиях и блохи *X. cheopis*, имея оптимальные условия существования, выступают в качестве основных переносчиков чумы и в наше время (Козлов, Султанов, 2000). Следует отметить сомнительность данного высказывания, поскольку горная система Гималаев не достигает провинции Юньнань, а в этих местах и сейчас, и в обозримом прошлом отсутствуют и отсутствовали сурки. Кроме того, в естественных биотопах Юньнани массовым видом грызунов является желтобрюхая крыса (*Rattus flavipectus*), не устраивающая сложных нор и не имеющая специфических блох (Сунцов, 2020). Блоха *X. cheopis* имеет африканское происхождение и появилась в Юго-Восточной Азии с расселяющимися синантропными крысами не ранее середины XIX столетия. Более вероятным местом возможного возникновения океанической расы чумного микроба является Северо-Западная Индия или Пакистан, где имеются тесные контакты красных (или гималайских) сурков с индийской песчанкой (*Tatera indica*) и паразитирующей на ней блохой *Xenopsylla astia*, являющейся эффективным переносчиком чумы. Дефицит метаболического глицерина в тканях индийской песчанки и привел к появлению глицерин-отрицательных штаммов и их дальнейшему распространению среди синантропных крыс и распространившихся с ними блох *X. cheopis* (Сунцов, 2020).

Исследуемый штамм чумного микроба из Маньчжурии изолирован от человека, что позволяло бы предположить его возможную исходную циркуляцию в паразитарной системе синантропные крысы рода *Rattus* – *X. cheopis*. Но эпидемия чумы, произошедшая в Маньчжурии в 1947 г., имела источником эпизоотию этой инфекции среди даурских сусликов (Краминский, 1953). Т.е. использованный в опытах штамм континентального биовара был исторически адаптирован к системе даурский суслик – блоха *C. tesquorum*, что и подтверждается в нашем эксперименте с выявленным невысоким уровнем блокообразования у блох *X. cheopis*. Чумной микроб, изолированный на территории Монголии от блохи *C. tesquorum*, скорее всего, циркулирует с помощью блох этого вида в популяциях даурского суслика, демонстрируя высокую степень приспособленности к передаче инфекции через образование блока. Тем не менее стоит отметить, что в проведенных опытах экспериментальным путем установлена возможность достаточно высокого уровня трансмиссии данных штаммов эктопаразитами из других паразитарных систем.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выявлено, что взаимоотношения возбудителя чумы и блох, происходящих с различных участков очаговости, имеют свои особенности. В первом случае, при исследовании разных популяций *C. tesquorum altaicus* и *R. li transbaikalica*, более активное формирование агрегированных форм чумного микроба происходило в блохах обоих видов, исторически контактировавших с подобным вариантом возбудителя. Ранее некоторое преимущество штаммов по приживаемости в организме и образованию блока преджелудка, адаптированных к данному виду переносчиков, было показано на блохах больших песчанок *X. skrjabini* из Среднеазиатского пустынного очага (Лухнова, Казакбаева, 1985). Сходная картина наблюдается и в наших опытах. В данном случае можно предположить существование специфичности исторически сложившихся взаимоотношений популяции блохи и возбудителя чумы, циркулирующего на ее территории. Последнее подтверждается и опытами, проведенными с двумя штаммами возбудителя чумы из различных участков очаговости и лабораторной популяцией *C. tesquorum altaicus*, происходящей с той же территории, что и один из исследуемых штаммов. Достоверные различия во взаимоотношениях чумного микроба и блох по двум показателям (частоте формирования бактериальных глыбок и блока преджелудка) свидетельствуют об адаптации микроорганизма к переносчику на популяционном уровне. У штамма И-3428, циркулирующего на Каргинском мезоочаге, способность формировать бактериальные глыбки и блоки преджелудка у *C. tesquorum altaicus*, происходящих с той же территории, была значительно выше, чем у штамма И-3327 из Саглинского мезоочага. Необходимо отметить, что особенности взаимоотношений между переносчиком и возбудителем, адаптированным к организму данного переносчика, не всегда можно выявить, регистрируя среди инфицированных блох только особей с блоком преджелудка. Например, достовер-

ность различий между двумя природными популяциями *C. tesquorum altaicus* и *R. li transbaikalica* во взаимоотношениях с возбудителем чумы была установлена благодаря тому, что в экспериментальных группах насекомых учитывали не только блокированных особей, но и всех блох со сформировавшимися агрегатами (конгломератами) чумного микроба.

Выявлена возможность установления функциональных контактов (возбудитель–переносчик) между чумным микробом и блохами из географически разобщенных популяций. Чумной микроб, циркулирующий на территории Хэнтейского природного очага Монголии, может формировать блоки преджелудка у *C. tesquorum* из Забайкалья и Тувы, а зараженные насекомые могут осуществлять передачу возбудителя животным с генерализацией у них инфекционного процесса, что показывает принципиальную возможность его укоренения и дальнейшей трансмиссии в местных биоценозах. Укоренение и дальнейшую циркуляцию микроба в популяциях грызунов и насекомых на неочаговой по чуме территории пока следует рассматривать как маловероятные. Показано, что значительно чаще блок преджелудка формировался у имаго «Забайкальской» популяции. Насекомые, взятые в этот опыт, выведены от блох из сборов с участка Забайкальского очага, расположенного вблизи границы с Монголией. Частота блокообразования в несколько раз превосходила ранее установленную величину показателя для данного вида блох. Эти насекомые характеризовались и более высокой векторной способностью. У *C. tesquorum altaicus* «Тувинской» популяции блокообразование происходило с такой же частотой, что и при инфицировании блох типичным для Тувинского природного очага штаммом возбудителя чумы. У *C. tesquorum* с неочаговой по чуме территории случаев блокообразования не зарегистрировано. Полученные данные предполагают возможность циркуляции чумного микроба из Монголии в случае его заноса на территорию Забайкалья с участием *C. tesquorum sungaris*.

Нельзя исключить возможность взаимодействия чумного микроба и блох из разных паразитарных систем (из сибирских природных очагов, а также Монголии и Китая). При этом необходимо учитывать, что адаптивная пластичность возбудителя чумы определяется не только особенностями структурной организации сочленов паразитарной системы и условиями существования, но и наличием исторических контактов местных популяций переносчика с возбудителем чумы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Апарин Г.П., Голубинский Е.П. 1989. Микробиология чумы. Иркутск, Иркутский госуниверситет, 92 с. [Aparin G.P., Golubinsky E.P. 1989. Plague microbiology. Irkutsk, Irkutsk State University, 92 pp. (In Russian)]
- Адъяасурэн З., Цэрэнноров Д., Мягмар Ж., Ганхуяг Ц., Отгонбаяр Д., Баяр Ц., Вержуцкий Д.Б., Ганболд Д., Балахонов С.В. 2014. Современная ситуация в природных очагах чумы Монголии. Дальневосточный журнал инфекционной патологии 25: 22–25. [Adjasuren Z., Tserennorov D., Mjagmar Zh., Ganhujag C., Otgonbayar D., Bayar C., Verzhutsky D.B., Ganbold D., Balakhonov S.V. The current situation in the plague natural foci in Mongolia. Far Eastern Journal of Infectious Pathology 25: 22–25. (In Russian)]

- Базанова Л.П. 2009. Взаимоотношения чумного микроба (*Yersinia pestis*) и блох (Siphonaptera) (на примере сибирских природных очагов чумы): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Улан-Удэ, 46 с. [Bazanova L.P. 2009. The relationship between the plague microbe (*Yersinia pestis*) and fleas (Siphonaptera) (on the example of Siberian natural plague foci): Abstract. dis. ... doct. biol. sciences. Ulan-Ude, 46 pp. (In Russian)]
- Базанова Л.П., Вержущий Д.Б. 2001. К оценке эпизоотологической роли блохи *Rhadinopsylla li transbaikalica* Ioff et Tifl. (1946) в Тувинском природном очаге чумы. Актуальные проблемы инфектологии и паразитологии: Материалы международной научной конференции. Томск, 42. [Bazanova L.P., Verzhutsky D.B. 2001. Evaluation of the epizootic role of the flea *Rhadinopsylla li transbaikalica* Ioff et Tifl. (1946) in the Tuva natural plague focus. Actual problems of infectious diseases and parasitology: Materials of the international scientific conference. Tomsk, 42. (In Russian)]
- Базанова Л.П., Вержущий Д.Б. 2009. Эпизоотологическое значение блох (Siphonaptera) в Тувинском природном очаге чумы (обзор). Байкальский зоологический журнал 3: 13–22. [Bazanova L.P., Verzhutsky D.B. 2009. Epizootological significance of fleas (Siphonaptera) in the Tuva natural plague focus (review). Baikal Zoological Journal 3: 13–22. (In Russian)]
- Базанова Л.П., Вержущий Д.Б. 2019. Межпопуляционные различия блох в трансмиссии чумного микроба в Тувинском природном очаге. Дальневосточный журнал инфекционной патологии 37: 49–50. [Bazanova L.P., Verzhutsky D.B. 2019. Interspecific differences of fleas in the transmission of the plague microbe in the Tuva natural focus. Far Eastern Journal of Infectious Pathology 37: 49–50. (In Russian)]
- Базанова Л.П., Вержущий Д.Б., Никитин А.Я., Токмакова Е.Г., Воронова Г.А., Хабаров А.В. 2006. Особенности взаимоотношений возбудителя чумы и блох с различных участков Тувинского природного очага. Медицинская паразитология и паразитарные болезни 3: 35–38. [Bazanova L.P., Verzhutsky D.B., Nikitin A.Ya., Tokmakova E.G., Voronova G.A., Khabarov A.V. 2006. Peculiarities of the relationship between the causative agent of plague and fleas from different parts of the Tuva natural focus. Medical Parasitology and Parasitic Diseases 3: 35–38. (In Russian)]
- Базанова Л.П., Вержущий Д.Б., Никитин А.Я., Токмакова Е.Г., Хабаров А.В. 2004. Различия между двумя популяциями *Citellophilus tesquorum altaicus* из Тувинского природного очага чумы по особенностям взаимоотношений с возбудителем и морфологическим признакам. Медицинская паразитология и паразитарные болезни 1: 37–39. [Bazanova L.P., Verzhutsky D.B., Nikitin A.Ya., Tokmakova E.G., Khabarov A.V. 2004. Differences between two populations of *Citellophilus tesquorum altaicus* from the Tuva natural plague focus in terms of the relationship with the pathogen and morphological characteristics. Medical Parasitology and Parasitic Diseases 1: 37–39. (In Russian)]
- Базанова Л.П., Вержущий Д.Б., Хабаров А.В. 2000а. Межпопуляционные различия во взаимоотношениях с возбудителем чумы двух массовых видов блох длиннохвостого суслика из Тувинского природного очага. Карантинные и зоонозные инфекции в Казахстане: Материалы Международного симпозиума. Алматы, 2: 48–52. [Bazanova L.P., Verzhutsky D.B., Khabarov A.V. 2000. Interspecific differences in the relationship with the plague pathogen of two common species of long-tailed ground squirrel fleas from the Tuva natural focus. Quarantine and Zoonotic Infections in Kazakhstan: Materials of the International symposium. Almaty, 2: 48–52. (In Russian)]
- Базанова Л.П., Воронова Г.А., Косилко С.А. 2010. Взаимоотношения возбудителя и переносчика чумы из географически разобщенных популяций. Проблемы особо опасных инфекций 4 (106): 66–69. [Bazanova L.P., Voronova G.A., Kosilko S.A. 2010. The relationship between the causative agent and the carrier of plague from geographically dispersed populations. Problems of Especially Dangerous Infections 4 (106): 66–69. (In Russian)]
- Базанова Л.П., Воронова Г.А., Косилко С.А. 2013. Взаимоотношения возбудителя и переносчика чумы из разных паразитарных систем. Медицинская паразитология и паразитарные болезни 1: 12–16. [Bazanova L.P., Voronova G.A., Kosilko S.A. 2013. The relationship between the causative agent and the carrier of plague from different parasitic systems. Medical Parasitology and Parasitic Diseases 1: 12–16. (In Russian)]

- Базанова Л.П., Воронова Г.А., Токмакова Е.Г. 2000б. Различия в образовании блока преджелудка у самцов и самок *Xenopsylla cheopis* (Siphonaptera: Pulicidae). Паразитология 34 (1): 56–59. [Bazanova L.P., Voronova G.A., Tokmakova E.G. 2000. Differences in the formation of a pre-stomach block in males and females of *Xenopsylla cheopis* (Siphonaptera: Pulicidae). Parasitologiya 34 (1): 56–59. (In Russian)]
- Базанова Л.П., Маевский М.П. 1996. Длительность сохранения чумного микроба в организме блохи *Citellophilus tesquorum altaicus*. Медицинская паразитология и паразитарные болезни 1: 45–48. [Bazanova L.P., Mayevsky M.P. 1996. Duration of preservation of the plague microbe in the organism of the flea *Citellophilus tesquorum altaicus*. Medical Parasitology and Parasitic Diseases 1: 45–48. (In Russian)]
- Базанова Л.П., Токмакова Е.Г., Маевский М.П. 2003. Значение заблокированных и неблокированных блох *Citellophilus tesquorum altaicus* в передаче чумной инфекции. Проблемы особо опасных инфекций 86: 14–20. [Bazanova L.P., Tokmakova E.G., Mayevsky M.P. 2003. The role of blocked and unblocked fleas *Citellophilus tesquorum altaicus* in the transmission of plague infection. Problems of Especially Dangerous Infections 86: 14–20. (In Russian)]
- Балахонov 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. Ретроспективный анализ, Эпизоотологический мониторинг, современное состояние Новосибирск, Наука-Центр, 272 с. [Balakhonov S.V. et al. 2014. Gorno-Altai natural plague focus. Retrospective analysis, epizootological monitoring, current state. Novosibirsk, Science Center, 272 pp. (In Russian)]
- Балахонov С.В., Вержущий Д.Б., Холин А.В., Базанова Л.П., Климов В.Т., Косилко С.А., Окунев Л.П., Токмакова Е.Г., Шестопалов М.Ю., Галацевич Н.Ф., Акимова И.С., Салчак Л.К. 2019. Тувинский природный очаг чумы Иркутск, Иркутский госуниверситет, 286 с. [Balakhonov S.V. et al. 2019. Tuva natural plague focus. Irkutsk, Irkutsk State University, 286 pp. (In Russian)]
- Бибикова В.А., Классовский Л.Н. 1974. Передача чумы блохами. М., Медицина, 188 с. [Bibikova V.A., Klassovsky L.N. 1974. Transmission of the plague by fleas. M., Medicine, 188 p. (In Russian)]
- Брюханова Г.Д., Цэрэнноров Д., Щедрин В.И., Чумакова И.В., Грижебовский Г.М. 1999. Особенности передачи чумы блохами *Citellophilus tesquorum sungaris*. Scient. Journal Centre Control and Research of Nat. Infect. Diseases. Ulaanbaatar, 7: 205–206. [Bryukhanova G.D., Tserennorov D., Shchedrin V.I., Chumakova I.V., Grizhebovsky G.M. 1999. Peculiarities of transmission of plague by fleas *Citellophilus tesquorum sungaris*. Scient. Journal Center Control and Research of Nat. Infect. Diseases. Ulaanbaatar, 7: 205–206. (In Russian)]
- Вашенков В.С. 1999. Роль блох в эпизоотологии чумы. Паразитология 33 (3): 198–209. [Vaschenok V.S. 1999. The role of fleas in plague epizootology. Parasitologiya 33 (3): 198–209. (In Russian)]
- Вержущий Д.Б. 1999. Эпизоотологическая роль популяционной организации населения блох длиннохвостого суслика в Тувинском природном очаге чумы. Паразитология 33 (3): 242–249. [Verzhutsky D.B. 1999. Epizootological role of the population organization of the long-tailed ground squirrel fleas in the Tuva natural plague focus. Parasitologiya 33 (3): 242–249. (In Russian)]
- Вержущий Д.Б. 2005. Пространственная организация населения хозяина и его эктопаразитов: теоретические и прикладные аспекты (на примере длиннохвостого суслика и его блох). Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Иркутск, 46 с. [Verzhutsky D.B. 2005. Spatial organization of the host population and its ectoparasites: theoretical and applied aspects (on the example of the long-tailed ground squirrel and its fleas). Abstract dis. ... doct. of biol. sciences. Irkutsk, 46 pp. (In Russian)]
- Вержущий Д.Б. 2006. Межпопуляционные связи у длиннохвостого суслика в Юго-Западной Туве. Бюллетень МОИП, отд. биол. 111 (5): 52–59. [Verzhutskiy D.B. 2006. Interpopulation relationships in the long-tailed ground squirrel in South-West Tuva. Bulletin MOIP, dep. biol. 111 (5): 52–59. (In Russian)]
- Вержущий Д.Б. 2012. Маркерная роль эктопаразитов в популяционных исследованиях их хозяев. Байкальский зоологический журнал 10 (2): 94–102. [Verzhutsky D.B. 2012. The marker role of ectoparasites in population studies of their hosts. Baikal Zoological Journal 10 (2): 94–102. (In Russian)]

- Вержущий Д.Б. 2018. Активизация природных очагов чумы в Центральной Азии: беспочвенные опасения или реальная угроза. *Природа Внутренней Азии* 6 (1): 7–17. [Verzhutsky D.B. 2018. Activation of natural foci of plague in Central Asia: groundless fears or a real threat. *The Nature of Inner Asia* 6 (1): 7–17. (In Russian)]
- Вержущий Д.Б., Зонов Г.Б., Попов В.В. 1990. Эпизоотологическое значение накопления блох в агрегациях самок длиннохвостого суслика в Тувинском природном очаге чумы. *Паразитология* 24 (3): 186–192. [Verzhutsky D.B., Zonov G.B., Popov V.V. 1990. Epizootological significance of flea accumulation in aggregations of long-tailed ground squirrel females in the Tuvian natural focus of plague. *Parasitologiya* 24 (3): 186–192. (In Russian)]
- Вержущий Д.Б., Ткаченко С.В., Галацевич Н.Ф., Чумакова Н.А., Немкова Н.К., Акимова И.С., Холин А.В., Балахонov С.В. 2016. Обнаружение новых эпизоотических участков в Тувинском природном очаге чумы. *Национальные приоритеты России* 22 (4): 17–21. [Verzhutsky D.B., Tkachenko S.V., Galatsevich N.F., Chumakova N.A., Nemkova N.K., Akimova I.S., Kholin A.V., Balakhonov S.V. 2016. Discovery of new epizootic sites in the Tuva natural plague focus. *National Priorities of Russia* 22 (4): 17–21. (In Russian)]
- 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. [Verzhutsky D.B., Chumakova N.A., Galatsevich N.F., Kovaleva N.I. 2009. To the ecology of the flea *Citellophilus tesquorum* Wagn., 1898 in South-West Tuva. *Baikal Zoological Journal* 1: 17–22. (In Russian)]
- Вершинин Е.А. 1993. Экологические особенности блох даурского суслика в Забайкальском природном очаге чумы. Дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 243 с. [Vershinin E.A. 1993. Ecological features of the fleas of the Daurian ground squirrel in the Transbaikal natural plague focus. *Dis. ... cand. biol. sciences. Irkutsk*, 243 pp. (In Russian)]
- Воронова Г.А. 1978. *Ceratophyllus tesquorum altaicus* Ioff 1936 как основной переносчик и хранитель чумного микроба в Тувинском природном очаге. Эпидемиология и профилактика особо опасных инфекций в МНР и СССР. Улан-Батор, Госиздат, 152–155. [Voronova G.A. 1978. *Ceratophyllus tesquorum altaicus* Ioff 1936 as the main carrier and guardian of the plague microbe in the Tuva natural focus. *Epidemiology and prevention of especially dangerous infections in the Mongolian People's Republic and the USSR. Ulaanbaatar, State Publishing House*, 152–155. (In Russian)]
- Воронова Г.А., Базанова Л.П. 2009. О возможности возникновения локальных эпизоотий на территории Сибири при заносе возбудителя чумы из Монголии. *Журнал инфекционной патологии* 16 (3): 88–89. [Voronova G.A., Bazanova L.P. 2009. On the possibility of local epizootics on the territory of Siberia when the plague pathogen is brought in from Mongolia. *Journal of Infectious Pathology* 16 (3): 88–89. (In Russian)]
- Князева Т.В., Топорков В.П., Бережнов А.З., Величко Л.Н., Балухин В.Н., Гордиенко Т.Г., Подсвиорова В.В. 1989. Сравнение эффективности передачи чумы блохами малого суслика из разных природных популяций. Природная очаговость, микробиология и профилактика зоонозов. Саратов, 116–121. [Knyazeva T.V., Toporkov V.P., Berezhnov A.Z., Velichko L.N., Balukhin V.N., Gordienko T.G., Podsvirova V.V. 1989. Comparison of the efficiency of transmission of plague by small ground squirrel fleas from different natural populations. *Natural focus, microbiol. and profilact. zoonoses. Saratov*, 116–121. (In Russian)]
- Козлов М.П., Султанов Г.В. 2000. Чума (природная очаговость, эпизоотология). Махачкала, Мавел, 304 с. [Kozlov M.P., Sultanov G.V. 2000. *Plague (natural foci, epizootology)*. Makhachkala, Mavel, 304 p. (In Russian)]
- Коренберг Э.И. 2010. Природная очаговость инфекций: современные проблемы и перспективы исследований. *Зоологический журнал* 89 (1): 5–17. [Korenberg E.I. 2010. Natural focus of infections: current problems and research prospects. *Zoologicheskii Zhurnal* 89 (1): 5–17. (In Russian)]
- Краминский В.А. 1953. Материалы по военной эпидемиологии Китая. Дис. ... канд. мед. наук. Ворошилов, 612 с. [Kraminsky V.A. 1953. *Materials on the military epidemiology of China*. *Dis. ... cand. med. sciences. Voroshilov*, 612 p. (In Russian)]

- Кучерук В.В. 1972. Структура, типология и районирование природных очагов болезней человека. Итоги развития учения о природной очаговости болезней человека и дальнейшие задачи. М., Медицина, 180–212. [Kucheruk V.V. 1972. Structure, typology and regionalization of natural foci of human diseases. The results of the development of the doctrine of natural foci of human diseases and further tasks. M., Medicine, 180–212. (In Russian)]
- Логачев А.И. 1999. Особенности штаммов чумного микроба, изолированных на различных участках Тувинского природного очага чумы. Chinese Journal of Control of Endemic Diseases 14: 210–212. [Logachev A.I. 1999. Features of the strains of the plague microbe isolated in different parts of the Tuva natural plague focus. Chinese Journal of Control of Endemic Diseases 14: 210–212. (In Russian)]
- Лухнова Л.Ю., Казакбаева Р.А. 1985. Приживаемость и конкурентная способность штаммов возбудителя чумы в организме разных переносчиков. Тезисы докл. XII Межреспубликанской науч.-практ. конф. противочумных учреждений Средней Азии и Казахстана по профилактике чумы. Алма-Ата, 69–71. [Lukhnova L.Yu., Kazakbaeva R.A. 1985. The survival and competitive ability of strains of the plague pathogen in the body of different vectors. Abstracts of the XII Inter-republican scientific-practical conference of anti-plague institutions in Central Asia and Kazakhstan on the prevention of plague. Alma-Ata, 69–71. (In Russian)]
- Марамович А.С., Косилко С.А., Иннокентьева Т.И., Воронова Г.А., Базанова Л.П., Никитин А.Я., Окунев Л.П. 2008. Чума в Китае. Опасность заноса в регионы Сибири и Дальнего Востока. Журнал микробиологии, эпидемиологии и иммунологии 1: 95–99. [Maramovich A.S., Kosilko S.A., Innokentieva T.I., Voronova G.A., Bazanova L.P., Nikitin A.Ya., Okunev L.P. 2008. Plague in China. The danger of drifting into the regions of Siberia and the Far East. Journal of Microbiology, Epidemiology and Immunobiology 1: 95–99. (In Russian)]
- Медведев С.Г., Вержущий Д.Б., Котти Б.К. 2020. Разнообразие переносчиков возбудителя чумы: полигостальные паразиты – блохи рода *Rhadinopsylla* Jordan et Rotschild, 1911 (Siphonaptera: Hystrichopsyllidae). Паразитология 54 (3): 205–230. [Medvedev S.G., Verzhutsky D.B., Kotti B.K. 2020. Diversity of carriers of the plague pathogen: polygostal parasites – fleas of the genus *Rhadinopsylla* Jordan et Rotschild, 1911 (Siphonaptera: Hystrichopsyllidae). Parasitologiya 54 (3): 205–230. (In Russian)]. <https://doi.org/10.31857/S1234567806030037>
- Медведев С.Г., Котти Б.К., Вержущий Д.Б. 2019. Разнообразие блох (Siphonaptera) – переносчиков возбудителей чумы: паразит сусликов – блоха *Citellophilus tesquorum* (Wagner, 1898). Паразитология 53 (3): 179–197. [Medvedev S.G., Kotti B.K., Verzhutsky D.B. 2019. Diversity of fleas (Siphonaptera) – carriers of plague pathogens: parasite of ground squirrels – flea *Citellophilus tesquorum* (Wagner, 1898). Parasitologiya 53 (3): 179–197. (In Russian)] <https://doi.org/10.1134/S0031184719030013>
- Никитин А.Я., Базанова Л.П. 2003. Исследование возможности образования эффективных ксенопар между *Yersinia pestis* и блохой *Citellophilus tesquorum*. Бюллетень восточно-сибирского научного центра СО РАМН 3: 152–155. [Nikitin A.Ya., Bazanova L.P. 2003. Investigation of the possibility of effective xenopair formation between *Yersinia pestis* and the flea *Citellophilus tesquorum*. Bulletin of the West Siberian Scientific Center of the Siberian Branch of the Russian Academy of Medical Science 3: 152–155. (In Russian)]
- Никитин А.Я., Сосунова И.А. 2003. Анализ и прогноз временных рядов в экологических наблюдениях и экспериментах (Учебное пособие). Иркутск, ИГПУ, 81 с. [Nikitin A.Ya., Sosunova I.A. 2003. Analysis and forecast of time series in environmental observations and experiments (Textbook). Irkutsk, IGPU, 81 pp. (In Russian)]
- Попов В.В., Вержущий Д.Б. 1988. Характеристика внутрипопуляционных группировок длиннохвостого суслика (*Citellus undulatus* Pall.) в период депрессии численности. Бюллетень МОИП, отд. биол. 93 (6): 47–50. [Popov V.V., Verzhutsky D.B. 1988. Characteristics of intrapopulation groups of long-tailed ground squirrel (*Citellus undulatus* Pall.) during population depression. Bulletin MOIP, dep. biol. 93 (6): 47–50. (In Russian)]

- Розанова Г.Н., Осипова С.П., Багдасарова Т.Г. 1982. Способность штаммов чумного микроба с различным характером питания к образованию блока в организме блох. Болезни с природ. очагов. на Кавказе: Тез. докл. науч. конф. Ставрополь, 122–123. [Rozanova G.N., Osipova S.P., Bagdasarova T.G. 1982. The ability of strains of the plague microbe with different feeding patterns to form a block in the body of fleas. Disease from natural foci in the Caucasus: Abstracts report scientific. conf. Stavropol, 122–123. (In Russian)]
- Рокицкий П.Ф. 1967. Биологическая статистика. Минск, Высшая школа, 328 с. [Rokitsky P.F. 1967. Biological statistics. Minsk, Vyshyeishaja Shkola, 328 pp. (In Russian)]
- Сержанов О.С., Хрущевская Н.М., Чумаченко В.Д., Асенов Г.А., Матаков М.И. 1979. Блокообразование у блох *Xenopsylla gerbilli caspica* из различных ландшафтно-экологических участков Кызылкумов. Проблемы особо опасных инфекций 4: 58–60. [Serzhanov O.S., Khruscelevskaya N.M., Chumachenko V.D., Asenov G.A., Matakov M.I. 1979. Block formation in fleas *Xenopsylla gerbilli caspica* from various landscape-ecological areas of the Kyzyl Kum. Problems of especially dangerous infections 4: 58–60. (In Russian)]
- Слудский А.А., Бойко А.В., Ляпин М.Н., Тарасов М.А. 2019. Популяционный подход к определению границ и количеству природных очагов чумы. Поволжский экологический журнал 4: 493–502. [Sludsky A.A., Boyko A.V., Lyapin M.N., Tarasov M.A. 2019. A population-based approach to defining the boundaries and the number of natural foci of plague. Povolzhskiy Journal of Ecology 4: 493–502. (In Russian)]. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2019-4-493-502>
- Слудский А.А., Дерлято К.И., Головкин Э.Н., Агеев В.С. 2003. Гиссарский природный очаг чумы. Саратов: изд-во Саратовск. ун-та, 248 с. [Sludsky A.A., Derlyatko K.I., Golovko E.N., Ageev V.S. 2003. Gissar natural plague focus. Saratov, Saratov State University, 248 pp. (In Russian)]
- Сулейменов Б.М. 2009. Энзоотия и эпизоотия чумы. Алматы, 476 с. [Suleimenov B.M. 2009. Enzooty and epizooty of plague. Almaty, 476 pp. (In Russian)]
- Сунцов В.В. 2020. Гостальный эффект территориальной экспансии микроба чумы *Yersinia pestis* из популяций монгольского сурка-тарбагана (*Marmota sibirica*). Зоологический журнал 99 (11): 1307–1320. [Suntsov V.V. 2020. Gostal effect of the territorial expansion of the plague microbe *Yersinia pestis* from the populations of the Mongolian tarbagan (*Marmota sibirica*). Zoologicheskii Zhurnal 99 (11): 1307–1320. (In Russian)] <https://doi.org/10.31857/S0044513420090160>
- Сунцов В.В., Сунцова Н.И. 2006. Чума. Происхождение и эволюция эпизоотической системы (экологические, географические и социальные аспекты). М., КМК Scientific Press, 247 с. [Suntsov V.V., Suntsova N.I. 2006. Plague. Origin and evolution of the epizootic system (ecological, geographic and social aspects). M., KMK Scientific Press, 247 pp. (In Russian)]
- Токмакова Е.Г., Базанова Л.П., Вершинин Е.А. 2019. Способность блох *Citellophilus tesquorum* и *Frontopsylla luculenta* (Siphonaptera, Ceratophilidae) к переживанию отрицательных температур в зимний период. Паразитология 53 (2): 120–128. [Tokmakova E.G., Bazanova L.P., Vershinin E.A. 2019. Ability of fleas *Citellophilus tesquorum* and *Frontopsylla luculenta* (Siphonaptera, Ceratophilidae) to survive negative temperatures in winter. Parasitologiya 53 (2): 120–128. (In Russian)]. <https://doi.org/10.1134/S0031184719020030>
- Феоктистов А.З., Даниленко А.Ф., Юзвик Л.Н., Шведко Л.П. 1974. Эффективность массовых видов блох Забайкалья как переносчиков чумы. Доклады Иркутского противочумного института 10: 206–208. [Feoktistov A.Z., Danilenko A.F., Yuzvik L.N., Shvedko L.P. 1974. Efficiency of common species of fleas of Transbaikalia as carriers of plague. Reports of the Irkutsk Anti-Plague Institute 10: 206–208. (In Russian)]
- Цэрэнноров Д. 1999. Эпизоотологическое значение блох *Citellophilus tesquorum sungaris* (Jordan, 1929) и *Frontopsylla luculenta luculenta* (Jordan et Rothschild, 1923) в природных очагах чумы Монголии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ставрополь, 18 с. [Tserennorov D. 1999. Epizootological significance of fleas *Citellophilus tesquorum sungaris* (Jordan, 1929) and *Frontopsylla luculenta luculenta* (Jordan et Rothschild, 1923) in natural foci of plague in Mongolia: Abst. dis. ... cand. biol. sciences. Stavropol, 18 pp. (In Russian)]

- Эйгелис Ю.К. 1980. Грызуны Восточного Закавказья и проблема оздоровления местных очагов чумы. Саратов: изд-во Саратовск. ун-та, 262 с. [Eigelis Yu.K. 1980. Rodents of the Eastern Transcaucasia and the problem of improving local plague foci. Saratov: Saratov State University, 262 pp. (In Russian)]
- Bolormaa G., Undraa B., Baigalmaa M., Otgonbaatar D. 2010. Plague in Mongolia. Vector-Borne and Zoonotic Diseases 10 (1): 69–75.
- Enkhbaatar L., Jamiyansbarav B., Ariuntuya O., Batsaikhan B. 2003. The Prevalence and Prognosis of Plague in Mongolia. Scientific Journal Center for Infectious Diseases with Natural Foci (Ulaanbaatar) 11: 253–257.
- Jarrett C.O., Deak E., Isherwood K.E., Oyston P.S., Fischer E.R., Whitney A.R., Kobayashi S.D., DeLeo F.R., Hinnebusch B.J. 2004. Transmission of *Yersinia pestis* from an infectious biofilm in the flea vector. Journal of Infectious Diseases 190: 783–792. <https://doi.org/10.1086/422695>
- The Atlas of Plague and Its Environment in the People's Republic of China. 2000. Beijing, Science Press, 221 pp.

INTERPOPULATION DIFFERENCES OF FLEAS (SIPHONAPTERA) IN THE TRANSMISSION OF PLAGUE PATHOGEN

L. P. Bazanova, D. B. Verzhutsky

Keywords: fleas, population diversity, *Yersinia pestis*

SUMMARY

The interactions of the plague pathogen with fleas from various natural populations have been considered. A significant effect of the population factor on the proventriculus block formation, on the intensity of the microbial clumps formation in the gastric tract of insects, and on the efficiency of the pathogen transmission to intact animals has been demonstrated on the basis of large-scale experimental work carried out mainly in the Siberian natural foci of plague. The results led us to assume that the ecological plasticity of the plague pathogen was caused not only by its close contacts with specific flea populations in the past. However, this factor significantly affects the characteristics of the interaction between the pathogen and these insects.

УДК 595.775:616.98:579.842.23(47-13)

ГОСТАЛЬНАЯ ПРИУРОЧЕННОСТЬ ОСНОВНОГО ПЕРЕНОСЧИКА ВОЗБУДИТЕЛЯ ЧУМЫ БЛОХ *NOSOPSYLLUS LAEVICEPS* (SIPHONAPTERA) НА ТЕРРИТОРИИ ЮЖНОЙ ЧАСТИ ПРИКАСПИЙСКОГО ПЕСЧАНОГО ПРИРОДНОГО ОЧАГА ЧУМЫ

© 2021 г. Н. В. Ермолова^{а,*}, Ю. С. Артюшина^а,
Е. В. Лазаренко^а, Д. М. Бамматов^с, М. П. Григорьев^а,
Л. И. Климова^б, Д. Б. Сурхаев^б, А. Х. Халидов^б

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

^б ФКУЗ «Дагестанская противочумная станция» Роспотребнадзора,
ул. 5-й Жилгородок, 13, Махачкала, 367015 Россия

^с ФКУЗ «Астраханская противочумная станция» Роспотребнадзора,
ул. Кубанская, 3, Астрахань 414000 Россия

*e-mail: natalya_ermolova@inbox.ru

Поступила в редакцию 14.05.2021 г.

После доработки 07.07.2021 г.

Принята к печати 15.07.2021 г.

Ставропольская часть Прикаспийского песчаного природного очага чумы (шифр 43) расположена в Восточном Предкавказье. Основными носителями возбудителя чумы в очаге являются малые песчанки (полуденная *Meriones meridianus* Pallas, 1773 и гребенщикова *Meriones tamariscinus* Pallas 1773) и малый суслик *Spermophilus pygmaeus* Pallas, 1779. Основные переносчики – блохи малых песчанок *Nosopsyllus (Gerbillophilus) laeviceps* (Wagner, 1909) – собраны из шерсти прокормителей 15 видов: 13 видов грызунов и двух видов насекомых. Выявлена гостальная приуроченность к песчанке гребенщиковой (в большей степени) и песчанке полуденной. Наибольшая численность имаго этих блох из шерсти песчанок была зарегистрирована в весенний период. Осенью численность была в 1.5–2.5 раза меньше весенней. Коэффициент сходства Серенсена-Чекановского показывает низкую степень сходства количественных значений обилия блох *N. laeviceps* в популяциях двух видов малых песчанок. Тест Манна-Вилкоксона-Уитни показывает существенные и значимые различия между рядами индексов обилия *N. laeviceps* на гребенщиковах и полуденных песчанках. Из шерсти дополнительных прокормителей блохи *N. laeviceps* собраны в незначительном количестве.

Ключевые слова: блохи *N. laeviceps*, основные и дополнительные прокормители, гостальная приуроченность, природный очаг чумы, численность блох

DOI: 10.31857/S0031184721050033

Прикаспийский песчаный природный очаг чумы (шифр 43) как самостоятельный очаг выделен из Прикаспийского Северо-Западного очага (шифр 14) в 1987 г. (Дятлов и др., 2001; Федорова и др., 2004). Ставропольская часть Прикаспийского песчаного очага чумы расположена в Восточном Предкавказье и занимает западную часть Терско-Кумского междуречья, а также находящийся к северу от реки Кумы участок Кумо-Маньчской впадины. В ландшафтном отношении очаговая территория представляет собой наклонную в сторону Каспийского моря слабохолмистую равнину. По специфике ландшафтно-климатических условий описываемая территория разделена на три ландшафтно-климатических зоны: Моздокскую, Ногайскую и Кумо-Маньчскую степи (перечислены по степени нарастания аридности). Физическая площадь Ставропольской части Прикаспийского песчаного очага по данным до 2016 г. – 19200 км². Административно территория до 2016 г. была представлена 9 районами Ставропольского края: Курским, Нефтекумским, Левокумским (восточная половина), Буденновским (южная половина), Степновским, Советским, Новоселицким, Кировским и Георгиевским. В настоящее время очаговая территория уменьшилась из-за сокращения ареала основных носителей возбудителя чумы и располагается в границах пяти административных районов: Курского, Левокумского, Арзгирского, Нефтекумского, Степновского.

Основными носителями микроба чумы в очаге являются малые песчанки (полуденная *Meriones meridianus* Pallas, 1773 и гребенщикова *Meriones tamariscinus* Pallas, 1773), малый суслик *Spermophilus pygmaeus* Pallas, 1779; основным переносчиком является блоха малых песчанок *Nosopsyllus (Gerbillophilus) laeviceps* (Wagner, 1909). С 2015 г. Ставропольская часть Прикаспийского песчаного природного очага чумы находится в фазе межэпизоотического периода (Бамматов и др., 2015; Попова и др., 2016; Григорьев и др., 2019).

В Прикаспийском песчаном природном очаге чумы в структуре таксоценозов блох малых песчанок явно преобладает их специфический паразит – блоха *N. laeviceps*, индекс доминирования которой достигает 97–99% (Ермолова и др., 2020). Этот вид широко распространен на территории от Кавказа, Передней Азии и Нижнего Поволжья до Казахстана, Средней и Центральной Азии, Южной Сибири и Восточного Китая. Блоха *N. laeviceps* является активным переносчиком возбудителя чумы (Вашенков, 1988).

Цель данного исследования – выявить гостальную и территориальную приуроченность блох *N. laeviceps* на территории Ставропольской части Прикаспийского песчаного природного очага чумы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа по эпизоотологическому обследованию Ставропольской части Прикаспийского песчаного очага осуществлялась Буденновским противочумным отделением ФКУЗ «Дагестанская противочумная станция» Роспотребнадзора. Сбор полевого материала (носителей и перенос-

чиков возбудителя чумы) проводился ежегодно весной и осенью в 1990–2015 годах. Всего отловлено 15 видов мелких млекопитающих, среди которых преобладали массовые виды – полуденная и гребенщикова песчанки (43494 особи). Со всех носителей, а также из устьев их нор и гнезд собрано 101280 экземпляров блох *N. laeviceps*.

Часто при обработке результатов исследований возникает задача количественно оценить степень сходства нескольких совокупностей. Для решения подобных задач применяют коэффициенты подобия или сходства. Для оценки сходства показателей обилия *N. laeviceps* на полуденной и гребенщиковой песчанках мы использовали индекс Серенсена-Чекановского (Czekanowski, 1909; Sørensen, 1948):

$$K_s = \frac{2 \sum_{i \neq 1}^n \min(a_i, b_i)}{\sum_{i=1}^n a_i + \sum_{i=1}^n b_i}$$

где $\sum_{i \neq 1}^n \min(a_i, b_i)$ вычисляется путем сложения минимальных рядов;

а $\sum_{i=1}^n a_i \sum_{i=1}^n b_i$ – суммы всех значений сравниваемых совокупностей.

Этот показатель является наиболее универсальным при оценке сходства двух или более совокупностей данных. Он удобен тем, что для его вычисления данные могут быть представлены как в относительных, так и в абсолютных величинах. Значения индекса изменяются от 0 до 1 (отсутствие сходства – полное сходство).

Проведено также сравнение медианных индексов обилия *N. laeviceps* на полуденной и гребенщиковой песчанках с помощью теста Манна-Вилкоксона-Уитни (Wilcoxon, 1945; Mann, Whitney, 1947).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

С гребенщиковой песчанки было собрано подавляющее большинство *N. laeviceps*: на территории Моздокской степи 93.55% от всех собранных *N. laeviceps* в данном ландшафтно-эпизоотическом участке, в Кумо-Манычской и Ногайской степи – более 80% экземпляров этой блохи. С полуденной песчанки собрано от 17.54% со зверьков, обитающих в Ногайской степи, до 6.1% – в Моздокской степи. С каждого из остальных объектов (насекомоядные, грызуны, входы нор и гнезда грызунов и хищных млекопитающих) блохи *N. laeviceps* собраны в количестве менее 1% от всех собранных паразитов этого вида на территориях изучаемых нами трех ландшафтно-эпизоотических районов (табл. 1).

С домовый мыши *Mus musculus* Linnaeus, 1758, общественной полевки *Microtus socialis* Pallas, 1773 и серого хомячка *Cricetulus migratorius* Pallas, 1773, а также из гнезд песчанки полуденной имаго блох *N. laeviceps* были собраны на территории всех трех рассматриваемых нами районов.

Таблица 1. Распределение *Nosopsyllus laeviceps* по ландшафтным зонам на территории Ставропольской части Прикаспийского песчаного природного очага чумы в 1990–2015 годах

Table 1. Distribution of *Nosopsyllus laeviceps* by hosts and territories in the Stavropol part of the Caspian sandy natural plague focus in 1990–2015

Объект, с которого собраны блохи	Относительное количество блох, собранных с различных объектов, в каждой ландшафтной зоне, %		
	Кумо-Манычская степь	Моздокская степь	Ногайская степь
Полуденная песчанка	9.49	6.1	17.54
Гребенщикова песчанка	89.7	93.55	82.18
Малая белозубка	–	0.01	0.03
Домовая мышь	0.11	0.15	0.04
Лесная мышь	–	0.009	0.02
Полевая мышь	0.008	–	–
Серая крыса	–	–	0.001
Общественная полевка	0.004	0.05	0.04
Обыкновенная полевка <i>Microtus arvalis</i> (Pallas, 1778)	0.004	–	0.005
Малый тушканчик <i>Allactaga elater</i> (Lichtenstein, 1828)	0.004	–	0.02
Мохноногий тушканчик	–	0.009	0.03
Серый хомячок	0.008	0.07	0.02
Ушастый еж	0.02	0.01	–
Малый суслик	0.02	–	–
Обыкновенная слепушонка	–	0.002	–
Гнездо полуденной песчанки	0.67	0.004	0.06
Гнездо гребенщиковой песчанки	–	0.02	–
Гнездо общественной полевки	–	0.004	–
Входы нор малого суслика	0.008	0.002	–
Входы нор лисицы	–	0.002	0.005
Входы нор тушканчика	–	–	0.001
Помещения	–	–	0.005
Всего собрано <i>N. laeviceps</i>	24579*	56255*	20446*

Примечания. Прочерк – блохи не найдены; * – абсолютные значения.

С малой белозубки *Crocidura suaveolens* Pallas, 1811, лесной мыши *Sylvaemus uralensis* Pallas, 1811, мохноногого тушканчика *Dipus sagitta* Pallas, 1773 и из входов нор лисицы *Vulpes vulpes* Linnaeus, 1758 *N. laeviceps* собраны на территории Моздокской и Ногайской степей.

С ушастого ежа *Hemiechinus auritus* Gmelin, 1770 и из входов нор малого суслика *N. laeviceps* собраны в Кумо-Манычской и Моздокской степях. За весь рассматриваемый нами период наблюдений (26 лет) единичные экземпляры блох *N. laeviceps* были собраны с полевой мыши *Apodemus agrarius* Pallas, 1771 и малого суслика в Кумо-Манычской степи, с обыкновенной слепушонки *Ellobius talpinus* Pallas, 1770 и из гнезда общественной полевки в Моздокской степи, с серой крысы *Rattus norvegicus* Berkenhout, 1769, из входов нор тушканчика и в помещениях на территории Ногайской степи. В абсолютных числах эти находки исчисляются от 1 до 4 экз. имаго блох.

Несмотря на наличие подавляющего большинства блох *N. laeviceps* в шерсти гребенщиковой песчанки на рассматриваемой территории, из гнезд этого грызуна в Моздокской степи было собрано всего 0.02% *N. laeviceps* (10 имаго). На Ногайском и Кумо-Манычском участках в гнездах гребенщиковой песчанки *N. laeviceps* не были обнаружены, в то время как в гнездах полуденной песчанки они были собраны на всех трех эпизоотических участках. При этом в Кумо-Манычской степи самое большое количество имаго этих блох – 164 экз. – было зарегистрировано в гнездах этого прокормителя, что составило 92.1% от всех *N. laeviceps* собранных из гнезд полуденных песчанок в Ставропольской части очага.

Основными носителями микроба чумы в Прикаспийском песчаном природном очаге чумы и основными прокормителями блох *N. laeviceps* на рассматриваемой нами территории являются полуденная и гребенщикова песчанки. Индекс обилия (И. О.) *N. laeviceps* на гребенщиковах песчанках в весеннее время колебался от 0.26 до 6.4 в разные годы (рис. 1). Причем в Моздокской и Кумо-Манычской степях он был выше (табл. 2) (среднегодовой индекс обилия 3.5 и 3.1, соответственно), чем в Ногайской (И.О. = 2.5). Такая же количественно-территориальная зависимость отмечалась и в осенний период (рис. 2), однако в осеннее время обилие *N. laeviceps* на гребенщиковах песчанках колебалось в пределах 70–80% от весеннего показателя (табл. 2). Индекс обилия *N. laeviceps* на полуденных песчанках был значительно ниже, чем на гребенщиковах. Весной он колебался от 0.24 до 2, с двумя резкими повышением численности до 18.25 блох на зверьке в 2007 г. в Моздокской степи и до 20 блох на грызуне в 2014 г. в Ногайской степи (рис. 3). Среднеголетний индекс обилия *N. laeviceps* на полуденных песчанках весной варьировал от 0.8 до 1.2 на разных территориях. Более высоким этот показатель был в Кумо-Манычской и Моздокской степях, что было характерно и для гребенщиковах песчанок. В осенний период на полуденной песчанке индекс обилия *N. laeviceps* был стабильно низким и не достигал 1. Только в 2015 г. на территории Ногайской и Моздокской степей он составил 1.5 и 1.7, соответственно (рис. 4). Среднеголетний осенний показатель за 26 лет составил 0.4 во всех ландшафтно-климатических зонах Ставропольской части Прикаспийского песчаного очага чумы.

Таблица 2. Среднегодовой индекс обилия *Nosopsyllus laeviceps* на малых песчанках на территории Ставропольской части Прикаспийского песчаного природного очага чумы в 1990–2015 годах

Table 2. Average annual abundance of *Nosopsyllus laeviceps* on small gerbils in the Stavropol part of the Caspian sandy natural plague focus in 1990–2015

Прокормитель блох – вид малых песчанок	Сезон	Среднегодовой индекс обилия <i>N. laeviceps</i> на малых песчанках			
		Ногайская степь	Моздокская степь	Кумо-Манычская степь	Ставропольская часть в целом
Гребенщикова	Весна	2.5	3.5	3.1	3
	Осень	2	2.3	2.5	2.3
Полуденная	Весна	0.8	1	1.2	1
	Осень	0.4	0.4	0.4	0.4

Оценка количественного сходства обилия *N. laeviceps* на гребенщиковах и полуденных песчанках в Ставропольской части очага в весенний сезон с помощью индекса Серенсена-Чекановского дала следующий результат:

$$K_s = (2 \times 19.87) / (19.87 + 68.76) = 0.45$$

Таблица 3. Индекс обилия *Nosopsyllus laeviceps* на гребенщиковах и полуденных песчанках на территории Ставропольской части Прикаспийского песчаного природного очага чумы в весенний сезон

Table 3. Abundances of *Nosopsyllus laeviceps* on the tamarisk and midday jirds in the Stavropol part of the Caspian sandy natural plague focus in spring

Прокормитель блох	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000
Песчанка гребенщикова	3.53	3.89	2.76	2.65	2.98	4.31	3.41	2.16	3.6	3.44	1.81
Песчанка полуденная	1.02	1.1	0.8	0.89	0.77	1.1	1.42	0.6	0.93	0.93	1.01
Минимальное значение	1.02	1.1	0.8	0.89	0.77	1.1	1.42	0.6	0.93	0.93	1.01

Продолжение таблицы

Прокормитель блох	2001	2003	2004	2006	2008	2009	2010	2011	2013	2014	Всего
Песчанка гребенщикова	2.49	4.14	1.48	4.96	4.92	2.66	3.15	4.12	3.35	2.95	68.76
Песчанка полуденная	1.01	1.28	0.36	0.42	1.17	1.01	1.18	0.52	0.68	1.67	19.87
Минимальное значение	1.01	1.28	0.36	0.42	1.17	1.01	1.18	0.52	0.68	1.67	19.87

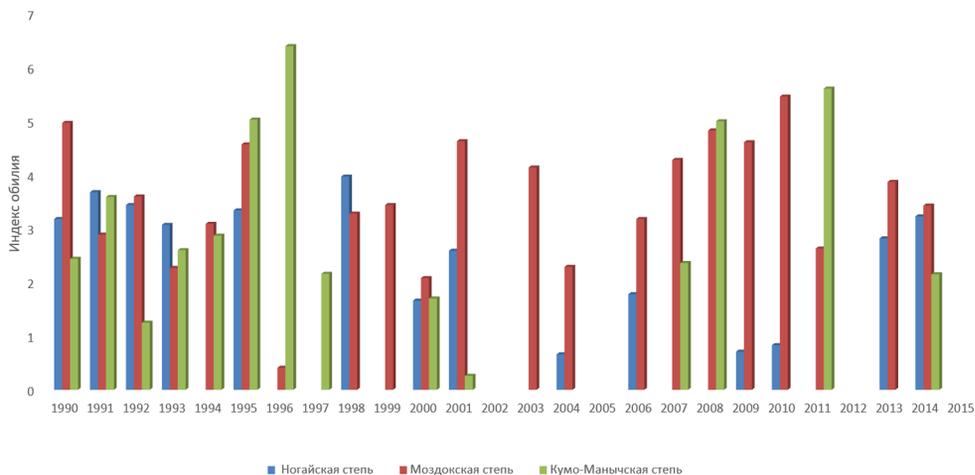


Рисунок 1. Годовая динамика численности блох *Nosopsyllus laeviceps* на гребенчиковых песчанках на территории Ставропольской части Прикаспийского песчаного природного очага чумы в весенний сезон.

Figure 1. Annual dynamics of the *Nosopsyllus laeviceps* abundance on the tamarisk jirds in the Stavropol part of the Caspian sandy natural plague focus in spring.

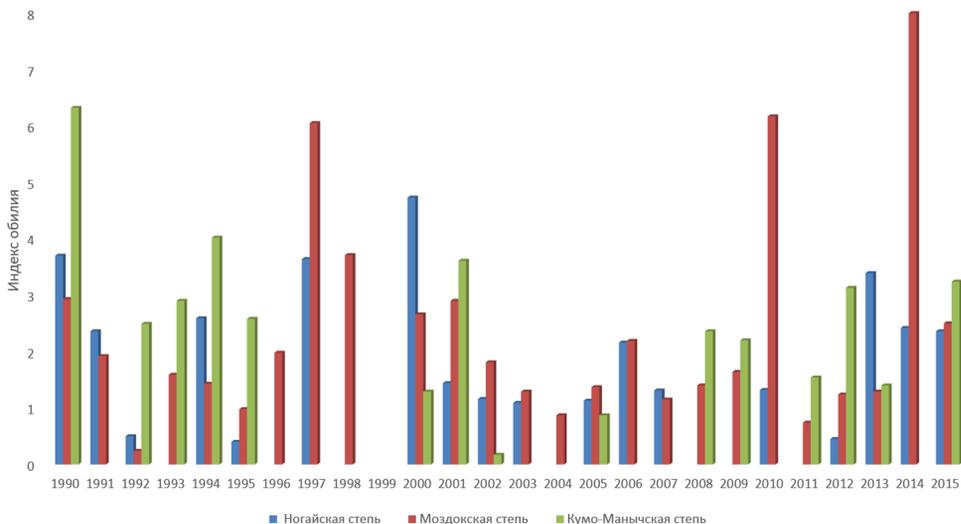


Рисунок 2. Годовая динамика численности блох *Nosopsyllus laeviceps* на гребенчиковых песчанках на территории Ставропольской части Прикаспийского песчаного природного очага чумы в осенний сезон.

Figure 2. Annual dynamics of the *Nosopsyllus laeviceps* abundance on the tamarisk jirds in the Stavropol part of the Caspian sandy natural plague focus in autumn.

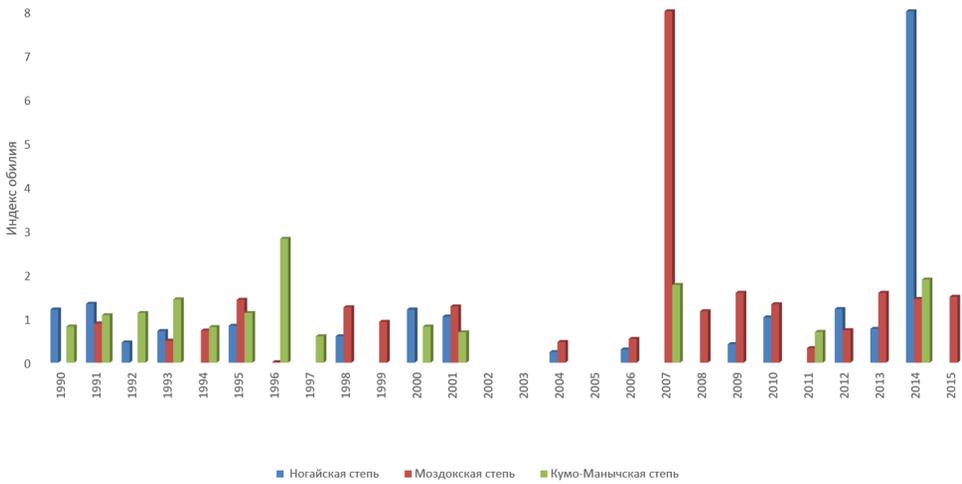


Рисунок 3. Годовая динамика численности блох *Nosopsyllus laeviceps* на полуденных песчанках на территории Ставропольской части Прикаспийского песчаного природного очага чумы в весенний сезон.

Figure 3. Annual dynamics of the *Nosopsyllus laeviceps* abundance on the midday jirds in the Stavropol part of the Caspian sandy natural plague focus in spring.

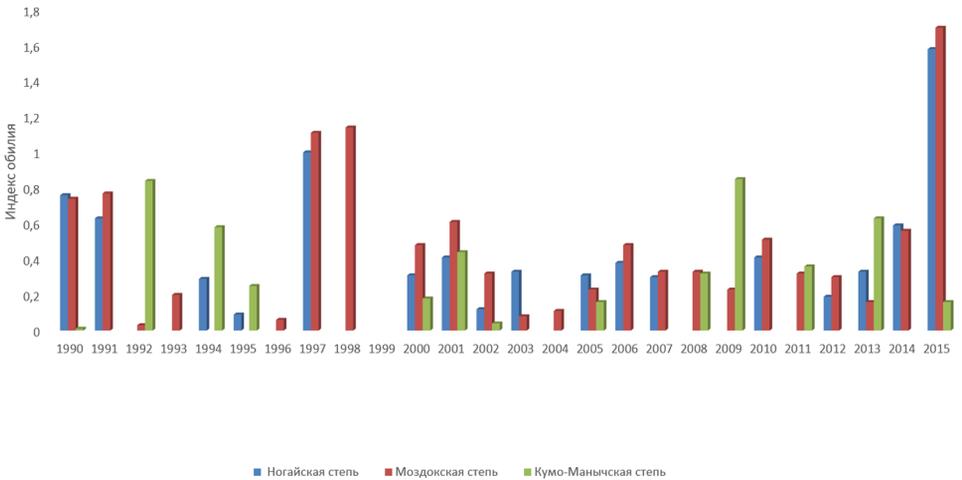


Рисунок 4. Годовая динамика численности блох *Nosopsyllus laeviceps* на полуденных песчанках на территории Ставропольской части Прикаспийского песчаного природного очага чумы в осенний сезон.

Figure 4. Annual dynamics of the *Nosopsyllus laeviceps* abundance on the midday jirds in the Stavropol part of the Caspian sandy natural plague focus in autumn.

В данном случае можно говорить о низкой степени сходства количественных значений обилия блох *N. laeviceps* в популяциях двух видов малых песчанок. Тест Манна-Вилкоксона-Уитни показал существенные и значимые различия между рядами индексов обилия *N. laeviceps* на гребенщиковых и полуденных песчанках.

Таким образом, установлено, что гостально-территориальное распределение *N. laeviceps* на прокормителях было практически равномерным между тремя ландшафтно-эпизоотическими участками: в Кумо-Маньчском и Моздокском участках блохи этого вида собраны с 10 видов прокормителей, в Ногайской степи – с 11 видов мелких млекопитающих.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На территории Ставропольской части Прикаспийского песчаного природного очага чумы блохи *N. laeviceps* собраны из шерсти 15 видов прокормителей: 13 видов грызунов и двух видов насекомоядных, а также из входов нор малого суслика, тушканчика, лисицы и из гнезд двух видов песчанок и общественной полевки. Являясь блохой песчанок, *N. laeviceps* предпочитает в качестве прокормителя песчанку гребенщиковую (в большей степени) и песчанку полуденную. Наибольшая численность имаго этих блох в шерсти песчанок была отмечена в весенний период. Осенью численность *N. laeviceps* была в 1.5–2.5 раза меньше, чем весной. Из шерсти дополнительных прокормителей *N. laeviceps* собраны в незначительном количестве – менее 1% от всех сборов. Коэффициент сходства Серенсена-Чекановского показывает низкую степень сходства количественных значений обилия блох *N. laeviceps* в популяциях двух видов малых песчанок. Тест Манна-Вилкоксона-Уитни показывает существенные и значимые различия между рядами индексов обилия *N. laeviceps* на гребенщиковых и полуденных песчанках. Гостально-территориальное распределение *N. laeviceps* на прокормителях практически равномерно на трех ландшафтно-эпизоотических участках.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бамматов Д.М., Григорьев М.П., Швец О.Г., Царева Н.С., Хасаев С.М., Ефанова Н.Д., Дикова С.П., Коржов П.Н., Сурхаев Д.Б., Ашибокоев У.М. 2015. Об активизации южной части Прикаспийского песчаного природного очага чумы в 2014 году. Общие угрозы – совместные действия. Ответ государств БРИКС на вызовы опасных инфекционных болезней: Материалы международной конференции. М., 44–46. [Bammatov D.M., Grigoriev M.P., Shvets O.G., Tsareva N.S., Kesaev S.M., Ivanova N.D., Dyakova S.P., Korzhov P.N., Surkhaev D.B., Ashibokov U.M. 2015. On the activation of the southern part of the Caspian sandy natural plague focus in 2014. Common threats – joint actions. The response of the BRICS States to the challenges of dangerous infectious diseases: Materials of the international conference. M., 44–46. (In Russian)]
- Ващенко В.С. 1988. Блохи – переносчики возбудителей болезней человека и животных. Л., Наука, 163 с. [Vashchenok V. S. 1988. Fleas-carriers of pathogens of human and animal diseases. L., Nauka, 163 pp. (In Russian)]

- Григорьев М.П., Давыдова Н.А., Ермолова Н.В. 2019. Биоценотическая структура южной части Прикаспийского песчаного природного очага чумы как основа для эпизоотологического мониторинга и неспецифической профилактики. В кн.: Ефимов Е.И. (ред.). Научное обеспечение противоэпидемической защиты населения: актуальные проблемы и решения. Сборник научных трудов Всероссийской научно-практической конференции с международным участием, посвященной 100-летию ФБУН ННИИЭМ им. академика И.Н. Блохиной Роспотребнадзора. Нижний Новгород, Ремедиум Приволжье, 58–60. [Grigoriev M. P., Davydova N. A., Ermolova N. V. 2019. The biocenotic structure of the southern part of the Caspian sandy natural plague focus as a basis for epizootological monitoring and non-specific prevention. In: Efimov E.I. (ed.). Scientific provision of anti-epidemic protection of the population: actual problems and solutions. Collection of scientific papers of the All-Russian scientific-practical conference with international participation, dedicated to the 100th anniversary of the FBSI NNIEM named after Academician I.N. Blokhina, Rospotrebnadzor Nizhniy Novgorod, Remedium Privolzhye, 58–60. (In Russian)]
- Дятлов А.И., Антоненко А.Д., Грижебовский Г.М., Лабунец Н.Ф. 2001. Природная очаговость чумы на Кавказе. Ставрополь, 345 с. [Dyatlov A.I., Antonenko A.D., Grizhebovsky G.M., Labunets N.F. 2001. Natural foci of plague in the Caucasus. Stavropol, 345 pp. (In Russian)]
- Ермолова Н.В., Артюшина Ю.С., Лазаренко Е.В., Григорьев М.П., Климова Л.И., Коржов П.Н., Сурхаев Д.Б., Халидов А.Х., Бамматов Д.М. 2020. Таксоценозы блох основных носителей чумы на территории южной части Прикаспийского песчаного природного очага чумы. Медицинская паразитология и паразитарные болезни 3: 39–45. [Ermolova N.V., Artyushina Yu.S., Lazarenko E.V., Grigoriev M.P., Klimova L.I., Korzhov P.N., Surkhaev D.B., Khalidov A.Kh., Bammatov D.M. 2020. Taxocenoses of fleas of the main plague carriers on the territory of the southern part of the Caspian sandy natural plague focus. Medical parasitology and parasitic diseases 3: 39–45. (In Russian)]
- Попова А.Ю., Смоленский В.Ю., Ежлова Е.Б., Демина Ю.В., Кутырев В.В. и др. 2016. Кадастр эпидемических и эпизоотических проявлений чумы на территории Российской Федерации и стран ближнего зарубежья (с 1876 по 2016 год). Саратов, Амирит, 248 с. [Popova A.Yu., Smolenskiy V.Yu., Ezhlova E.B., Demina Yu.V., Kutuyrev V.V. et al. 2016. Inventory of epidemic and epizootic manifestations of plague on the territory of the Russian Federation and neighboring countries (from 1876 to 2016). Saratov, Amirit, 248 pp. (In Russian)]
- Федорова Ю.М., Кутырев В.В., Попов Н.В., Куклев Е.В., Кузнецов А.А. и др. 2004. Природные очаги чумы Кавказа, Прикаспия, Средней Азии и Сибири М., Медицина, 192 с. [Fedorova Yu.M., Kutuyrev V.V., Popov N.V., Kuklev E.V., Kuznetsov A.A. et al. 2004. Natural plague foci of the Caucasus, the Caspian Sea, Central Asia and Siberia M., Meditsina, 192 pp. (In Russian)]
- Czekanowski J. 1909. Zur differential Diagnose der Neandertalgruppe. Korrespondenzblatt der Deutschen Gesellschaft für Anthropologie, Ethnologie und Urgeschichte 40: 44–47.
- Mann H.B., Whitney D.R. 1947. On a test of whether one of two random variables is stochastically larger than the other. *Annals of Mathematical Statistics* 18: 50–60.
- Sørensen T. 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content. *Kongelige Danske Videnskabernes Selskab. Biologiske Skrifter* 5 (4): 1–34.
- Wilcoxon F. 1945. Individual comparisons by ranking methods. *Biometrics Bulletin* 1: 80–83.

HOST PREFERENCES OF *NOSOPSYLLUS LAEVICEPS* (SIPHONAPTERA),
THE MAIN VECTOR OF FLEA PLAGUE ON THE TERRITORY OF
THE SOUTHERN PART OF THE CASPIAN SANDY NATURAL PLAGUE FOCUS

N. V. Ermolova, Yu. S. Artyushina, E. V. Lazarenko, D. M. Bammatov,
M. P. Grigoriev, L. I. Klimova, D. B. Surkhaev, A. Kh. Khalidov

Keywords: fleas *N. laeviceps*, main and random feeders, host preferences, natural plague focus, flea abundance

SUMMARY

The Stavropol part of the Caspian sandy natural plague focus (No. 43) is located in the Eastern Ciscaucasia. The main carriers of the plague pathogen in the focus are small gerbils (midday jird *Meriones meridianus* Pallas, 1773 and tamarisk jird *Meriones tamariscinus* Pallas, 1773) and little souslik *Spermophilus pygmaeus* Pallas, 1779. The main vectors, fleas of the small gerbils *Nosopsyllus (Gerbillophilus) laeviceps* (Wagner, 1909), have been collected from the fur of 15 host species – 13 species of rodents and two species of insectivores. Preference of this species to the tamarisk jird and, to a lesser extent, to the midday jird has been established. The largest number of adult fleas in the fur of the jird hosts was recorded in spring. In autumn, the abundance of fleas was 1.5–2.5 times lesser than in spring. The Sorensen-Chekanovsky similarity coefficient showed a low degree of similarity between the abundances of *N. laeviceps* on the two species of jirds. The Mann-Wilcoxon-Whitney test demonstrated significant differences between the median abundances of *N. laeviceps* on tamarisk and midday jirds. A few *N. laeviceps* was collected in the fur of additional feeders.

УДК 595.775:616.98-036.21(470.62/.67)

**БЛОХИ (SIPHONAPTERA) ГРЫЗУНОВ
ВОСТОЧНО-КАВКАЗСКОГО ВЫСОКОГОРНОГО
ПРИРОДНОГО ОЧАГА ЧУМЫ**

© 2021 г. Б. К. Котти ^{a,b,*}, Л. И. Климова ^c, Н. В. Ермолова ^a,
Ю. С. Артюшина ^a, Д. М. Бамматов ^d

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

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

^c ФКУЗ «Дагестанская противочумная станция» Роспотребнадзора,
ул. Гагарина, 13, Махачкала 367015 Россия

^d ФКУЗ «Астраханская противочумная станция» Роспотребнадзора,
ул. Кубанская, 3, Астрахань, 414057 Россия

* e-mail: boris_kotti@mail.ru

Поступила в редакцию 20.05.2021 г.

После доработки 28.07.2021 г.

Принята к печати 30.07.2021 г.

Восточно-Кавказский высокогорный природный очаг чумы расположен в пределах северного склона Главного Кавказского хребта. В этом своеобразном регионе отмечена богатая фауна блох грызунов из 32 видов 17 родов. Блохи большинства видов паразитируют здесь на широком круге хозяев. Этот круг включает представителей разных подсемейств, относящихся к одной экологической группе в отряде грызунов. Блохи 26 видов распространены на всем долготном протяжении северного склона Восточного Кавказа. Три вида обитают в бассейнах Самура и Сулака и не встречены западнее, несмотря на наличие подходящих хозяев. Еще три вида ограничены крайней западной частью территории Восточного Кавказа. Теплый период года – самое благоприятное время для трансмиссии чумы в связи с высокой активностью питания и размножения большинства видов блох обыкновенной полевки.

Ключевые слова: блохи, грызуны, обыкновенная полевка, специфичность, распространение, природный очаг чумы, высокогорья Восточного Кавказа

DOI: 10.31857/S0031184721050045

Чума – особо опасная болезнь человека, существующая почти повсеместно в природных очагах. Значительное разнообразие видов блох, от которых в природе был выделен возбудитель заболевания, их способность передавать чуму показывают широкие возможности трансмиссии микроба (Медведев и др., 2019).

Эта статья является продолжением серии публикаций, посвященных выявлению особенностей распространения и паразито-хозяйинных связей видов блох – переносчиков возбудителя чумы. Предыдущие работы (Котти, Жильцова, 2019; Медведев, Вержуцкий, 2019; Медведев и др., 2019, 2020) были направлены на анализ видового состава, распространения, паразито-хозяйинных связей и эпизоотологического значения, главным образом, представителей родов *Citellophilus*, *Oropsylla* и *Rhadinopsylla*. В настоящем сообщении рассмотрены результаты многолетних исследований фауны и эпизоотического значения блох грызунов Восточно-Кавказского высокогорного природного очага чумы.

Природные очаги чумы полевого типа распространены в России и соседних государствах на Кавказе, в Средней и Центральной Азии (Кадастр..., 2016). Ранее нами были проанализированы особенности видового разнообразия и паразито-хозяйинных связей блох млекопитающих и птиц северного и южного склонов Восточного Кавказа (Котти, Аргюшина, 2020).

На северном склоне Восточного Кавказа, первоначально в бассейне Терека, было обнаружено всего лишь 10 видов блох грызунов (Иофф, 1940; Савенко, 1950; Иофф и др., 1953; Разумова, 1954; Мирзоева, 1956). Однако позднее в высокогорьях Дагестана был выполнен значительный объем исследований, что позволило установить там обитание 22 видов блох грызунов (Шатас, 1957), а общее число видов на грызунах всего Восточного Кавказа составило 24. Дополнительная информация о фауне блох высокогорий Восточного Кавказа была опубликована позднее (Лабунец, 1961; Гончаров, Садекова, 1966; Ростигаев, 1967; Тифлов и др., 1977).

Природный очаг чумы в горах Восточного Кавказа был обнаружен в 1977 г. Это обусловило следующий этап интенсивного изучения фауны блох грызунов (Губарева и др., 1978; Гончаров, 1980, 2004а, 2004б, 2004в; Кадацкая, Сафаров, 1982; Лабунец, 1982; Кадацкая и др., 1985; Коржов и др., 1985; Агаева, 1987; Казакова и др., 1987; Казакова, Казаков, 1988; Казакова, Лабунец, 1988; Лабунец и др., 1988; Дятлов и др., 2001).

Расположение и природные условия

Восточно-Кавказский высокогорный природный очаг чумы находится в пределах Российской Федерации в восточной части северного склона Главного Кавказского хребта (рис. 1). В административном отношении это южная часть Республики Дагестан, Чеченской Республики, Республики Ингушетия, Республики Северная Осетия-Алания (Дятлов и др., 2001). Вероятно, к очагу относятся также высокогорья в северо-восточной Грузии (в пределах Казбегского, Душетского и Ахметского муниципалитетов) и Республики Азербайджан (Губинский и Гусарский районы). Вся эта территория лежит на высоте более 2000 м над ур. м.

Для высокогорий Восточного Кавказа характерны субальпийские и альпийские луга. Из грызунов здесь многочисленны обыкновенная полевка *Microtus arvalis* (Pallas) и дагестанская полевка *M. daghestanicus* Shidlovsky, обычны серый хомячок *Cricetulus migratorius* (Pallas) и предкавказский хомяк *Mesocricetus raddei* (Nehring), гудаурская полевка *Chionomys gud* Satunin и водяная полевка *Arvicola amphibius* (Linnaeus), мыши рода *Sylvaemus*.

Различные условия обитания грызунов на территории Восточного Кавказа обуславливают и значительное разнообразие видового состава их блох. Обширные безлесные пространства населены разнообразными грызунами, роющими норы и устраивающими в них гнезда или использующими норы других теплокровных хозяев. Особые условия обитания создают многочисленные скальные участки и осыпи, древесные насаждения.

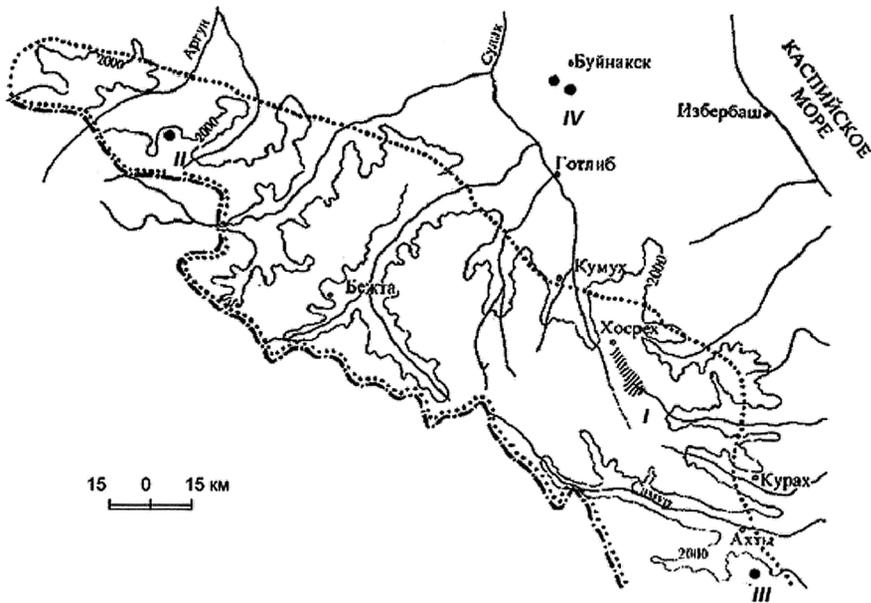


Рисунок 1. Восточно-Кавказский высокогорный природный очаг чумы. Точками обозначена граница очага по ландшафтным признакам. Эпизоотические участки: I – Кокмадагский, II – Верхнеаргунский, III – Базардюзинский, IV – Гимринский (по: Дятлов и др., 2001).

Figure 1. Eastern Caucasian highland natural plague focus. The border of the focus according to the landscape characters is marked by points. Epizootic areas: I – Kokmadagh, II – Upper-Argun, III – Bazardyuzu, IV – Ghimri (after Dyatlov et al., 2001).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Основу настоящей работы составляют материалы, собранные авторами на Восточном Кавказе в период с 1978 по 1981, с 1992 по 1996 и с 2002 по 2015 гг. на высоте от 2000 до 2700 м над ур. м. В общей сложности была определена видовая принадлежность свыше 400 тыс. экз. блох, собранных с 23 тыс. зверьков, а также с обнаруженных в результате обследования 15 тыс. гнезд грызунов.

Значительная часть сборов предпринята севернее Самурского хребта в окрестностях горы Кокмадаг, на территории Кулинского и Агульского районов и в долине р. Самур (Ахтынский и Рутульский районы) Дагестана.

Полностью использованы материалы публикаций, перечисленных выше во введении.

Ряд сведений о фауне блох Восточного Кавказа был получен при работе с коллекционными фондами и архивными материалами Ставропольского научно-исследовательского противочумного института, Зоологического института РАН (ЗИН РАН) и Дагестанской противочумной станции.

По степени специфичности паразитов в выборе хозяина выделяют блох, паразитирующих на хозяевах одного вида (моноксенные, или ультраспецифичные паразиты) и на хозяевах нескольких видов 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 и даже отрядам (Балашов, 2009).

Ниже названия грызунов приведены в соответствии со специальным руководством (Лисовский и др., 2019). Сведения о населении грызунов изложены на основании материалов ряда публикаций (Лавровский, Колесников, 1956; Темботов, 1972; Шидловский, 1976; Эйгелис, 1980; Темботов, Казаков, 1982; Казаков, 1989; Тарасов, 2002; Сижажева, 2012).

Специфичность связей блох с хозяевами

Грызуны, самый богатый видами отряд млекопитающих, на Восточном Кавказе служат основными хозяевами для 32 видов 17 родов блох, что составляет более половины всех видов блох местной фауны.

Только два вида, *Hystrichopsylla talpae* (Curtis, 1826) и *H. satunini* Wagner, 1916, паразитируют на представителях двух разных отрядов млекопитающих: на полевках подсемейства Arvicolinae (семейство Cricetidae) и на кротах (семейство Talpidae).

Некоторые блохи обитают на хозяевах нескольких родов одного семейства. Таковы *Ceratophyllus sciurorum* (Schrank, 1893) и *Myoxopsylla jordani* Ioff et Argyropulo, 1934, паразитирующие на лесной сонне *Dryomys nitedula* (Pallas) и полчке *Glis glis* (L.) из семейства Gliridae.

Различные виды хомяковых (Cricetidae) отмечены в качестве хозяев для блох многих видов. Некоторые представители подсемейств Cricetinae и Arvicolinae являются хозяевами одних и тех же видов блох. Так, например, в смешанных поселениях обыкновенной, дагестанской и водяной полевок, а также предкавказского хомяка и серого хомячка обитают такие блохи как *Callopsylla caspia* (Ioff et Argyropulo, 1934), *Megabothris turbidus* (Rothschild, 1909), *Amphipsylla rossica* Wagner, 1912, *Frontopsylla caucasica* Ioff et Argyropulo, 1934, *Ctenophthalmus golovi* Ioff et Tiflov, 1930, *C. intermedius* Argyropulo, 1935, *C. schuriscus* Ioff, 1940, *Rhadinopsylla caucasica* Argyropulo, 1946. В этот список мы включаем также *Stenoponia ivanovi* Ioff et Tiflov, 1934, *Hystrichopsylla talpae* Curtis, 1825 и *H. satunini* Wagner, 1816.

Эти паразито-хозяинные сообщества служат немаловажным фактором передачи возбудителя чумы между различными видами грызунов и блох на территории природного очага чумы.

Примеры ультраспецифичных видов блох можно указать среди паразитов хомячьих (подсемейство Cricetinae). Только на сером хомячке паразитирует блоха *Amphipsylla*

schelkovnikovi Wagner, 1909. Из блох полевков (подсемейство Arvicolinae) это паразит обыкновенной полевки *Amalaraeus dissimilis* (Jordan, 1938).

Гудаурская полевка (*Chionomys gud* Satunin) является на Восточном Кавказе 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, *C. bifurcus* Ioff, 1940 и *Paraneopsylla dampfi* Ioff, 1946.

Для мышей *Sylvaemus* spp. и *Mus musculus* характерны блохи *Leptopsylla taschenbergi* (Wagner, 1898), *Nosopsyllus mokrzeckyi* (Wagner, 1916) и *L. segnis* (Schönherr, 1811).

Таким образом, из блох грызунов фауны Восточно-Кавказского высокогорного очага чумы значительную часть составляют виды, специфичные для представителей одного семейства хозяев (плеюксенные). Меньше видов блох, которые являются олигоксенными и моноксенными паразитами.

Распространение блох

Блохи 26 видов распространены на всем протяжении Восточного Кавказа, от Крестового перевала на западе до горы Базардюзю, а некоторые даже до г. Дюбрар на востоке (это все высокогорья в бассейнах Терека, Сунжи, Сулака и Самура). К ним относятся *Myoxopsylla jordani*, *Nosopsyllus mokrzeckyi*, *N. consimilis*, *Megabothris turbidus*, *Callopsylla caspia*, *C. saxatilis*, *Amalaraeus dissimilis*, *Ceratophyllus sciurorum*, *Frontopsylla caucasica*, *Paradoxopsyllus hesperius*, *Amphipsylla rossica*, *A. kuznetzovi*, *A. schelkovnikovi*, *Peromyscopsylla bidentata*, *Leptopsylla taschenbergi*, *L. segnis*, *L. nana*, *Ctenophthalmus proximus*, *C. golovi*, *C. chionomydis*, *C. schuriscus*, *Rhadinopsylla caucasica*, *Paraneopsylla dampfi*, *Stenoponia ivanovi*, *Hystrihopsylla talpae*, *H. satunini*.

Виды *C. intermedius*, *C. dagestanicus* и *Neopsylla pleskei* распространены в бассейнах Самура и Сулака и не встречены западнее, несмотря на наличие подходящих хозяев, а *C. kazbek*, *C. bifurcus* и *C. kazbegiensis* ограничены крайней западной частью территории Восточного Кавказа.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На обыкновенной полевке – основном носителе в Восточно-Кавказском высокогорном природном очаге чумы – паразитируют блохи 13 видов, большая часть которых обычна и для других грызунов семейства хомячьих. Все эти насекомые широко распространены в высокогорьях Восточного Кавказа. В нескольких высотных поясах представлены такие блохи как *Megabothris turbidus*, *Nosopsyllus consimilis*, *Amphipsylla rossica*, *A. schelkovnikovi*, *Leptopsylla taschenbergi*, *Ctenophthalmus proximus* и *C. intermedius*.

Есть виды, характерные для нескольких видов мышей или двух видов сонь. Видоспецифичные блохи имеются среди паразитов гудаурской полевки, серого хомячка и домовый мыши.

От каждого из доминирующих видов блох основного носителя выделено число штаммов возбудителя, соответствующее количеству исследованных экземпляров блох (*C. intermedius* – 24%, штаммов, *F. caucasica* – 20%, *Callopsylla caspia* – 18%, далее по убыванию: *C. golovi*, *M. turbidus*, *A. dissimilis*, *Amphipsylla rossica*, *R. caucasica*, *S. ivanovi*, *H. talpae*). Эпизоотии наиболее интенсивно протекают в августе, когда наблюдается наибольшая гонотрофическая активность этих видов (Казаков, Казакова, 2002; Попова и др., 2016).

Имея в виду неодинаковую способность блох образовывать блок преджелудка и передавать чуму за счет попадания бактерий в ранку позвоночного (Ващенко, 1988), только *Callopsylla caspia* может быть активным переносчиком; *Nosopsyllus consimilis*, *Megabothris turbidus* и *Frontopsylla caucasica* – малоактивные переносчики, а блохи *Amphipsylla rossica* и *Stenoponia ivanovi* оказались неспособными к передаче чумы. Для *Ctenophthalmus intermedius* показана трансмиссия чумы «неблокированными» особями (Дегтярева и др., 1990).

Сезонные изменения в жизни блох определяются изменениями метеорологических факторов и жизни хозяев. У блох полевков в высокогорье имаго встречаются в природе круглый год, причем их обилие больше в холодный период, чем в теплый. В холодное время года для многих блох характерно снижение интенсивности яйцекладки и питания, вплоть до полного прекращения (виды родов *Ctenophthalmus* и *Frontopsylla*). В период генеративного покоя значение этих видов в сохранении бактерии чумы увеличивается в связи с большой продолжительностью жизни покоящихся особей. Наряду с этим уменьшается их роль в трансмиссии возбудителя, хотя передача чумы и возможна за счет более многочисленных, чем летом, имаго.

Теплый период года (июль–сентябрь) – самое благоприятное время для трансмиссии чумы при высокой активности питания и размножения блох большинства видов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена на базе коллекции Ставропольского ФКУЗ «Ставропольский противочумный институт» Роспотребнадзора, при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант 19-04-00759).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агаева Н.С. 1987. О распространении блохи *Callopsylla caspia* на Восточном Кавказе в пределах Азербайджанской ССР. В сб.: Актуальные вопросы медицинской паразитологии и тропической медицины. Баку, 7: 127–128. [Agaeva N.S. 1987. On the distribution of a flea *Callopsylla caspia* in the East Caucasus, Azerbaijan SSR. In: Actualnye voprosy meditsinskoj parazitologii i tropicheskoy meditsiny. Baku, 7: 127–128. (In Russian)]
- Балашов Ю.С. 2009. Паразитизм клещей и насекомых на наземных позвоночных. СПб., Наука, 357 с. [Balashov Ju.S. 2009. Acari and insect parasitism on terrestrial vertebrates. SPb., Nauka, 357 pp. (In Russian)]
- Ващенко В.С. 1988. Блохи (Siphonaptera) – переносчики возбудителей болезней человека и животных. Л., Наука. 160 с. [Vashchenok V.S. 1988. Blokhi (Siphonaptera) – perenoschiki vozбудitelej boleznej cheloveka i zhivotnykh. L., Nauka, 160 pp. (In Russian)]

- Гончаров А.И. 1980. Новый вид блох семейства Ceratophyllidae (Siphonaptera) из Грузии. Энтомологическое обозрение 59 (3): 676–678. [Goncharov A.I. 1980. A new species of a flea from the Ceratophyllidae family of Georgia. Entomological Review 59 (3): 676–678. (In Russian)]
- Гончаров А.И. 2004а. Новый подвид блохи *Ctenophthalmus intermedius bogossensis* ssp. n. из Цунтинского района Дагестана (Insecta, Ctenophthalmidae). Фауна Ставрополя 12. Ставрополь, 20–22. [Goncharov A.I. 2004a. Novy podvid blokhi *Ctenophthalmus intermedius bogossensis* ssp. n. is Tsuntinskogo rayona Dagestana (Insecta, Ctenophthalmidae). Fauna Stavropolya 12. Stavropol, 20–22. (In Russian)]
- Гончаров А.И. 2004б. Новый подвид блохи *Ctenophthalmus intermedius buinaksensis* ssp. n. из Буйнакского района Дагестана (Insecta, Ctenophthalmidae). Фауна Ставрополя. 12: 27–29. [Goncharov A.I. 2004b. Novy podvid blokhi *Ctenophthalmus intermedius buinaksensis* ssp. n. is Buynakskogo rayona Dagestana (Insecta, Ctenophthalmidae). Fauna Stavropolya 12. Stavropol, 27–29. (In Russian)]
- Гончаров А.И. 2004в. Новый подвид блохи *Ctenophthalmus intermedius gubdensis* ssp. n. из Ленинского района Дагестана (Insecta, Ctenophthalmidae). Фауна Ставрополя 12. Ставрополь, 25–26. [Goncharov A.I. 2004c. Novy podvid blokhi *Ctenophthalmus intermedius gubdensis* ssp. n. is Leninskogo rayona Dagestana (Insecta, Ctenophthalmidae). Fauna Stavropolya 12. Stavropol, 25–26. (In Russian)]
- Гончаров А.И., Садекова Л.Х. 1966. Новый подвид блохи – *Neopsylla pleskei caucasica* ssp. n. с Восточного Кавказа. В кн.: Особо опасные инфекции на Кавказе. Ставрополь, 65–66. [Goncharov A.I., Sadekova L.Ch. 1966. A new subspecies of a flea – *Neopsylla pleskei caucasica* ssp. n. from East Caucasus, In: Most dangerous infections in the Caucasus. Stavropol, 65–66. (In Russian)]
- Губарева Н.П., Лабунец Н.Ф., Казаков В.П. 1978. Блохи обыкновенных полевок в Дагестанском высокогорном очаге чумы. В кн.: Особо опасные инфекции на Кавказе. Ставрополь, 196–198. [Gubareva N.P., Labunets N.F., Kazakov V.P. 1978. Fleas of the common vole in a Daghestan highland plague focus. In: Most dangerous infections in the Caucasus. Stavropol, 196–198. (In Russian)]
- 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. [Degtyareva L.V., Labunets N.F., Osipova S.P., Shchedrin V.I. 1990. The ability of some species of fleas of common vole from high mountain Daghestan to transmit and preserve plague agent. Parasitologiya 24 (2): 106–112. (In Russian)]
- Дятлов А.И., Антоненко А.Д., Грижебовский Г.М., Лабунец Н.Ф. 2001. Природная очаговость чумы на Кавказе. Ставрополь, 345 с. [Dyatlov A.I., Antonenko A.D., Grizhebovskiy G.M., Labunets N.F. 2001. Natural plague focality in the Caucasus. Stavropol, 345 pp. (In Russian)]
- Иофф И.Г. 1940. О некоторых новых или мало известных видах блох (Aphaniptera). В кн.: Павловский Е.Н. (ред.). Паразитологический сборник. М.; Л., Изд-во АН СССР, 7: 210–229. [Ioff I.G. 1940. On some new or little-known species of fleas (Aphaniptera). In: Pavlovsky (ed.). Parazitologicheskii sbornik. M.; L., Academy of sciences of the USSR publishing house, 7: 210–229. (In Russian)]
- Иофф И.Г., Гершкович Н.Я., Загнибородова Е.Н., Лабунец Н.Ф., Лебедев Ю.Д., Микулин М.А., Скалон О.И., Тифлов В.Е., Шварц Е.А., Юркина В.И., Ягубянц И.М. 1953. Новые виды блох (Suctoria Aphaniptera). Сообщение 3. Медицинская паразитология и паразитарные болезни 5: 460–465. [Ioff I.G., Gershkovich N.Ya., Zagniborodova E.N., Labunets N.F., Lebedev Yu.D., Mikulin M.A., Scalon O.I., Tiflov V.E., Schwarz E.A., Yurkina V.I., Yagubyantz I.M. 1953. New species of fleas (Suctoria, Aphaniptera). Communication 3. Meditsinskaya parazitologiya i parazitarnye bolezni 5: 460–465. (In Russian)]
- Кадастр эпидемических и эпизоотических проявлений чумы на территории Российской Федерации и стран ближнего зарубежья (с 1876 по 2016 год). 2016. Под ред. В.В. Кутырева, А.Ю. Поповой. Саратов, Амрит, 248 с. [Inventory of epidemic and epizootic manifestations of plague on the territory of the Russian Federation and neighboring countries (from 1876 to 2016). 2016. V.V. Kutyrev, A.Yu. Popova (eds.). Saratov, Amirit, 248 pp. (In Russian)]
- Кадацкая К.П., Сафаров Ш.М. 1982. Новые виды блох для фауны азербайджанской части Большого Кавказа. Болезни с природной очаговостью на Кавказе. Ставрополь, 66. [Kadaczka K.P., Sapharov Sh.M. 1982. New species of fleas for the Azerbaidjan part of the Great Caucasus. Diseases with nature focality in the Caucasus. Stavropol, 66. (In Russian)]

- 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. [Kadazkaya K.P. Schirova L.F., Gasanov S.Z. 1985. Fleas of the common vole in Azerbaidjan. In.: Actual questions of epidemiological surveillance in natural plague foci (in Russian)]
- Казаков В.П. 1989. Природная очаговость чумы в высокогорьях Восточного Кавказа: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 23 с. [Kazakov V.P. 1989. Prirodnaya ochagovost chумы v vysokogoryakh Vostochnogo Kavkaza; Avtoreferat dis. ... Cand. biol. Nauk. Saratov, 23 pp. (In Russian)]
- 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. [Kazakov V.P., Kazakova L.I. 2002. O znachenii nekotorykh vidov blokh gryzunov gornogo Dagestana v khranenii i peredache vozбудителя chумы. In: Sbornik nauchnykh trudov Dagestanskoi protivochumnoi stantsii. Makhachkala, 44–49. (In Russian)]
- Казакова Т.И., Казаков В.П. 1988. О высокогорных комплексах блох обыкновенных полевок Дюльтыдагского и Нукатльского хребтов в Дагестане. Материалы научной сессии энтомологов Дагестана. Махачкала, 62–64. [Kazakova T.I. Kazakov V.P. 1988. O vysokogornych kompleksakh blokh obyknovennykh polevok Dultydagskogo i Nukatlskogo khrebtov v Daghestane. Materyaly nauchnoi sessii entomologov Dagestana. Makhachkala, 62–64. (in Russian)]
- Казакова Т.И., Казаков В.П., Лабунец Н.Ф., Губарева Н.П., Блажко Н.К. 1987. О высокогорных комплексах блох обыкновенных полевок в связи с пространственной структурой Дагестанского высокогорного очага чумы. В кн.: Особо опасные инфекции на Кавказе. Ставрополь, 325–327. [Kazakova T.I., Kazakov V.P., Labunets N.F., Gubareva N.P., Blazhko N.K. 1987. On the highland complexes of the common vole fleas in connection with the spatial structure of the Dagestan mountain plague foci. In: Most dangerous infections in the Caucasus. Stavropol, 325–327. (In Russian)]
- Казакова Т.И., Лабунец Н.Ф. 1988. Видовой состав и количественное распределение блох полевок в различных ландшафтах Дагестана. Материалы научной сессии энтомологов Дагестана. Махачкала, 64–66. [Kazakova T.I., Labunets N.F. 1988. Vidovoi sostav i kolichestvennoe raspredelenye blokh polevok v razlichnykh landshaftakh Dagestana. Materyaly nauchnoi sessii entomologov Dagestana. Makhachkala, 64–66. (in Russian)]
- Коржов П.Н., Калмыкова Н.П., Марченко А.А. 1985. Результаты рекогносцировочного эпизоотологического обследования западной части гор Чечено-Ингушетии. Актуальные вопросы эпиднадзора в природных очагах чумы. Ставрополь, 104–106. [Korzhov P.N., Kalmykova N.P., Marchenko A.A. 1985. Results of reconnaissance epizootologic surveillance of Western part of Checheno-Ingushetyja mountains. In: Actual questions of epidemiological surveillance in natural plague foci. Stavropol, 104–106. (In Russian)]
- Котти Б.К., Артюшина Ю.С. 2020. Блохи (Siphonaptera) млекопитающих и птиц на Восточном Кавказе. Паразитология 54 (5): 430–440. [Kotti B.K., Artyushina J.S. 2020. Fleas (Siphonaptera) of mammals and birds in the Eastern Caucasus. Parasitologiya 54 (5): 430–440. (In Russian)] <https://doi.org/10.31857/S1234567806050065>
- Котти Б.К., Жильцова М.В. 2019. Значение блох (Siphonaptera) в природных очагах чумы. Паразитология 53 (6): 504–514. [Kotti B.K., Zhilzova M.V. 2019. A value of fleas (Siphonaptera) in the natural foci of plague. Parasitologiya 53 (6): 504–514. (In Russian)] <https://doi.org/10.1134/S0031184719060061>
- Лабунец Н.Ф. 1961. О фауне блох Дагестана. В сб.: Труды научно-исследовательского противочумного института Кавказа и Закавказья 5. Ставрополь, Ставропольское книжное изд-во, 127–137. [Labunets N.F. About flea-fauna of Daghestan. Transactions of Scientific-research antiplague institute of the Caucasus and Transcaucasia 5. Stavropol, Stavropol Publishing House, 127–137. (In Russian)]
- Лабунец Н.Ф. 1982. *Amalaraeus dissimilis daghestanicus* Labunets subsp. n. – новый подвид блох (Siphonaptera Ceratophyllidae) из высокогорного Дагестана. Энтомологическое обозрение 61(1): 177–182. [Labunets N.F. 1982. *Amalaraeus dissimilis daghestanicus* Labunets subsp. n. – a new subspecies of a flea from Daghestan highland. Entomological Review 61 (1): 177–182. (In Russian)]

- Лабунец Н.Ф., Губарева Н.П., Дегтярева Л.В. 1988. Блохи средних хомяков *Ctenophthalmus rettigi* Rothschild, 1908 (Hystrichopsyllidae). Паразитология 22 (6): 516–521. [Labunets N.F., Gubareva N.P., Degtyareva L.V. 1988. Fleas of golden hamsters *Ctenophthalmus rettigi* Rothschild, 1908 (Hystrichopsyllidae). Parasitologiya 22 (6): 516–521. (In Russian)]
- Лавровский А.А., Колесников И.М. 1956. Материалы к познанию грызунов Дагестанской АССР. В сб.: Труды научно-исследовательского противочумного института Кавказа и Закавказья 1. Ставрополь, Ставропольское книжное изд-во, 277–353. [Lavrovsky A.A., Kolesnikov I.M. 1956. Materials to the knowledge of rodents in Daghestan ASSR. Transactions of Scientific-research antipalogue institute of the Caucasus and Transcaucasia 1. Stavropol, Stavropol Publishing House, 277–353. (In Russian)]
- 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. М., Товарищество научных изданий КМК, 193 с. [Lisovsky A.A., Sheftel B.I., Saveljev A.P., Ermakov O.A., Kozlov Yu.A., Smirnov D.G., Stacheev V.V., Glazov. D.M. 2019. Mammals of Russia. Species list and applied issues. M., KMK Scientific Press, 193 pp. (In Russian)]
- Медведев С.Г., Вержущий Д.Б. 2019. Разнообразие блох – переносчиков возбудителей чумы: паразит сусликов – блоха *Oropsylla silantiewi* (Wagner, 1898) (Siphonaptera, Ceratophyllidae). Паразитология 53 (4): 267–282. [Medvedev S.G., Verzhutsky D.B. 2019. Diversity of fleas (Siphonaptera), vectors of plague pathogens: the flea *Oropsylla silantiewi* (Wagner, 1898) (Siphonaptera, Ceratophyllidae), parasite of ground squirrels. Parasitologiya 53 (4): 267–282. (In Russian)] <https://doi.org/10.1134/S003118471904001X>
- Медведев С.Г., Котти Б.К., Вержущий Д.Б. 2019. Разнообразие блох (Siphonaptera) – переносчиков возбудителей чумы: паразит сусликов – блоха *Citellophilus tesquorum* (Wagner, 1898). Паразитология 53 (3): 179–197. [Medvedev S.G., Kotti B.K., Verzhutsky D.B. 2019. Diversity of fleas (Siphonaptera) – vectors of plague pathogens: the flea *Citellophilus tesquorum* (Wagner, 1898), parasite of ground squirrels of the genus *Spermophilus*. Parasitologiya 53 (3): 179–197. (In Russian)] <https://doi.org/10.1134/S0031184719030013>
- Медведев С.Г., Вержущий 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. [Medvedev S.G., Verzhutsky D.B., Kotti B.K. 2020. Diversity of fleas (Siphonaptera) – vectors of plague pathogens: the polyxenous parasites of the flea genus *Rhadinopsylla* Jordan et Rothschild, 1911 (Siphonaptera, Hystrichopsyllidae). Parasitologiya 54 (3): 205–231. (In Russian)] <https://doi.org/10.31857/S1234567806030037>
- Мирзоева М.Н. 1956. Материалы по фауне блох Грозненской области. В сб.: Труды научно-исследовательского противочумного института Кавказа и Закавказья 1. Ставрополь, 148–157. [Mirzoeva M.N. 1956. Materials on the flea fauna of Groznyi region. In: Transactions of scientific research antipalogue institute of the Caucasus and Transcaucasia. Stavropol, Stavropol Publishing House, 148–157. (In Russian)]
- Пузанский В.Н., Рейтблат А.Г. 1972. К фауне эктопаразитов водяной полевки в Дагестане. Тезисы докладов научной конференции. Ставрополь, 50–51. [Puzansky V.N., Reytblat A.G. 1972. K faune ektoparazitov vodyanoy polevki v Dagestane. Tezisy dokladov nauchnoy konferentsii. Stavropol, 50–51. (In Russian)]
- Разумова И.Н. 1954. Паразиты грызунов Северной Осетии и Казбекского района Грузии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 13 с. [Razumova I.N. 1954. Parasites of rodents in North Ossetia and Kazbek region of Georgia. Autoreferat dis. ... Cand. biol. Science. L., 13 pp. (In Russian)]
- Ростигаев Б.А. 1967. Новые блохи рода *Ctenophthalmus* Kol. фауны Кавказа. Медицинская паразитология и паразитарные болезни 36 (5): 619–624. [Rostigayev B.A. New fleas of the genus *Ctenophthalmus* Kol. from the Caucasus fauna. Meditsinskaya parazitologiya i parazitarnye bolezni 36 (5): 619–624. (In Russian)]
- Савенко Р.Ф. 1950. Материалы к фауне блох (Aphaniptera) Грузии. В сб.: Труды Института зоологии АН ГССР 9. Тбилиси, 103–116. [Savenko R.F. 1950. Materials on the flea fauna of Georgia. In: Transactins of the Institute of zoology AN GSSR 9. Tbilisi, 103–116. (In Russian)]
- Сижазева А.М. 2012. Молекулярно-генетическое и экологическое разнообразие рода *Chionomys* на Кавказе: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владикавказ, 23 с. [Sizhazheva A.M. 2012. Molecular-genetic and ecologic diversity of the genus *Chionomys* in the Caucasus. Autoreferat dis. ... Cand. biol. Science. Saratov, 23 pp. (In Russian)]

- Тарасов М.П. 2002. Определитель грызунов и зайцеобразных Северного Кавказа. Ставрополь, издательство Ставропольского института им. В.Д. Чурсина, 81 с. [Tarasov M.P. 2002. *Opredelitel gryzunov i zausceobraznykh Severnogo Kavkaza*. Stavropol, Stavropol institute im V.D. Chursina, 81 pp. (In Russian)]
- Темботов А.К. 1972. География млекопитающих Северного Кавказа. Нальчик, Эльбрус, 245 с. [Tembotov A.K. 1972. *Geografiya mlekopitayushchikh Severnogo Kavkaza*. Nalchik, Elbrus, 245 pp. (In Russian)]
- Темботов А.К., Казаков Б.А. 1982. Позвоночные широтных зон и высотных поясов Северного Кавказа. В кн.: Темботов А.К. (ред.). Ресурсы живой фауны 2. Ростов, Издательство Ростовского университета, 37–102. [Tembotov A.K., Kazakov B.A. 1982. *Pozvonochnye shirotnykh zon i vysotnykh poyasov Severnogo Kavkaza*. In: Tembotov A.K. (ed.). *Resursy zhivoy fauny 2*. Rostov, Izdatelstvo Rostovskogo Universiteta, 37–102. (In Russian)]
- Тифлов В.Е., Скалон О.И., Ростигаев Б.А. 1977. Определитель блох Кавказа. Ставрополь, Ставропольское книжное издательство, 278 с. [Tiflov V.E., Scalon O.I., Rostigayev B.A. 1977. *Opredelitel blokh Kavkaza*. Stavropol, Stavropolskoye knizhnoye izdatelstvo, 278. (In Russian)]
- Шатас Я.Ф. 1957. Клещи Ixodoidea и блохи Дагестана. Научная конференция по природной очаговости и эпидемиологии особо опасных инфекционных заболеваний. Тезисы докладов. Саратов, 433–437. [Shatas Ja.F. 1957. *Kleshchi Ixodoidea i blokhi Dagestana*. Nauchnaya konferenciya po prirodnoi ochagovosti i epidemiologii osobo opasnykh infektsionnykh zabolevaniy. Tezisy dokladov. Saratov, 433–437 (In Russian)]
- Шидловский М.В. 1976. Определитель грызунов Закавказья. Тбилиси, Мецниереба, 255 с. [Shidlovsky M.V. 1976. *Opredelitel gryzunov Zakavkazy*. Tbilisi, Meznireba, 255 pp. (In Russian)]
- Эйгелис Ю.К. 1980. Грызуны Восточного Закавказья и проблема оздоровления местных очагов чумы. Саратов, изд-во Саратовского университета, 262 с. [Eygelis Ju.K. 1980. *Gryzuny Vostochnogo Zakavkazy i problema ozdorovleniya mestnykh ochagov chumy*. Saratov, izd-vo Saratovskogo Universiteta, 262 pp. (In Russian)]

FLEAS (SIPHONAPTERA) OF RODENTS IN THE EASTERN CAUCASIAN HIGHLAND NATURAL PLAGUE FOCUS

B. K. Kotti, L. I. Klimova, N. V. Ermolova, J. S. Artyushina,, D. M. Bammatov

Keywords: fleas, rodents, host specificity, distribution, natural plague focus, highlands of the Eastern Caucasus

SUMMARY

The Eastern Caucasian high-mountain natural plague focus is located on the northern slope of the Main Caucasian ridge. This peculiar region has a rich fauna of rodent fleas, represented by 32 species of 17 genera. Most flea species parasitize here on a wide range of hosts, including representatives of different subfamilies, but belonging to the same ecological group of rodents. Fleas of 26 species are distributed throughout whole northern slope of the Eastern Caucasus. Three species inhabit the Samur and Sulak river basins and were not found to the west, despite the presence of suitable hosts. Three more species occur in the westernmost part of the East Caucasus. The warm period of the year is the most favorable time for the transmission of plague due to the high activity of feeding and reproduction of most of the fleas of the common vole.

УДК 576.893.192.6+578.833.26.083.2

**ПРИРОДНО-ОЧАГОВЫЕ ИНФЕКЦИИ,
ПЕРЕНОСИМЫЕ КЛЕЩАМИ:
ЭПИЗООТОЛОГИЧЕСКОЕ ОБСЛЕДОВАНИЕ
ТУНКИНСКОГО РАЙОНА РЕСПУБЛИКИ БУРЯТИЯ**

© 2021 г. **О. В. Мельникова^{а,*}, Р. В. Адельшин^{а,б},
М. Г. Бадмажапов^с, А. Н. Бондарюк^а, К. В. Лопатовская^а,
Е. А. Сидорова^а, Ю. Н. Трушина^а, Н. В. Яковчиц^а,
Н. И. Аюгин^а, Е. И. Андаев^а**

^аФКУЗ Иркутский научно-исследовательский противочумный институт
Роспотребнадзора, ул. Трилиссера, 78, Иркутск, 664047 Россия

^бФГБОУ ВО Иркутский государственный университет,
ул. К. Маркса, 1, Иркутск, 664003 Россия

^сФилиал ФБУЗ «Центр гигиены и эпидемиологии в Республике Бурятия
в Кабанском районе», ул. Каландаришвили, 20, с. Кырен, 671010 Россия

*e-mail: melnikovaovit@gmail.com

Поступила в редакцию 23.11.2020 г.

После доработки 30.06.2021 г.

Принята к печати 15.07.2021 г.

В течение трех сезонов (2017–2019 гг.) иксодовых клещей из Тункинского района Республики Бурятия исследовали на спектр трансмиссивных патогенов. В порядке возрастания частоты встречаемости выявлены маркеры возбудителей клещевого энцефалита (КЭ), моноцитарного эрлихиоза (МЭЧ), гранулоцитарного анаплазмоза человека (ГАЧ), иксодовых клещевых боррелиозов (ИКБ) и клещевых риккетсиозов (КР). От двух до четырех маркеров одновременно обнаружили в 15.2–73.8% суспензий в зависимости от набора исследуемых агентов. Показано наличие сочетанных природных очагов «клещевых инфекций». Отмечены различия зараженности переносчиков по пространственно-временным, видовым, возрастным и половым параметрам. Генотипированы изоляты вируса КЭ, определена видовая принадлежность выявленных боррелий.

Ключевые слова: Республика Бурятия, Тункинская долина, иксодовые клещи, вирус клещевого энцефалита (ВКЭ), анаплазмы, боррелии, эрлихии, риккетсии

DOI: 10.31857/S0031184721050057

Тункинский район Республики Бурятия – один из наиболее популярных туристских активов Восточной Сибири, привлекающих красотой горных пейзажей и целебными источниками. При числе коренных жителей около 21 тыс. человек район принимает ежегодно более полумиллиона российских и зарубежных туристов. Район занимает Саяно-Прибайкальскую часть западной Бурятии и расположен в Тункинской котловине, которая является продолжением на запад Байкальской рифтовой зоны. В результате антропогенного влияния на протяжении длительного времени геосистемы котловины представлены в основном вторичными лесами (Атутова, 2013). На территории района располагается Тункинский национальный парк, явившийся первым в России опытом совмещения границ национального парка с границами всего административного района. Территория парка занимает Тункинскую долину и прилегающие к ней горные массивы Восточного Саяна и хребта Хамар-Дабан. Тункинский район входит в Перечень административных территорий Российской Федерации, эндемичных по клещевому вирусному энцефалиту (КВЭ) (Роспотребнадзор, 2020). Анализ обращений людей по поводу присасывания клеща в Центр диагностики и профилактики клещевых инфекций ФГБУ «Научный центр проблем здоровья семьи и репродукции человека» СО РАМН (Иркутск, Россия) показал, что больше половины случаев «укусов», имевших место на территории Республики Бурятия, приходится именно на Тункинский район, наиболее посещаемый в летнее время туристами и отдыхающими (Данчинова и др., 2012, 2015). По результатам исследования клещей, снятых с пострадавших от их присасывания, показана циркуляция на данной территории не только вируса клещевого энцефалита (КВЭ), но также анаплазм (А), боррелий (Б), риккетсий (Р) и эрлихий (Э). В клещах отмечалось несколько патогенов одновременно (Данчинова и др., 2006, 2012, 2015; Ляпунов и др., 2016). Однако в доступных нам источниках не удалось обнаружить географической привязки зараженности клещей, данных о детекции клещевых патогенов в особях переносчика разного пола и разных возрастных морфологических фаз. Цель данной работы – оценить распространенность на территории Тункинского района возбудителей инфекций, передаваемых иксодовыми клещами, и их ко-циркуляцию в природных очагах, выявить различия в инфицированности переносчиков по виду, половому и возрастному составу популяций.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Иксодовых клещей собирали на флаг во вторую декаду июня в течение трех последовательных сезонов (2017–2019 гг.) на маршрутах, проложенных на разных участках Тункинской долины (табл. 1, рис. 1). Определяющими факторами при выборе точек учета и сбора членистоногих (окрестности районного центра – с. Кырен, курорты Аршан, Жемчуг, Нилова Пустынь, местность Хонгор-Уула, туристические тропы у подножья Саян на участке с. Тагархай – р. Зун-Хандагай) служили частота их посещения местными жителями и туристами, а также информация сотрудников Филиала ФБУЗ «Центр гигиены и эпидемиологии в Республике Бурятия в Кабанском районе» о локациях, где имели место массовые случаи присасывания клещей

и/или случаи заболевания КВЭ. Координаты мест сбора материала определяли с помощью спутникового навигатора GPSMAP 76CSx в системе глобального позиционирования.

Всего на флаг с растительности собрано 3076 экз. иксодовых клещей, в том числе 5 *Dermacentor silvarum* Oleney, 1932 и 9 *Haemaphysalis concinna* Koch, 1844. Остальные 3062 экз., включая 139 нимф, относились к виду таежный клещ, *Ixodes persulcatus* Schulze, 1930 (Филиппова, 1977, 1997). Кроме того, с людей и животных (лошадей и собак) снята 21 напитавшаяся самка таежного клеща и одна присосавшаяся самка *D. silvarum*.

Собранных клещей доставляли живыми во влажных бинтах в лабораторию, где до исследования хранили в холодильной камере при температуре -20°C . Имаго клещей анализировали индивидуально, приготавливая из них суспензию на физиологическом растворе (по 0.5 мл на одного клеща); нимф с одного учетного маршрута объединяли в пулы. Наличие антигена (АГ) ВКЭ в суспензиях выявляли иммуноферментным методом с помощью набора реагентов ИФА ТС АГ ВКЭ («Микроген», Томск) в соответствии с инструкцией производителя. Учет результатов проводили визуально и с помощью иммуноферментного анализатора IMARK Bio-RAD при длине волны 450 нм. Пробу считали положительной, если отношение величины ее экстинкции к величине экстинкции нормального контроля было больше или равно 2.1. Результаты меньше 2.1, но отличающиеся визуально от нормального контроля, принимали за сомнительные (Воллер и др., 1977) и вместе с положительными использовали в дальнейшей работе с целью изоляции вируса.

Выделение вируса проводили на новорожденных беспородных белых мышах, по общепринятой методике (Вирусология, 1988). За животными наблюдали 21 день. У заболевших зверьков извлекали головной мозг, руководствуясь «Правилами лабораторной практики в Российской Федерации» (утверждены Приказом Министерства здравоохранения и социального развития Российской Федерации № 708н от 23.08.2010).

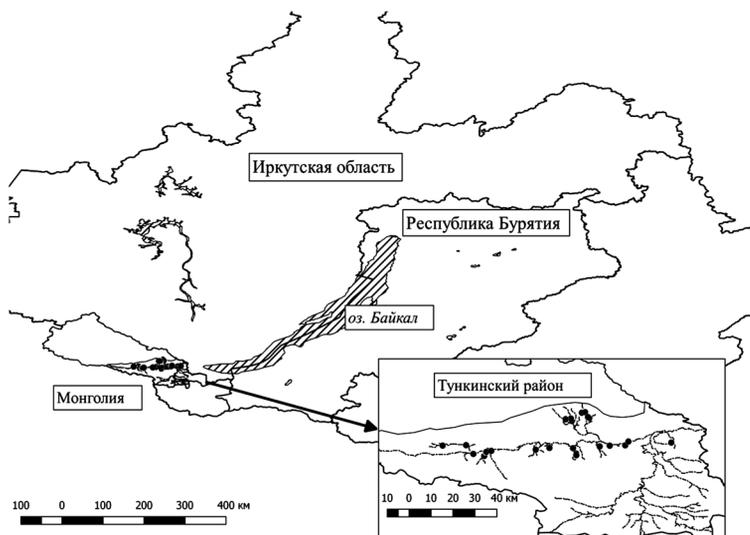


Рисунок 1. Места сбора (обозначены точками) иксодовых клещей в Тункинском районе Республики Бурятия.

Figure 1. Locations of the ticks' collection in Tunkinsky district, Republic of Buryatia. Points of collection are marked by dots.

Таблица 1. Места проведения учетов и сбора на флаг иксодовых клещей на территории Тункинского района Республики Бурятия (2017–2019 гг.)

Table 1. Localities of flagging and recording of hard ticks on the territory of Tunkinsky district, Republic of Buryatia (2017–2019)

Участок	Координаты точек ¹	Высота, м над ур. м.	Количество учетов	Собрано клещей ²	Средняя численность клещей в данной точке ³
86-й км трассы А333, поворот на Аршан	51.695 N, 102.532 E	765	1	0	0
	51.700 N, 102.598 E	742	4	0	0
С. Аршан с окрестностями	51.914 N, 102.423 E	853	4	0	0
	51.911 N, 102.420 E	875	8	4	1.8
	51.912 N, 102.416 E	898	4	5	2.5
	51.916 N, 102.437 E	814	4	0	0
	51.877 N, 102.464 E	753	7	18	2.7
	51.685 N, 102.205 E	750	2	0	0
Окр. с. Жемчуг	51.684 N, 102.359 E	738	2	1	2.9
	51.702 N, 102.699 E	764	4	29	12.4
Окр. с. Зактуй	51.727 N, 102.719 E	727	4	68	29.1
	51.674 N, 102.115 E	788	8	64	10.3
Окр. с. Кырен	51.666 N, 101.826 E	847	2	8	24
Река Б. Зангисан	51.634 N, 101.780 E	930	31	909	83.8
Река М. Зангисан	51.666 N, 101.803 E	937	10	251	55.0
Междуречье М. и Б. Зангисанов	51.703 N, 101.662 E	913	12	141	17.9
Окр. пос. Ниловка	51.884 N, 102.456 E	745	4	2	0.7
Участок с. Тагархай – р. Зун-Хандагай	51.859 N, 102.351 E	752	4	11	11
	51.874 N, 102.345 E	750	7	334	73.9
	51.870 N, 102.310 E	751	4	79	28.8
	51.647 N, 101.709 E	867	11	63	13.6
Окр. с. Туран	51.701 N, 101.509 E	944	4	0	0
Окр. у. Хойто-Гол	51.649 N, 102.380 E	760	13	320	35.0
Местность Хонгор-Уула	51.639 N, 102.380 E	896	11	81	16.1
	51.720 N, 102.999 E	822	20	688	61.2
Река Шабартайка			185	3076	
Итого					

Примечания. ¹ – в десятичных градусах; ² – общее число особей разного пола, вида и фаз онтогенеза; ³ – численность имаго таежного клеща, экз. на флаго-час.

Часть произвольно выбранных суспензий с разных участков исследовали на наличие генетических маркеров ВКЭ, А, Б, Р и Э. рНК/ДНК из клещевых и мозговых суспензий выделяли, используя комплект реагентов «РИБО-преп»; обратную транскрипцию проводили, используя комплект «РЕВЕРТА-Л»; геномный материал ВКЭ выявляли с помощью ПЦР в реальном времени с помощью набора реагентов «АмплиСенс® TBEV, *B. burgdorferi* sl, *A. phagocytophilum*, *E. chaffeensis*/*E. muris*-FL» (ФБУН ЦНИИ эпидемиологии Роспотребнадзора, Москва). Результаты учитывали на термоциклере C1000™ Bio-Rad CFX96™ (США). ДНК Р выявляли с помощью набора реактивов ПЦР-РВ (ЗАО «Синтол», Москва) и праймерами, фланкирующими фрагмент гена *gltA* длиной 380 п. н. (Roux et al., 1997; Roux, Raoult, 2000), с последующей электрофоретической детекцией в 2% агарозном геле. ПЦР-продукт гена Е ВКЭ получали с помощью набора реагентов ПЦР-РВ («Синтол», Москва) и праймеров (Adelshin et al., 2015). Для определения видовой принадлежности боррелий использованы праймеры, фланкирующие фрагмент гена 16S рРНК длиной 650 п. н. Полученные ПЦР-продукты визуализировали в 1% агарозе и затем выделяли согласно стандартной методике (Маниатис и др., 1984) с некоторыми модификациями. Секвенирование ПЦР-продуктов проводили с использованием набора реактивов ABI Prism BigDye Terminator v.1.1 Cycle Sequencing Kit на приборе Genetic Analyzer 3500 xL (Applied Biosystems). Анализ электрофореграмм и выравнивание нуклеотидных последовательностей проводили в программе BioEdit v. 7.0.5.3 (Hall, 1999).

Статистическую обработку данных проводили стандартными методами, используя программный продукт Microsoft Excel 2007. За статистически достоверный принимали уровень значимости $P < 0.05$.

Для построения карты использовались наборы открытых геоданных OpenStreetMap (<https://mydata.biz>), Natural Earth (<https://www.naturalearthdata.com/>) и HYDROsheds (<https://hydrosheds.org/>). Картографирование точек сбора материала по географическим координатам производили с использованием модульного расширения *xuToPoint* программы QGIS 2.18.28.

Краткая эколого-эпидемиологическая характеристика района исследований

Тункинский район занимает Саяно-Прибайкальскую часть западной Бурятии. На западе и юго-западе по массиву Мунку-Сардык и юго-восточным отрогам Большого Саяна проходит государственная граница России и Монголии. Северную часть района занимает Тункинская долина, уникальная своими целебными источниками. Она протянулась в широтном направлении на 200 км, постепенно поднимаясь до 1200 м над ур. м. По ложу долины течет главная река района – Иркут. Климат района резко континентальный, характеризуется большими суточными и годовыми амплитудами температур, небольшим количеством годовых осадков. Расположение на стыке двух зон, Окино-Саянской горнотаежно-гольцовой и Хамар-Дабанской горнотаежнокотловинной, является уникальным явлением, обеспечивающим большое разнообразие ландшафтов: от степей Северной Монголии до альпийских лугов и нивального пояса. Согласно районированию ареала КЭ (Коренберг, Ковалевский, 1981; Коренберг и др., 2013) Тункинская долина входит в Хамар-Дабанский очаговый регион

Среднесибирско-Забайкальской группы. Акарофауна представлена степными, лесостепными и лесными видами родов *Dermacentor*, *Haemaphysalis* и *Ixodes*, с преобладанием таежного клеща *I. persulcatus* (Данчинова и др., 2006), основного переносчика эпидемиологически значимых для Байкальского региона заболеваний – КЭ и иксодовых клещевых боррелиозов (ИКБ), регистрируемых на территории района ежегодно.

В Республике Бурятия регистрируется средний уровень заболеваемости клещевым энцефалитом, при этом ежегодные показатели в 1.8–3.4 раза превышают аналогичные по стране (Сильченко и др., 2015). По информации Роспотребнадзора РФ заболеваемость ИКБ и КЭ в среднем по стране за последние 10 лет составляет 3.67 ± 0.27 и 1.29 ± 0.18 на 100 тыс. населения соответственно, а показатель обращаемости – 327.9 ± 35 на 100 тыс. населения (Веригина, Пакскина, 2019). Из сведений о заболеваемости КЭ и ИКБ, а также обращаемости населения по поводу присасывания клещей в Тункинском районе за последние пять лет (2015–2019 гг.) (табл. 2) очевидно, что показатели кратно превышают общероссийские: по обращаемости – в 2.6–4.2 раза, а по заболеваемости КЭ – в 3.7–22.4 раза. По нашим данным (неопубликованная информация; свидетельства о государственной регистрации базы данных № 2013620219 и 2013620220; 2013 г., № 2020620324; 2020 г.), в эти же годы в Республике Бурятия заразились клещевыми инфекциями 29 туристов и отдыхающих из г. Иркутска, 21 из них – при посещении Тункинского района. Вышеизложенное определяет актуальность изучения природных очагов клещевых инфекций на данной территории.

Таблица 2. Обращаемость населения по поводу присасывания клещей и заболеваемость клещевыми инфекциями в Тункинском районе Республики Бурятия (2015–2019 гг.)

Table 2. Number of medical visits for the treatment about tick bite, and the prevalence of tick-borne diseases in Tunkinsky district, Republic of Buryatia (2015–2019)

Год	Обращений с присасыванием клеща		Заболеваемость КВЭ		Заболеваемость ИКБ	
	Абс.	На 100 тыс.	Абс.	На 100 тыс.	Абс.	На 100 тыс.
2015	176	846.4	4	19.2	1	4.8
2016	222	1067.6	6	28.9	2	9.6
2017	218	1048.3	1	4.8	0	0
2018	289	1389.7	4	19.2	0	0
2019	212	1019.5	5	24.0	0	0

РЕЗУЛЬТАТЫ

Обилие клещей на разных участках обследуемой территории сильно варьировало. Пять особей лесостепного вида *D. silvarum* были собраны на флаг только однажды, в 2018 г. в окрестностях курорта Аршан. Клещи *H. concinna* попали в сборы лишь на участке Тагархай – Зун-Хандагай в 2019 г. Средняя численность таежного клеща в разных точках учета за три сезона исследований показана в табл. 1. В первый сезон

работы (2017 г.) был проведен рекогносцировочный скрининг; в результате выявлены участки с достаточно высокой численностью переносчика, которые и обследовали повторно в 2018 и 2019 гг. Проведение учетов на обследуемой территории ежегодно в одно и то же время (в начале второй декады июня), позволяет корректно сравнить численность таёжного клеща на нескольких ключевых участках в течение всего периода наблюдений. Из данных, показанных в табл. 3, видно, что на конкретных участках обилие *I. persulcatus* было довольно стабильным, за исключением 2018 г. в окрестностях Ниловки, когда учеты проводили во время внезапного сильного дождя. Как показали дальнейшие исследования, именно на этих участках были отловлены клещи, из которых удалось выделить ВКЭ (табл. 4).

Таблица 3. Обилие таежного клеща на ключевых участках в течение исследуемого периода (2017–2019 гг.)

Table 3. The taiga tick abundance in key areas during the study period (2017–2019)

Участок	Численность таежного клеща, экз. на флаго-час			
	2017 г.	2018 г.	2019 г.	Средняя
Ниловка	18.5	6.0	17.6	17.9
Хонгор-Уула	37.6	23.6	23.2	28.5
Шабартайка	58.4	58.3	66.5	61.2
М. Зангисан	н/д	88.9	69.4	80.5

Таблица 4. Места выявления клещей с антигеном вируса клещевого энцефалита и изоляции штаммов (Тункинский район Республики Бурятия, 2017–2019 гг.)

Table 4. The localities of ticks with the tick-borne encephalitis virus antigen detection and isolation of strains (Tunkinsky district, Republic of Buryatia 2017–2019)

Место отлова клеща	Выявлен АГ ВКЭ (абс.)	Выявлена РНК ВКЭ (абс.)	Получено изолятов (абс.)
Ниловка	3	1	0
Хонгор-Уула	4	3	4
Шабартайка	5	4	2
М. Зангисан	10	6	6

На наличие АГ ВКЭ исследовано 2725 суспензий голодных клещей, получено 22 положительных результата, все – *I. persulcatus*; пять самцов, остальные – самки. Вирусофорность по результатам ИФА за исследуемый период в целом составила $0.8 \pm 0.17\%$ и варьировала по годам следующим образом: 2017 г. – $0.9 \pm 0.38\%$, 2018 г. – $1.3 \pm 0.37\%$, 2019 г. – $0.3 \pm 0.17\%$.

Все суспензии, показавшие положительный результат в ИФА, верифицировали в ПЦР. Доля совпадений составила 63.6%.

Из положительных по результатам ИФА суспензий получено 12 изолятов ВКЭ, из них один РНК-изолят – непосредственно из клещевой суспензии, остальные – на сосунках белых мышей. Все изоляты по результатам генотипирования отнесены к сибирскому субтипу ВКЭ, группе Васильченко (№ доступа в Международной базе GenBank MG675052, MT495427, MT495428, MT333843, MT333844, MT344092, MN114636, MN114637, MT113374–MT113377). География положительных находок АГ ВКЭ и изолятов вируса показана в табл. 4.

При исследовании суспензий в ПЦР в реальном времени с помощью набора реагентов «АмплиСенс® TBEV, *B. burgdorferi* sl, *A. phagocytophilum*, *E. chaffeensis*/*E. muris*-FL» (ФБУН ЦНИИ эпидемиологии Роспотребнадзора, Москва) на четыре инфекции маркеры одного или более патогенов обнаружены в 232 из 414 исследованных проб (56.0%). При исследовании на пять инфекционных агентов (все вышеперечисленные плюс риккетсии) – 120 из 122 исследованных (98.4%). Поскольку при поиске генетического материала боррелий и риккетсий были использованы родоспецифические праймеры, термин «патоген» используется условно, т.к. не все микроорганизмы из родов *Rickettsia* и *Borrelia* патогенны для человека. В целом генетический материал Р выявлен в 92.6% исследованных проб голодных клещей, Б – 47.1%, А и Э – в 15.0 и 6.8%, соответственно. РНК ВКЭ выявилась в 1.7% проанализированных проб. При исследовании суспензий на 4 патогена (А, Б, Э и ВКЭ) маркеры двух и более патогенов встречались в 15.2% случаев в следующих сочетаниях: А+Б (57.1% от всех «микстов»), далее – по мере убывания частоты встречаемости – Э+Б (23.8%), А+Э+Б (7.9%), ВКЭ+Б (4.8%), А+Э (3.2%), ВКЭ+А+Б и ВКЭ+Э+Б – по 1.6%. При исследовании на пять патогенов доля «микстов» составила 73.8%. Чаще всего встречалось сочетание Б+Р (64.4% от всех ко-инфекций), значительно реже – А+Б+Р (12.2%) и, по мере убывания, Э+Б+Р – 4.4%, Э+Р и А+Э+Б+Р – по 3.3% от числа микст-инфицированных суспензий; Э+Б, ВКЭ+Б+Р, ВКЭ+Э+Б+Р – по 2.2%. По одному разу выявились сочетания А+Р, А+Б, ВКЭ+Р, А+Э+Р, ВКЭ+А+Б+Р.

Генотипировано 18 суспензий таежного клеща, содержащих генетический материал боррелий. Идентифицированы патогенные спирохеты видов *B. garinii* ($n = 10$), *B. afzelii* ($n = 5$) и *B. miyamotoi* ($n = 3$). Представитель группы клещевых возвратных лихорадок *B. miyamotoi* обнаружен в клещах, собранных в междуречье Малого и Большого Зангисанов и вдоль берега Малого Зангисана, а также на участке Тагархай – Зун-Хандагай (№ доступа в международной базе GenBank MW216951, MW216954, MW216957); *B. afzelii* – в междуречье М. и Б. Зангисанов, вдоль берега М. Зангисана, в окрестностях Зактуя, а также в напитавшейся самке, снятой с лошади в районе р. Шабартайки (MW216946, MW216956, MW216958, MW218483, MW218485). Наиболее распространенный в евразийской части ареала ИКБ вид *B. garinii* был выявлен в голодных клещах почти со всех ключевых участков (Зактуй, междуречье М. и Б. Зангисанов, М. Зангисан, Туран, Тагархай – Зун-Хандагай, Хонгор-Уула,

Шабартайка) (MW216947–MW216950, MW216952, MW216953, MW216955, MW218482, MW218484), а также в самке, напитавшейся на человеке, у которого впоследствии на месте присасывания образовался единственный патогномичный признак иксодового клещевого боррелиоза – мигрирующая эритема (MW216944).

Зараженность переносчиков варьировала как по годам, так и по участкам. В динамике за исследуемый период отмечено существенное увеличение доли клещей, содержащих маркеры боррелий (с 38.3 до 61.4%, $t = 4.19$, $df = 314$, $P < 0.001$) (табл. 5). Вирусофорность переносчиков по результатам ПЦР в два раза превышала таковую по результатам ИФА, проявляя, в то же время, одинаковые тенденции с самым высоким показателем в 2018 г. и самым низким – в 2019 г. При этом разница оказалась статистически достоверна только для показателя вирусофорности по результатам ИФА между 2018 и 2019 гг. (1.3 ± 0.37 и $0.3 \pm 0.17\%$, соответственно, $t = 2.46$, $df = 2081$, $P < 0.05$).

Таблица 5. Обнаружение маркеров исследуемых патогенов в клещах, собранных в Тункинском районе Республики Бурятия в 2017–2019 гг.

Table 5. Detection of the pathogens under study in the ticks, collected in Tunkinsky district, Republic of Buryatia, during 2017–2019

Годы	Доля (% $\pm m$) положительных среди исследованных					
	АГ ВКЭ	РНК ВКЭ	<i>Anaplasma phagocytophilum</i>	<i>Borrelia burgdorferi</i> s. l.	<i>Ehrlichia chaffeensis</i> / <i>E. muris</i>	<i>Rickettsia</i> spp.
2017	0.9 \pm 0.38	2.0 \pm 1.11	12.3 \pm 3.29	38.3 \pm 3.92	5.2 \pm 1.79	н/и*
2018	1.3 \pm 0.37	2.9 \pm 1.67	15.7 \pm 3.63	38.2 \pm 4.81	4.9 \pm 2.14	86.8 \pm 5.48
2019	0.3 \pm 0.17	0.6 \pm 0.63	17.1 \pm 3.76	61.4 \pm 3.87	9.5 \pm 2.33	95.2 \pm 2.32
За весь период	0.8 \pm 0.17	1.7 \pm 0.63	15.0 \pm 3.57	47.1 \pm 2.45	6.8 \pm 1.23	92.6 \pm 2.37

Пр и м е ч а н и е. * – исследования на наличие РНК риккетсий не проводили.

Несмотря на видимые различия показателей по обследованным участкам (табл. 6), статистически значимой по сравнению со средним показателем по выборке (15.0 \pm 3.57%) оказалась только пораженность анаплазмами клещей, собранных в окрестностях п. Ниловки и с. Аршан (0 ± 3.97 и $3.9 \pm 3.77\%$, соответственно, $t = 2.88$ и 2.14 , $df = 438$ в обоих случаях; $P < 0.01$ для Ниловки и $P < 0.05$ для Аршана).

Анализ зараженности клещей исследованными патогенами по полу выявил статистически значимые различия в двух случаях: при детекции риккетсий и эрлихий, чьи маркеры чаще встречались у самок. Доля самок, содержащих маркеры Р, составила $97.8 \pm 2.10\%$ против $84.8 \pm 4.68\%$ у самцов ($t = 2.56$, $df = 104$, $P < 0.05$); по содержанию ДНК Э показатели составили, соответственно, 7.7 ± 0.71 и 5.7 ± 0.67 ($t = 2.01$, $df = 392$, $P < 0.05$).

Таблица 6. Обнаружение маркеров исследуемых патогенов в клещах, собранных с разных участков (Тункинский район Республики Бурятия 2017–2019 гг.)

Table 6. The detection of the pathogens under study in ticks, collected in different localities (Tunkinsky district, Republic of Buryatia 2017–2019)

Местность	Доля (% ± m) положительных среди исследованных				
	ВКЭ	<i>Anaplasma phagocytophilum</i>	<i>Borrelia burgdorferi</i> s. l.	<i>E. chaffeensis</i> / <i>E. muris</i>	<i>Rickettsia</i> spp.
Аршан	0 ± 3.77	3.9 ± 3.77	46.2 ± 9.78	3.9 ± 3.77	100.0 ± 19.36
Зактуй	0 ± 2.17	9.3 ± 4.43	44.2 ± 7.57	7.0 ± 3.88	н/и
М. Зангисан	0 ± 1.92	26.5 ± 6.31	42.9 ± 7.07	10.2 ± 4.32	88.9 ± 7.86
Междуречье	4.2 ± 2.88	10.4 ± 4.41	50.0 ± 7.22	10.4 ± 4.41	95.5 ± 4.55
Ниловка	3.9 ± 3.77	0 ± 3.97	42.3 ± 9.69	9.7 ± 5.23	100.0 ± 19.36
Тагархай – Зун-Хандагай	0 ± 1.69	14.3 ± 4.68	51.8 ± 6.68	5.4 ± 3.01	90.0 ± 5.77
Туран	0 ± 3.84	21.7 ± 8.60	47.8 ± 9.69	0 ± 3.84	н/и
Хонгор-Уула	2.8 ± 1.94	12.5 ± 3.90	50.0 ± 5.89	5.6 ± 2.70	83.3 ± 8.33
Шабартайка	2.9 ± 2.02	24.6 ± 5.19	59.4 ± 5.91	8.7 ± 3.39	100.0 ± 4.00

В отношении зараженности исследуемыми патогенами клещей разных возрастных морфологических фаз оказалось, что в пулах нимф *I. persulcatus* А, Э и Б встречались чаще, чем во взрослых особях (25, 10 и 100%, соответственно), риккетсии – реже (45%), а РНК ВКЭ не была выявлена ни разу. В то же время статистически достоверны эти данные лишь для боррелий ($t = 10.6$, $df = 408$, $P < 0.001$). В 16 пробах нимф из 20 исследованных (80%) присутствовало два и более патогена, при этом сочетание Б+Р имело место во всех случаях микст-инфицирования.

Из трех видов переносчиков, обследованных на наличие маркеров ВКЭ, А, Б, Р и Э, основная доля положительных находок пришлась на таежного клеща. В клещах *D. silvarum*, исследованных на ВКЭ, А, Б и Э, маркеры искомым патогенов не обнаружены. Генетический материал Р отмечен в шести из восьми ($75.0 \pm 15.31\%$) суспензий *H. concinna*, Б – в четырех ($50.0 \pm 17.68\%$) и А – в одной ($12.5 \pm 11.69\%$). Маркеров ВКЭ и эрлийи не обнаружено. Микст-инфицирована половина проб *H. concinna* (А+Б – одна, Б+Р – три).

Из 22 суспензий питавшихся самок хотя бы один патоген был выявлен в 14 (63.6%), а два и более – в девяти (40.9%); все – *I. persulcatus*. ВКЭ не был детектирован ни в одной из них, Б – в 11 (50%), Р – в семи (31.8%), А – в шести (27.3%), Э – в трех (13.6%). Несмотря на видимые различия в доле положительных находок маркеров Р, А и Э по сравнению с голодными имаго, они статистически не достоверны, вероятно, из-за небольшой величины выборки. Варианты микст-инфицирования: Б+Р ($n = 4$), А+Б ($n = 2$), Б+Р+Э ($n = 2$) и А+Б+Р+Э ($n = 1$).

Исследование иксодовых клещей на спектр переносимых ими патогенов представляет интерес как по ареалу переносчиков в целом, так и для того или иного конкретного региона на предмет наличия в нем сочетанных природных очагов инфекций, экологически связанных с клещами. В более ранней работе (Мельникова и др., 2018) мы подробно обсудили данные литературных источников по вопросу выявления маркеров ВКЭ и бактериальных патогенов в переносчиках как на территории нашей страны, так и за ее границами. Там же показано, что в среднем на обследованной нами территории Прибайкалья (Иркутская область и Республика Бурятия) маркеры ВКЭ, А, Б, Р и Э обнаруживали, соответственно, в 2.8 ± 0.40 , 10.5 ± 0.73 , 34.2 ± 1.15 , 71.2 ± 2.76 и $5.0 \pm 0.52\%$ суспензий индивидуальных клещей. В Тункинском районе Республики Бурятия, согласно результатам данной работы, клещей с маркерами Б и Р выявлено существенно больше: 47.1 ± 2.45 и $92.6 \pm 2.37\%$, соответственно ($t = 4.76$, $df = 2154$, $P < 0.001$ для Б и $t = 5.89$, $df = 498$, $P < 0.001$ для Р). Достаточно подробные сведения, касающиеся поиска и обнаружения в иксодовых клещах из Республики Бурятия всех, обсуждаемых в данной работе патогенов, можно найти в работах сотрудников Центра диагностики и профилактики клещевых инфекций ФГБУ «Научный центр проблем здоровья семьи и репродукции человека» СО РАМН (Иркутск, Россия) (Данчинова и др., 2015; Ляпунов и др., 2016). Авторы сообщают о находках маркеров ВКЭ в 4.3% исследованных проб, Б – в 10.8–21.7%, А и Э – в 17.4 и 13.0% проб, соответственно. Однако эти сведения касаются самок разной степени напитанности, снятых с пострадавших людей. Вероятно, именно этим объясняется более высокая доля переносчиков с ВКЭ и более низкая – с Б, поскольку известно немало таких примеров (Мельникова и др., 1997; Сунцова, 2004; Романенко, Кондратьева, 2011; Фоменко и др., 2012; Belova et al., 2012). Другим объяснением может служить небольшая величина выборки ($n = 23$), однако при сходной ее величине ($n = 22$) в нашем исследовании, Б были детектированы в половине суспензий, А – в 27.3%, Э – в 13.6%.

Что касается членистоногих из природных очагов, Сунцова (2004) отмечала отсутствие достоверных различий между зараженностью Б клещей из Иркутской области и Бурятии; в частности, в Тункинской долине этим исследователем показана зараженность таежных клещей Б $14.1 \pm 2.1\%$. Необходимо отметить, что исследование проводилось другим методом. Ляпунов и др. (2016) констатируют, что подавляющую часть положительных проб выявляли из таежных клещей; зараженность степных клещей была ниже по всем изученным патогенам. Данчинова и др. (2006) не обнаружили возбудитель ИКБ ни в *D. nuttalli*, ни в *H. concinna*, собранных в Тункинском районе. В нашем исследовании половина клещей *H. concinna* содержала маркеры Б, а две трети клещей – Р. В той же публикации (Данчинова и др., 2006) показано, что около 95% клещей, собранных в Бурятии, содержали риккетсиоподобные организмы. Это сопоставимо с полученными в данном исследовании результатами – 92.6%.

В двух клещах, присосавшихся к людям на территории Тункинской долины, обнаружили два и три патогена одновременно (Б+Р, ВКЭ+А+Б) (Данчинова и др., 2015). Судя по результатам настоящего исследования, микст-инфицированные переносчики в обследованном районе встречаются гораздо чаще, а набор патогенных агентов в них бывает значительно разнообразнее.

Литературных источников, касающихся динамики зараженности клещей, зависимости находок маркеров клещевых патогенов от пола и морфологического возраста переносчиков, а также разницы в зараженности популяций клещей, населяющих разные участки Тункинской долины, нами не найдено.

Штаммовый пейзаж популяций ВКЭ на территории Республики Бурятия достаточно разнообразен: там циркулируют сибирский и дальневосточный субтипы вируса, а также вариант 886-84, до недавнего времени встречавшийся только в Прибайкалье и Монголии (Rag et al., 2017). В то же время все 10 штаммов из Тункинского района, упоминание о которых удалось найти (Экологические аспекты ..., 2012), отнесены к наиболее распространенному, сибирскому субтипу ВКЭ. К сожалению, более детальной информации об этих изолятах в доступных источниках нам не встречалось. Все 12 изолятов ВКЭ, полученных в процессе выполнения данной работы из природных объектов на территории Тункинской долины, генотипированы как сибирский субтип, группа Васильченко.

Определение видовой принадлежности боррелий из 18 суспензий таежного клеща показало циркуляцию в обследованных очагах обычных для евразийского ареала ИКБ и имеющих основное эпидемическое значение видов – *B. garinii* ($n = 10$), *B. afzelii* ($n = 5$), а также представителя группы клещевых возвратных лихорадок – *B. miyamotoi* ($n = 3$). Публикаций, касающихся исследования видового состава боррелий из природных источников или клинического материала с территории Республики Бурятия, нами не обнаружено.

Таким образом, исследование искодовых клещей из Тункинского района Бурятии на маркеры пяти групп вероятных патогенов одновременно показало наличие сочетанных природных очагов клещевых инфекций. Доля выявленных маркеров составила: ВКЭ – 1.7%, Б – 47.1, А – 15.0, Р – 92.6, Э – 6.8%. Содержание патогенов в клещах варьировало по годам, месту сбора, виду, полу и возрастной морфологической фазе переносчиков. Максимум переносчиков с маркерами наиболее эпидемически значимых патогенов – ВКЭ и боррелий – выявляли в 2018 и 2019 гг., соответственно. Самыми опасными участками с точки зрения возможности заражения КЭ по результатам данного исследования оказались междуречье Б. и М. Зангисанов и левый берег р. М. Зангисан, местность Хонгор-Уула и долина р. Шабартайки. По содержанию боррелий в клещах с разных участков значимых различий не выявлено. Из трех видов искодид, попавших в сборы, чаще всего маркеры искомых патогенов встречались у *I. persulcatus*. В самцах клещей с обследуемой территории существенно реже встре-

чались генетические маркеры Э и Р. Маркеры двух и более патогенов одновременно встречались у 15.2% переносчиков при исследовании на четыре патогена и у 73.8% при исследовании на пять патогенов. Впервые определена видовая принадлежность боррелий и группы сибирского субтипа ВКЭ, циркулирующих на территории Тункинского района Республики Бурятия.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атутова Ж.В. 2013. Современные ландшафты юга Восточной Сибири. Новосибирск, Академическое изд-во «Гео», 125 с. [Atutova Zh.V. 2013. Modern Landscapes of the South of East Siberia. Novosibirsk, Academic Publishing House "Geo", 125 pp. (In Russian)]
- Веригина Е.В., Пакскина Н.Д. 2019. Об эпидемиологической ситуации в России по инфекциям, передающимся иксодовыми клещами, в 2009–2019 гг. Дальневосточный Журнал Инфекционной Патологии 37: 23–24. [Verigina E.V., Pakschina N.D. 2019. About epidemiological situation on tick-borne infections in Russia during the period 2009–2019. Dal'nevostochnyj Zhurnal Infekcionnoj Patologii 37: 23–24. (In Russian)]
- Вирусология. Методы. 1988. Пер. с англ. Под ред. Б. Мейхи. М., Мир, 344 с. (Virology. A practical approach. 1985. Ed. by B.W.J. Mahy. Oxford, Washington DC, IRL Press, 344 pp.).
- Воллер А., Бидуэлл Д., Бартлетт А. 1977. Иммуноферментативные реакции в диагностической медицине. Бюллетень ВОЗ 53 (1): 38–48. (Voller A., Bidwell D.E., Bartlett A. 1976. Enzyme immunoassays in diagnostic medicine. Theory and practice. Bulletin of the World Health Organization 53 (1): 55–65).
- Данчинова Г.А., Хаснатинов М.А., Злобин В.И. и др. 2006. Иксодовые клещи юга Восточной Сибири и Монголии и их спонтанная зараженность возбудителями природно-очаговых трансмиссивных инфекций. Бюллетень сибирской медицины. Приложение 1: 137–143. [Danchinova G.A., Khasnatinov M.A., Zlobin V.I. et al. 2006. Ixodid ticks of the South of Eastern Siberia and Mongolia, and their natural foci transmissible infections agents infection rates. Byulleten' sibirskoj meditsiny, Suppl. 1: 137–143. (In Russian)]
- Данчинова Г.А., Ляпунов А.В., Хаснатинов М.А. и др. 2012. Эколого-географическая характеристика обрацаемости людей, пострадавших от укусов клещей в Иркутской области и за ее пределами. Сибирский медицинский журнал 4: 64–67. [Danchinova G.A., Lyapunov A.V., Khasnatinov M.A. et al. 2012. Ecological and geographical characteristics of treatment demand of individuals, suffered from ticks bite in Irkutsk region and elsewhere. Sibirskij meditsinskij zhurnal 4: 64–67. (In Russian)]
- Данчинова Г.А., Ляпунов А.В., Хаснатинов М.А. и др. 2015. Туризм и проблема «клещевых» инфекций в Республике Бурятия. Эпидемиология и Вакцинопрофилактика 5 (84): 36–43. [Danchinova G.A., Lyapunov A.V., Khasnatinov M.A. et al. 2015. The tourism and tick-borne infections problem in Republic of Buryatia. Epidemiology and Vaccinal Prevention 5 (84): 36–43. (In Russian)]
- Коренберг Э.И., Ковалевский Ю.В. 1981. Районирование ареала клещевого энцефалита. Итоги науки и техники: Медицинская география 11. М., ВИНТИ, 148 с. [Korenberg E.I., Kovalevskij Yu.V. 1981. Tick-borne encephalitis area zoning. Itogi nauki i tekhniki: Meditsinskaya geografiya 11. Moscow, VINITI, 148 pp. (In Russian)]
- Коренберг Э.И., Помелова В.Г., Осин Н.С. 2013. Природноочаговые инфекции, передающиеся иксодовыми клещами. М., 463 с. [Korenberg E.I., Pomelova V.G., Osin N.S. 2013. Infections with natural focality transmitted by Ixodid ticks. Moscow, 463 pp. (In Russian)]
- Ляпунов А.В., Хаснатинов М.А., Манзарова Э.Л. и др. 2016. Применение метода ПЦР в реальном времени для диагностики инфекций, передающихся иксодовыми клещами. Acta Biomedica Scientifica 1 (6): 161–166. [Lyapunov A.V., Khasnatinov M.A., Manzarova E.L. et al. 2016. Using real-time PCR for urgent detection and prophylaxis of tick-borne infections. Acta Biomedica Scientifica 1 (6): 161–166. (In Russian)] <https://doi.org/10.12737/23810>

- Маниатис Т., Фрич Э., Сэмбрук Дж. 1984. Методы генетической инженерии. Молекулярное клонирование. М., Мир, 480 с. (Maniatis T., Fritsch E.F., Sambrook J. 1982. *Molecular Cloning: A Laboratory Manual*. N.Y., Cold Spring Harbor, 545 pp.)
- Мельникова О.В., Ботвинкин А.Д., Данчинова Г.А. 1997. Сравнительные данные о зараженности вирусом клещевого энцефалита голодных и питавшихся таежных клещей (по результатам иммуноферментного анализа). *Медицинская паразитология* 1: 44–49. [Mel'nikova O.V., Botvinkin A.D., Danchinova G.A. 1997. Comparative data for tick-borne encephalitis virus infection rate of hungry and engorged taiga ticks (based on ELISA results). *Meditinskaya parazitologiya* 1: 44–49. (In Russian)]
- Мельникова О.В., Адельшин Р.В., Трушина Ю.Н. и др. 2018. Выявление спектра патогенов в иксодовых клещах из сочетанных природных очагов Прибайкалья. *Паразитология* 52 (6): 485–501. [Mel'nikova O.V., Adel'shin R.V., Trushina Yu.N. et al. 2018. Detection of spectrum of pathogens in ixodid ticks from combined natural foci of Baikal Region. *Parazitologiya* 52 (6): 485–501. (In Russian)] <https://doi.org/10.1134/S0031184718060066>
- Романенко В.Н., Кондратьева Л.М. 2011. Зараженность иксодовых клещей, снятых с людей, вирусом клещевого энцефалита, на территории города Томска и его окрестностей. *Паразитология* 45 (1): 3–10. [Romanenko V.N., Kondrat'eva L.M. 2011. Tick-borne encephalitis virus infection rate in ticks, removed from people on the Tomsk city territory and the suburbs. *Parazitologiya* 45 (1): 3–10. (In Russian)]
- Роспотребнадзор (Федеральная служба по надзору в сфере защиты прав потребителей и благополучия человека). 2020. О перечне эндемичных территорий по клещевому вирусному энцефалиту в 2019 г. Письмо от 31 января 2020 года N 02/1305-2020-32. Режим доступа: <https://www.rosпотребнадзор.ru/upload/iblock/365/o-perechne-endemichnykh-terr-po-kve-v-2019-g.-31.01.2020.pdf> (25 августа 2021)
- Сильченко Е.В., Сымбелова Т.А., Анфиногорова Л.А., Дашеева Н.А. 2015. Современные проблемы клещевого энцефалита, взгляд практического врача. Анализ региональных эпидемиологических и клинических данных. *Журнал инфектологии* 7 (3, приложение): 79–80. [Sil'chenko E.V., Symbelova T.A., Anfinogenova L.A., Dasheeva N.A. 2015. Modern tick-borne-encephalitis problems, practicing physician view. Regional epidemiological and clinical data analysis. *Zhurnal Infektologii* 7 (3, suppl.): 79–80. (In Russian)]
- Сунцова О.В. 2004. Эколого-паразитологическая характеристика природных очагов клещевого боррелиоза в Прибайкалье. Дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 175 с. [Suntsova O.V. 2004. *Ekologo-parazitologicheskaya kharakteristika prirodnykh ochagov kleshchevogo borreliozia v Pribajkal'e*. Dis. ... kand. biol. nauk. Irkutsk, 175 pp. (In Russian)]
- Филиппова Н.А. 1977. Иксодовые клещи подсем. Ixodinae (Фауна СССР. Паукообразные; IV (4)). Л., Наука, 396 с. [Filippova N.A. 1977. Ixodid ticks of subfamily Ixodinae (Fauna of USSR. Arachnoidea IV (4)). Leningrad, Nauka, 396 pp. (In Russian)]
- Филиппова Н.А. 1997. Иксодовые клещи подсем. Ambliomminiinae. (Фауна России и сопредельных стран. Паукообразные; IV (5)). СПб, Наука, 436 с. [Filippova N.A. 1997. Ixodid ticks of subfamily Ambliomminiinae. (Fauna of Russia and neighboring countries. Arachnoidea IV (5)). St. Petersburg, Nauka Publishing house, 436 pp. (In Russian)]
- Фоменко Н.В., Шперлинг М.М., Боргояков В.Ю. и др. 2012. Сравнительный анализ выявления ДНК боррелий и противоборрелиозных антител. *Сибирский медицинский журнал* 4: 61–64. [Fomenko N.V., Shperling M.M., Borgoyakov V.Yu. et al. 2012. The Borrelia DNA and anti-Borrelia antibodies comparative analysis. *Sibirskiy meditsinskiy zhurnal* 4: 61–64. (In Russian)]
- Экологические аспекты краевой инфекционной патологии. 2012. (под ред. Е.Д. Савилова). Новосибирск, Наука, 232 с. [Ecological aspects of regional infectious pathology. 2012. (ed. E.D. Savilov). Novosibirsk, Nauka, 232 pp. (In Russian)]
- Adelshin R.V., Melnikova O.V., Karan L.S., et al. 2015. Complete genome sequences of four European subtype strains of tick-borne encephalitis virus from Eastern Siberia, Russia. *Genome Announcements* 3 (3): e00609-15.

- Belova O.A., Burenkova L.A., Karganova G.G. 2012. Different tick-borne encephalitis virus (TBEV) prevalences in unfed versus partially engorged ixodid ticks – evidence of virus replication and changes in tick behavior. *Ticks and Tick-borne Diseases* 3 (4): 240–246. <https://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2012.05.005>
- Hall T.A. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series* 41: 95–98.
- Rar V., Livanova N., Tkachev S., et al. 2017. Detection and genetic characterization of a wide range of infectious agents in *Ixodes pavlovskiyi* ticks in Western Siberia, Russia. *Parasites & Vectors* 10: 258. <https://doi.org/10.1186/s13071-017-2186-5>
- Roux V., Rydkina E., Eremeeva M., Raoult D. 1997. Citrate synthase gene comparison, a new tool for phylogenetic analysis, and application for the Rickettsiae. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* 4: 252–261.
- Roux V., Raoult D. 2000. Phylogenetic analysis of members of the genus *Rickettsia* using the gene encoding the outer-membrane protein rOmpB (ompB). *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* 50: 1449–1455.

TICK-BORNE DISEASES:
THE EPIZOOTOLOGICAL SURVEY OF TUNKINSKY DISTRICT,
REPUBLIC OF BURYATIA

O. V. Mel'nikova, R. V. Adel'shin, M. G. Badmazhapov, A. N. Bondaryuk,
K. V. Lopatovskaya, E. A. Sidorova, Yu. N. Trushina,
N. V. Yakovchits, N. I. Ayugin, E. I. Andaev

Keywords: Republic of Buryatia, Tunka valley, Ixodid ticks, tick-borne encephalitis virus (TBEV), *Anaplasma* spp., *Borrelia* spp., *Ehrlichia* spp., *Rickettsia* spp.

SUMMARY

Ixodid ticks, collected during three seasons (2017–2019) in different plots of the Tunkinsky district of Buryat Republic, were tested for the tick-borne diseases agents range. The genetic markers of tick-borne encephalitis virus (TBEV), *Ehrlichia* spp., *Anaplasma* spp., *Borrelia* spp. and *Rickettsia* spp. have been detected (in increasing order of magnitude). Two or more agents' markers in different combinations have been detected in 15.2–73.8% specimens depending on the set of pathogens tested. The existence of combined tick-borne infections natural foci has been shown. Differences have been detected in spatial, temporal, species, age and sex prevalence of the agents in ticks. The subtype of TBEV isolates and *Borrelia* species circulating have been identified.

УДК: 565.42 (575.2)(04)

**ГАМАЗОВЫЕ КЛЕЩИ (ACARI: PARASITIFORMES: GAMASINA)
ГРЫЗУНОВ ДОЛИННО-ПРЕДГОРНОЙ ЗОНЫ
ИССЫК-КУЛЬСКОЙ КОТЛОВИНЫ (СЕВЕРНЫЙ ТЯНЬ-ШАНЬ)**

© 2021 г. А. М. Юлдашева^а, М. К. Станюкович^б,
С. Ж. Федорова^{а,*}

^аИнститут биологии Национальной Академии Наук Кыргызской Республики,
пр. Чуй, 265, Бишкек, 720071 Кыргызская республика

^бЗоологический институт Российской Академии Наук,
Университетская наб., 1, Санкт-Петербург, 199034 Россия

*e-mail: fesvet07@mail.ru

Поступила в редакцию 21.04.2021 г.

После доработки 27.06.2021 г.

Принята к публикации 30.06.2021 г.

Приведен видовой состав гамазовых клещей (Gamasina) грызунов долинно-предгорной зоны Иссyk-Кульской котловины, включающий 28 видов, относящихся к 10 родам и 4 семействам – Parasitidae (2 вида), Macrochelidae (1 вид), Laelapidae (14 видов), Naemogamasidae (11 видов). По сравнению с литературными данными, выявлено 12 новых видов клещей. Для всех видов прокормителей рассчитаны показатели зараженности клещами (ИБ, ИО, ИД).

Ключевые слова: Иссyk-Кульская котловина, грызуны, гамазовые клещи, видовое разнообразие

DOI: 10.31857/S0031184721050069

Иссyk-Кульская котловина располагается в северо-восточной части Кыргызстана. Она представляет собой межгорную впадину между хребтами Северного (Кунгей Ала-Тоо) и Внутреннего (Тескей Ала-Тоо) Тянь-Шаня, в центре которой на высоте 1609 м над ур. м. расположено озеро Иссyk-Куль. Иссyk-Кульская котловина входит в состав особо охраняемой биосферной территории «Ыссык-Кель», тем не менее вся ее долинная часть подвергается антропогенному воздействию, идет активное освоение всего побережья озера Иссyk-Куль (Атлас Киргизской ССР, 1987; Аламанов и др., 2006).

Неоднородность природно-климатических условий создает разнообразие биоценозов Иссyk-Кульской котловины. На западе преобладают пустынные, полупустынные и болотные биоценозы. С продвижением на восток и с увеличением количества осадков они, при тех же показателях абсолютных высот, уступают место сухостепным, степным, лугостепным, речным и озерным биоценозам. На территории Иссyk-Кульской

области выделяются три основных высотных пояса: долинно-предгорный, среднегорный и высокогорный (Шукуров, 1990).

Долинно-предгорный пояс. Достаточно ощутимое антропогенное воздействие (земледелие, выпас скота, строительство поселков, пансионатов и дорог) отрицательно повлияло на состояние растительного и животного мира, значительно изменив состав и структуру многих коренных биоценозов. Зачастую растительный покров здесь деградирован, что выражается в исчезновении многих ценных видов и распространении видов-вселенцев. Наблюдается сокращение разнообразия аборигенных видов животных, сопровождающееся вторжением синантропных видов птиц и млекопитающих (в частности, мышевидных грызунов).

Среднегорный пояс охватывает южные склоны Кунгей Ала-Тоо и северные склоны Терсей Ала-Тоо в пределах абсолютных высот 2000–2700 м над ур. м. Здесь характерно наиболее высокое видовое разнообразие флоры и фауны, много редких, эндемичных и хозяйственно ценных видов растений и животных.

Высокогорный пояс – на высоте более 2700 м над ур. м. распространены высокогорные коренные биоценозы, являющиеся средой обитания редких и эндемичных видов растений и животных.

Фауна Прииссыккуля характеризуется высоким видовым разнообразием и неравномерным распределением по различным ландшафтам. Она формировалась за счет палеарктического, средиземноморского, центрально-азиатского, а также транс-палеарктического фаунистических комплексов. Наряду с этим представлена и группа эндемиков; процент эндемизма наиболее высок среди насекомых (Шукуров, 2016). Фауну наземных позвоночных Иссык-Кульской котловины представляют 335 видов: 3 вида земноводных, 11 видов рептилий, 54 вида млекопитающих (9 из них внесены в Красную книгу Кыргызстана, 4 вида – эндемики Тянь-Шаня, 4 вида завезены или внедрились недавно) и 267 видов птиц (Kyrgyzstan Review, 2015).

Среди млекопитающих по численности и видовому разнообразию преобладают грызуны, являющиеся важнейшим звеном в пищевых цепях, а также прокормителями разнообразных паразитов и резервуарами возбудителей инфекционных заболеваний. Фаунистический комплекс грызунов Иссык-Кульской котловины составляют 17 видов, относящиеся к 15 родам и 7 семействам. У 8 из них установлена зараженность возбудителями зоонозных инфекций – *Brucella* sp., *Listeria monocytogenes*, *Leptospira* sp., *Pasteurella* sp., *Yersinia enterocolitica*, *Y. pseudotuberculosis* и *Y. kristenseni*. У *Meriones tamariscinus* (Pallas, 1733), *Mus musculus* L., 1758 и *Rattus norvegicus* (Berkenhout, 1769) выявлены также микст-инфекции (Алымкулова и др., 2012).

Грызуны часто обитают в непосредственной близости от человека, поэтому изучение видового состава эктопаразитов этой группы животных имеет большое санитарно-эпидемиологическое значение. Паразитические клещи имеют большое значение как переносчики ряда протозойных, бактериальных и вирусных заболеваний (Балашов, 1982). Важнейшим и весьма многочисленным компонентом паразитофауны грызунов являются клещи когорты Gamasina (Acari: Parasitiformes), включающей более 30 семейств (Кириллова, Кириллов, 2008; Малькова, 2010; Винарская, Винарский, 2012). Это очень своеобразная группа членистоногих, уникальная по своим морфологическим и экологическим особенностям.

Исследованием фауны гамазовых клещей в Кыргызстане занимались Берендяева (1958), Осипова (1971), Прорешная и др. (1960), Кудрявцева (1969), Сартбаев

(1962, 1975), Транбаев (1997). В настоящее время фаунистический комплекс Gamasina в Кыргызстане включает 172 вида, 49 родов и 18 семейств (Федорова, 2018).

Цели данной работы – изучение фаунистического комплекса гамазовых клещей на основе новых материалов и анализ зараженности ими грызунов в долинно-предгорной зоне Иссык-Кульской котловины.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в период с 2012 по 2015 гг. на территории долинно-предгорной зоны Иссык-Кульской котловины. Для отлова грызунов выставляли ловушки Геро, живоловки, капканы и мордушки. Отлов проводили методом ловушко-линий в открытых станциях (лесопосадки, луга, заросли кустарников, парки, пустыри) и единичными плашками в закрытых станциях (жилые массивы сельского типа, мусорные свалки) в 32 пунктах пяти административных районов Иссык-Кульской области. Сбор эктопаразитов проводили методом очеса млекопитающих согласно общепринятым паразитологическим методикам (Брегетова, 1956; Земская, 1973).

Отловлено и обследовано на наличие эктопаразитов 736 экз. грызунов 13 видов. С отловленных животных было снято 659 экз. гамазид. Осмотр проводили под бинокулярным микроскопом МБИ-10, видовую диагностику клещей проводили путем определения постоянных препаратов в жидкости Фора-Берлезе по отечественным определителям (Брегетова, 1956; Определитель обитающих в почве клещей Mesostigmata, 1977). Для оценки численности и распространения членистоногих на прокормителях использовали следующие паразитологические индексы: индекс встречаемости (ИВ – процент животных, на которых обнаружены клещи), индекс обилия (ИО – среднее число эктопаразитов, приходящихся на одно животное в исследуемой выборке); индекс доминирования (ИД – определяется долей, которую составляет вид по отношению к численности всех видов в изучаемом материале). Сумма индексов доминирования всех сравниваемых видов равна 100%.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Было исследовано 736 экз. грызунов 13 видов (количество экземпляров в скобках): *Sciurus vulgaris exalbidus* Pallas, 1778 (6), *Spermophilus relictus* (Kashkarov, 1923) (14), *Marmota baibacina* (Kastschenko, 1899) (6), *Dryomys nitedula* Pallas, 1799 (5), *Alicola argentatus* (Severtzov, 1879) (14), *Microtus arvalis* (Pallas, 1799) (26), *Ondatra zibethicus* (L., 1766) (29), *Cricetulus migratorius* (Pallas, 1733) (3), *Meriones tamariscinus* (77), *Meriones libycus* Lichtenstein, 1823 (23), *Sylvaemus uralensis* (Pallas, 1811) (209), *Mus musculus* (270), *Rattus norvegicus* (54). Последний вид – новый для фауны Кыргызстана и Прииссыккуля. Всего было собрано 659 экз. гамазовых клещей; из 13 видов грызунов клещами оказались заражены 9 видов. Фаунистический комплекс гамазид грызунов Иссык-Кульской котловины включает 28 видов (табл. 1), относящихся к 10 родам и 4 семействам – Parasitidae (2 вида), Macrochelidae (1 вид), Laelapidae (14 видов), Haemogamasidae (11 видов).

Экологические отношения гамазовых клещей с млекопитающими очень многообразны. Известны разнообразные переходные формы гамазид от хищников и схизофагов до облигатных гематофагов, от свободноживущих до постоянных эктопаразитов птиц и млекопитающих (Балашов, 1982; Коралло, 2004). Изучая биологические особенности паразитических членистоногих, Беклемишев (1945) ввел понятие «жизненной схемы вида», под которым понимается совокупность всех типов взаимоотношений вида с элементами его среды обитания, в первую очередь, с прокормителями.

Таблица 1. Гамазовые клещи грызунов Иссык-Кульской котловины

Table 1. Gamasid mites of rodents in the Issyk-Kul basin

Виды клещей	Количество видов хозяев	Экологическая группа	Тип питания	Тип ареала
Сем. Parasitidae				
<i>Parasitus (C.) fimetorum</i>	1	СЖ	ХЩ, СХ	К
<i>Poecilochirus necrophori</i>	1	СЖ	СХ	К
Сем. Macrochelidae				
<i>Macrocheles glaber</i>	1	НД	ХЩ, СХ	ТПА
Сем. Laelapidae				
<i>Androlaelaps angustiscutis</i>	1	ГНП	ХЩ, ФГ	ПА
<i>Androlaelaps casalis</i>	1	ГНП	СХ, ФГ	К
<i>Androlaelaps glasgowi</i>	2	ГНП	СХ, ФГ	К
<i>Androlaelaps semidesertus</i>	2	ГНП	ХЩ, ФГ	ЦА
<i>Eulaelaps stabularis</i>	8	НД	ХЩ, ФГ	К
<i>Hyperlaelaps arvalis</i>	1	ПП	ОГ	ПА
<i>Hypoaspis (G.) aculeifer</i>	2	НД	ХЩ, СХ	ТПА
<i>Hypoaspis (G.) heselhausi</i>	3	НД	ХЩ, СХ	ТПА
<i>Hypoaspis (G.) lubrica</i>	3	НД	ХЩ, СХ	ГА
<i>Laelaps agilis</i>	1	ПП	ОГ	ТПА
<i>Laelaps algericus</i>	4	ПП	Э, ОГ	ПА
<i>Laelaps jettmari</i>	1	ПП	ОГ	ГА
<i>Laelaps multispinosus</i>	5	ПП	Э, ОГ	ПА
<i>Laelaps muris</i>	1	ПП	ОГ	ПА
Сем. Haemogamasidae				
<i>Haemogamasus horridus</i>	1	ГНП	Э, ФГ	ПА
<i>Haemogamasus mandschuricus</i>	1	ГНП	Э, ФГ	МК
<i>Haemogamasus. rhombomys</i>	2	ГНП	Э, ФГ	ЦА
<i>Hirstionyssus criceti</i>	2	ПП	ОГ	ПА
<i>Hirstionyssus ellobii</i>	1	ПП	ОГ	ЦА
<i>Hirstionyssus eusoricis</i>	1	ПП	ОГ	ПА
<i>Hirstionyssus eversmanni</i>	1	ПП	ОГ	ПА
<i>Hirstionyssus isabellinus</i>	1	ПП	ОГ	ПА
<i>Hirstionyssus meridianus</i>	2	ПП	ОГ	ЦА
<i>Hirstionyssus sciurinus</i>	2	ПП	ОГ	ПА
<i>Hirstionyssus transiliensis</i>	1	ПП	ОГ	ЦА

Примечания. СЖ – свободноживущие; НД – нидиколы; ГНП – гнездово-норовые паразиты; ПП – постоянные паразиты; ХЩ – хищник, СХ – схизофаг, Э – эврифаг, ФГ – факультативный гематофаг, ОГ – облигатный гематофаг; Г – голарктический, К – всесветный, МК – манчжуро-китайский ареал, ПА – палеарктический ареал, ТПА – транспалеарктический ареал, ЦА – центрально-азиатский ареал.

При классификации жизненных схем гамазовых клещей обычно выделяют следующие элементы: пищевую специализацию, способ принятия пищи, взаимоотношения с хозяевами и их убежищами, круг основных хозяев, основные биотопы, характер географического распространения. Учитывая степень приуроченности к гнезду и поверхности тела хозяина, типы паразитизма (Земская, 1969; Балашов, 1982), разные авторы выделяют от 2 до 12 экологических группировок гамазовых клещей (Тагильцев и др., 1990; Малькова, 2010; Винарская, Винарский, 2012). По типу питания среди гамазид можно выделить хищников, схизофагов (включая копрофагов, некрофагов), нуждающихся в смешанном питании (эврифагов), факультативных и облигатных гематофагов. С учетом особенностей трофических и пространственных связей с хозяевами, мы рассматриваем следующие экологические группировки гамазовых клещей (Федорова, 2018):

Свободноживущие. Обитают в почве, лесной подстилке, в муравейниках, встречаются в норах и гнездах позвоночных животных. По типу питания – хищники, схизофаги.

Нидиколы. Постоянные обитатели нор и гнезд позвоночных животных. Хищники, схизофаги, эврифаги, факультативные гематофаги, питающиеся сухой или каплевой кровью хозяев. Гематофагия не обязательна для прохождения жизненного цикла.

Гнездово-норовые эктопаразиты. Облигатные гематофаги. Развитие происходит в гнезде хозяина, но в жизненном цикле обязательно имеется кровососущая фаза.

Постоянные эктопаразиты позвоночных животных. Облигатные гематофаги. Весь жизненный цикл проходит на теле хозяина. У многих видов прослеживается связь с гнездом хозяина.

Эколого-фаунистический комплекс гамазовых клещей Иссyk-Кульской котловины представляет собой ряд переходных форм от хищничества и схизофагии к облигатной гематофагии (табл. 1). Комплекс составляют:

Хищники: *Macrocheles glaber* Müller, 1860;

Хищники со схизофагией: *Hypoaspis (G.) aculeifer* Canestrini, 1884, *H. (G.) heselhausi* Oudemans, 1912, *H. (G.) lubrica* Oudemans et Voigts, 1904, *Parasitus (C.) fimetorum* Berlese, 1904;

Схизофаги: *Poecilochirus necrophori* Vitzthum, 1930;

Схизофаги с факультативной гематофагией: *Androlaelaps casalis* Berlese, 1887, *A. glasgowi* Ewing, 1925;

Хищники с факультативной гематофагией: *Androlaelaps angustiscutis* Bregetova, 1952, *A. semidesertus* Bregetova, 1952, *Eulaelaps stabularis* Koch, 1836;

Эврифаги с факультативной гематофагией: *Haemogamasus horridus* Michael, 1892, *H. mandschuricus* Vitzthum, 1930, *H. rhombomys* Morozova, 1966;

Эврифаги с облигатной гематофагией: *Laelaps algericus* Hirst, 1925, *L. multispinosus* Banks, 1909;

Облигатные исключительные гематофаги: *Hirstionyssus criceti* Sulzer, 1774, *H. ellobii* Bregetova, 1956, *H. eusoricis* Bregetova, 1956, *H. eversmanni* Zemskaja, 1955, *H. isabellinus* Oudemans, 1913, *H. meridianus* Zemskaja, 1951, *H. sciurinus* Hirst, 1921, *H. transiliensis* Bregetova, 1956, *Hyperlaelaps arvalis* Zachvatkin, 1948, *Laelaps agilis* Koch, 1836, *L. jettmari* Vitzthum, 1930, *L. muris* Ljungh, 1799.

Фауна гамазовых клещей Иссык-Кульской котловины неоднородна по происхождению. Как показано в табл. 1, фаунистический комплекс гамазид Иссык-Кульской котловины составляют представители восьми зоогеографических областей. Наиболее значительная группа состоит из палеарктических видов.

В монографии Сартбаева (1975), где представлены данные, полученные на первом этапе паразитологических исследований, приводятся сведения о распространении, биологии и экологии 58 видов гамазовых клещей, из них 26 обнаружены в Иссык-Кульской котловине.

В результате наших исследований было найдено 28 видов гамазовых клещей, относящихся к 10 родам и 4 семействам. Новые для региона: *Parasitus (C.) fimetorum*, *Poecilochirus necrophori* (свободноживущие); *Androlaelaps casalis*, *A. semidesertus*, *Haemogamasus horridus*, *H. rhombomys*, *Hypoaspis (G.) heselhausi*, *H. (G.) lubrica* (гнездово-норовые); *Hirstionyssus evermanni*, *H. sciurinus*, *H. eusoricis*, *Laelaps muris* (постоянные паразиты). Не обнаружены из списка Сартбаева (1975): *Androlaelaps ellobii* (Bregetova, 1952), *A. longipes* (Bregetova, 1952), *Haemogamasus citelli* Bregetova et Nelzina, 1952, *H. nidi* Michael, 1892, *H. dauricus* Bregetova, 1950, *H. ivanovi* Bregetova, 1955, *H. pontiger* Berlese, 1914, *Hirstionyssus georgicus* Bregetova, 1956, *Laelaps hilaris* Koch, 1936, *Macrocheles matrius* Hull, 1925. Индекс сходства фаунистических комплексов гамазовых клещей Иссык-Кульской котловины по данным 1975 и 2015 составляет 42.10, т.е. отмечается процесс сукцессии, обусловленный, предположительно, влиянием комплекса космических, планетарных факторов и антропогенным преобразованием ландшафтов. (табл. 2).

Среди паразитических гамазид, в соответствии с определением Балашова (2001), по степени специфичности можно выделить четыре группы. Из табл. 3 следует, что из обнаруженных паразитов поликсенными видами с широкой специфичностью являются: *Eulaelaps stabularis* – найден на 8 видах грызунов; *Laelaps algericus*, *L. multispinosus* – найдены на 4 видах; *Androlaelaps glasgowi*, *Hirstionyssus sciurinus*, *Hypoaspis aculeifer*, *H. lubrica* – найдены на двух видах грызунов, принадлежащих к разным семействам. Плейоксенные виды, обнаруженные на грызунах разных родов одного семейства: *Androlaelaps semidesertus*, *Hypoaspis (G.) heselhausi* – на мышевидных грызунах; *Haemogamasus rhombomys*, *Hirstionyssus criceti* – на беличьих. Олигоксенные *Haemogamasus rhombomys*, *Hirstionyssus meridianus* паразитируют на малых песчанках рода *Meriones* Iliger, 1811. Моноксенными в Прииссыккулье являются *Androlaelaps angustiscutis*, *A. casalis*, *Haemogamasus horridus*, *Hirstionyssus ellobii*, *H. evermanni*, *H. eusoricis*, *H. isabellinus*, *H. mandschuricus*, *H. transiliensis*, *Hyperlaelaps arvalis*, *Laelaps agilis*, *L. jettmari*, *L. muris* (табл. 3).

Наиболее широким кругом хозяев обладают нидиколы и гнездово-норовые паразиты (*E. stabularis*, *H. (G.) heselhausi*). Специфичные виды обычно являются постоянными эктопаразитами одного хозяина, а на других хозяевах – случайными. Нами отмечено расширение круга хозяев клещей, считающихся моноксенными: у *Hirstionyssus sciurinus*, *Laelaps algericus*, *L. multispinosus*.

Ядро фаунистического комплекса составляют многочисленные виды с широким кругом хозяев: *E. stabularis*, *L. algericus*, *L. multispinosus*.

Между грызунами различных родов и семейств происходит обмен эктопаразитами. Это подтверждается обнаружением специфичного вида мышевидных грызунов *L. algericus* на ондатре, клещей хомяковых и беличьих *Hirstionyssus criceti* и *H. sciurinus* – на мышинных.

Таблица 2. Фаунистический комплекс гамазовых клещей Иссык-Кульской котловины в разные периоды исследований по литературным (Сартбаев, 1975) и нашим (2015 г.) данным

Table 2. The faunistic complex of gamasid mites in the Issyk-Kul basin in different study periods according to the literature data (Sartbaev, 1975) and our data (2015)

Виды клещей	По: Сартбаев (1975)	Наши сборы
<i>Parasitus fimetorum</i>	–	+
<i>Poecilochirus necrophori</i>	–	+
<i>Macrocheles matrius</i>	+	–
<i>Androlaelaps angustiscutis</i>	+	+
<i>Androlaelaps casalis</i>	–	+
<i>Androlaelaps ellobii</i>	+	–
<i>Androlaelaps glasgowi</i>	+	+
<i>Androlaelaps longipes</i>	+	–
<i>Androlaelaps semidesertus</i>	–	+
<i>Eulaelaps stabularis</i>	+	+
<i>Hyperlaelaps arvalis</i>	+	+
<i>Hypoaspis aculeifer</i>	+	+
<i>Hypoaspis (G.) heselhausi</i>	–	+
<i>Hypoaspis (G.) lubrica</i>	–	+
<i>Laelaps agilis</i>	+	+
<i>Laelaps algericus</i>	+	+
<i>Laelaps hilaris</i>	+	–
<i>Laelaps jettmari</i>	+	+
<i>Laelaps multispinosus</i>	+	+
<i>Laelaps muris</i>	–	+
<i>Haemogamasus citelli</i>	+	–
<i>Haemogamasus dauricus</i>	+	–
<i>Haemogamasus horridus</i>	–	+
<i>Haemogamasus ivanovi</i>	+	–
<i>Haemogamasus mandschuricus</i>	+	+
<i>Haemogamasus nidi</i>	+	–
<i>Haemogamasus pontiger</i>	+	–
<i>Haemogamasus rhombomys</i>	–	+
<i>Hirstionyssus criceti</i>	+	+
<i>Hirstionyssus ellobii</i>	+	+
<i>Hirstionyssus eusoricis</i>	–	+
<i>Hirstionyssus eversmanni</i>	–	+
<i>Hirstionyssus georgicus</i>	+	–
<i>Hirstionyssus isabellinus</i>	+	+
<i>Hirstionyssus meridianus</i>	+	+
<i>Hirstionyssus sciurinus</i>	–	+
<i>Hirstionyssus transiliensis</i>	+	+

Таблица 3. Показатели численности гамазовых клещей Иссык-Кульской котловины на хозяевах
 Table 3. Indices of abundance of gamasid mites on the hosts in the Issyk-Kul basin

Виды хозяев	Осмотрено	Заражено	Виды клещей	Число клещей	ИВ	ИО	ИД		
<i>Sciurus vulgaris</i>	6	2	<i>Hirstionyssus criceti</i>	1	33.33	0.166	33.33		
		2	<i>Hirstionyssus sciurinus</i>	2	33.33	0.333	66.66		
		1	<i>Hirstionyssus eversmanni</i>	4	7.14	0.286	50.00		
		2	<i>Hirstionyssus criceti</i>	4	14.28	0.286	50.00		
<i>Microtus arvalis</i>	26	1	<i>Hypoaspis lubrica</i>	1	3.84	0.038	3.12		
		1	<i>Androlaelaps angustiscutis</i>	1	3.84	0.038	3.12		
		1	<i>Androlaelaps glasgowi</i>	1	3.00	0.038	3.12		
		13	<i>Eulaelaps stabularis</i>	23	50.00	0.884	71.87		
		1	<i>Laelaps jettmari</i>	1	3.84	0.038	3.12		
		1	<i>Laelaps multispinosus</i>	3	3.84	0.115	9.37		
<i>Ondatra zibethicus</i>	29	1	<i>Hyperlaelaps arvalis</i>	1	3.84	0.038	3.12		
		1	<i>Hirstionyssus isabellinus</i>	1	3.84	0.038	3.12		
		3	<i>Hypoaspis aculeifer</i>	12	10.34	0.413	11.21		
		4	<i>Eulaelaps stabularis</i>	16	13.79	0.551	14.95		
		6	<i>Laelaps algericus</i>	19	20.69	0.655	17.76		
		11	<i>Laelaps multispinosus</i>	58	37.93	2.000	54.20		
		1	<i>Laelaps muris</i>	2	3.45	0.069	1.87		
		2	<i>Eulaelaps stabularis</i>	10	66.66	3.333	100		
		1	<i>Hypoaspis lubrica</i>	1	1.29	0.013	1.31		
		14	<i>Eulaelaps stabularis</i>	23	18.18	16.88	30.26		
<i>Cricetulus migratorius</i> <i>Meriones tamariscinus</i>	77	1	<i>Laelaps jettmari</i>	1	1.29	0.013	1.31		
		1	<i>Laelaps multispinosus</i>	1	1.29	0.013	1.31		
		13	<i>Haemogamasus rhombomys</i>	40	16.88	0.522	51.95		
		4	<i>Hirstionyssus meridianus</i>	10	5.19	0.130	12.98		
		1	<i>Hypoaspis lubrica</i>	1	4.34	0.043	5.55		
		<i>Meriones libycus</i>	23	3	<i>Eulaelaps stabularis</i>	3	13.04	0.130	16.66
				13	<i>Haemogamasus rhombomys</i>	13	26.08	0.565	72.22
				1	<i>Hirstionyssus meridianus</i>	1	4.34	0.043	5.55
				1	<i>Hirstionyssus meridianus</i>	1	4.34	0.043	5.55

<i>Sylvaeemus uralensis</i>	209	3	<i>Hypoaspis heselhausi</i>	1	0.48	0.004	0.54
		6	<i>Hypoaspis</i> sp.	2	0.96	0.009	1.08
		1	<i>Androlaelaps semidesertus</i>	1	0.48	0.004	0.54
		28	<i>Eulaelaps stabularis</i>	13	13.40	0.062	7.02
		8	<i>Laelaps agilis</i>	81	3.82	0.387	43.78
		1	<i>Laelaps algericus</i>	1	0.48	0.004	0.54
		2	<i>Haemogamasus horridus</i>	5	0.96	0.023	2.70
		1	<i>Haemogamasus mandschuricus</i>	1	0.48	0.004	0.54
		5	<i>Hirstionyssus ellobii</i>	11	2.39	0.052	5.94
		1	<i>Hirstionyssus eusoricis</i>	1	0.48	0.004	0.54
	<i>Mus musculus</i>	270	28	<i>Hirstionyssus transiliensis</i>	68	13.40	0.325
		2	<i>Parasitus fimetorum</i>	2	0.74	0.007	0.91
		1	<i>Poecilochirus necrophori</i>	1	0.37	0.003	0.46
		2	<i>Macrocheles glaber</i>	2	0.74	0.007	0.91
		4	<i>Hypoaspis heselhausi</i>	5	1.48	0.018	2.29
		45	<i>Laelaps algericus</i>	123	16.66	0.455	56.42
		2	<i>Laelaps multispinosus</i>	5	0.74	0.018	2.29
		7	<i>Eulaelaps stabularis</i>	73	2.59	0.270	33.48
		2	<i>Androlaelaps casalis</i>	2	0.74	0.007	0.91
		1	<i>Androlaelaps glasgowi</i>	1	0.37	0.003	0.46
		1	<i>Androlaelaps semidesertus</i>	1	0.37	0.003	0.46
<i>Rattus norvegicus</i>	54	2	<i>Hirstionyssus sciurinus</i>	3	0.74	0.011	1.38
		1	<i>Hypoaspis aculeifer</i>	1	1.85	0.018	14.28
		1	<i>Hypoaspis heselhausi</i>	2	1.85	0.037	28.57
		1	<i>Eulaelaps stabularis</i>	2	1.85	0.037	28.57
		1	<i>Laelaps algericus</i>	1	1.85	0.018	14.28
		1	<i>Laelaps multispinosus</i>	1	1.85	0.018	14.28

Примечание. ИВ – индекс встречаемости, ИО – индекс обилия, ИД – индекс доминирования.

ВЫВОДЫ

1. Фаунистический комплекс гамазовых клещей (Gamasina) долинно-предгорной зоны Иссык-Кульской котловины составляют 28 видов, относящихся к 10 родам и 4 семействам и представляющих восемь зоогеографических областей.

2. Эколого-фаунистический комплекс гамазовых клещей Иссык-Кульской котловины представляет собой эволюционный ряд переходных форм от хищничества и схизофагии к облигатной гематофагии. Комплекс составляют: хищники, хищники со схизофагией, схизофаги с факультативной гематофагией, хищники с факультативной гематофагией, эврифаги с факультативной гематофагией, эврифаги с облигатной гематофагией, облигатные исключительные гематофаги.

3. Ядро фаунистического комплекса составляют *E. stabularis*, *Laelaps algericus*, *L. multispinosus*.

4. Под воздействием комплекса космических (астрономических), планетарных и антропогенных факторов (Мордкович, 2005; Аламанов и др., 2006) отмечается сукцессия фаунистического комплекса гамазовых клещей Иссык-Кульской котловины.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке по госзаданию «Мониторинг биоразнообразия растительного, животного мира и почвенного покрова в условиях глобальных изменений и возрастающих антропогенных нагрузок» (номер госрегистрации 0006150) и «Разработка современных основ систематики и филогенетики паразитических и кровососущих членистоногих» (АААА-А19-119020790133-6).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аламанов С.К., Лелевкин В.М., Подрезов О.А., Подрезов А.О. 2006. Изменение климата и водные проблемы в Центральной Азии. Тула, Лев Толстой, 188 с. [Alamanov S.K., Lelevkin V.M., Podrezov O.A., Podrezov A.O. 2006. *Izmenenie klimata i vodnye problemy v Tsentralnoy Azii*. Tula, Lev Tolstoy, 188 pp. (In Russian)]
- Алымкулова А.А., Мека-Меченко Т.В., Мусуралиева Д.Н., Бурделов Л.А. и др. 2012. Зараженность грызунов в открытых стациях Иссык-Кульской области некоторыми зоонозными инфекциями. Вестник КРСУ 12 (7): 14–16. [Alymkulova A.A., Meka-Mechenko T.V., Musuralieva D.N., Burdelov L.A. et al. 2012. *Zarazhennost gryzunov v otkrytyh statsiyah Issyk-Kul'skoy oblasti некотoryми зоонозными инфекциями*. Vestnik KRSU 12 (7): 14–16. (In Russian)]
- Атлас Киргизской ССР. 1987. Природные условия и ресурсы. М., ГУГК СССР, 157 с. [Atlas Kirgizskoy SSR. 1987. *Prirodnye usloviya i resursy*. Moskva, GUGK SSSR, 157 pp. (In Russian)]
- Балашов Ю.С. 1982. Паразито-хозяйственные отношения членистоногих с наземными позвоночными. Л., Наука, 320 с. [Balashov Yu.S. 1982. *Parazito-hozyainnye otnosheniya chlenistonogikh s nazemnymi pozvonochnymi*. Leningrad, Nauka, 320 pp. (In Russian)]
- Беклемишев В.Н. 1945. О принципах сравнительной паразитологии в применении к кровососущим членистоногим. Медицинская паразитология 14 (1): 56–73. [Beklemishev V.N. 1945. *O printsipakh sravnitel'noy parazitologii v primenenii k krovososushchim chlenistonogim*. Meditsinskaya parazitologiya 14 (1): 56–73. (In Russian)]
- Берендяева Э.Л. 1958. Фауна гамазовых клещей Фрунзенской области. Труды Средне-Азиатского научно-исследовательского противочумного института 6: 35–36. [Berendyaeva E.L. 1958. *Fauna gamazovykh kleshchey Frunzenskoy oblasti*. Trudy Sredne-Aziatskogo Nauchno-issledovatel'skogo Protivochnunogo Instituta 6: 35–36. (In Russian)]
- Брегетова Н.Г. 1956. Гамазовые клещи (Gamasoidea). М.; Л., Изд-во АН СССР, 247. [Bregetova N.G. 1956. *Gamazovye kleshchi (Gamasoidea)*. Moskva-Leningrad, Izdatel'stvo AN SSSR, 247 pp. (In Russian)]

- Винарская Н.П., Винарский М.В. 2012. Эколого-фаунистический комплекс гамазовых клещей (Acari: Parasitiformes: Gamasina), связанных с мелкими млекопитающими юга Западно-Сибирской равнины. Экология: традиции и инновации. Материалы конференции молодых ученых 9–12 апреля 2012 г. Екатеринбург, Тошчичский, 30–38. [Vinarskaya N.P., Vinarskiy M.V. 2012. Ekologo-faunisticheskiy kompleks gamazovykh kleshchey (Acari: Parasitiformes: Gamasina) svyazannykh s melkimi mlekopitayushchimi yuga Zapadno-Sibirskoy ravniny. Ekologiya: traditsii i innovatsii. Materialy konferentsii molodykh uchenykh 9-12 aprelya 2012. Ekaterinburg, Toshchitskiy, 30–38. (In Russian)]
- Земская А.А. 1969. Типы паразитизма гамазовых клещей. Медицинская паразитология и паразитарные болезни 38 (4): 393–405. [Zemskaya A.A. 1969. Tipy parazitizma gamazovykh kleshchey. Meditsinskaya parazitologiya i parazitarnye bolezni 38 (4): 393–405. (In Russian)]
- Земская А.А. 1973. Паразитические гамазовые клещи и их медицинское значение. М., Медицина, 84 с. [Zemskaya A.A. 1973. Paraziticheskie gamazovye kleshchi i ikh meditsinskoe znachenie. Moskva, Meditsina, 84 pp. (In Russian)]
- Кириллова Н.Ю., Кириллов А.А. 2008. Эктопаразиты грызунов Самарской Луки. Известия Самарского научного центра Российской Академии наук 10 (2): 479–487. [Kirillova N.Yu., Kirillov A.A. 2008. Ectoparasites of Rodents (Rodentia) of Samarskaya Luka. Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy Akademii nauk 10 (2): 479–487. (In Russian)]
- Кудрявцева К.Ф. 1969. К фауне гамазовых клещей Иссык-Кульской области. Научная конференция противочумных учреждений Казахстана и Средней Азии. Алма-Ата, 1969, 53. [Kudryavtseva K.F. 1969. K faune gamazovykh kleshchey Issyk-Kul'skoy oblasti. Nauchnaya konferentsiya protivochumnykh uchrezhdeniy Kazakhstana i Sredney Azii. Alma-Ata, 1969, 53. (In Russian)]
- Коралло Н.П. 2004. Биоценоотические связи гамазовых клещей (Acari: Parasitiformes: Gamasina) с мелкими млекопитающими на Юге Западной Сибири: По материалам Омской области. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Омск, 20 с. [Korallo N.P. 2004. Biotsenoticheskie svyazi gamazovykh kleshchey (Acari: Parasitiformes: Gamasina) s melkimi mlekopitayushchimi na Yuge Zapadnoy Sibiri: Po materialam Omskoy oblasti. Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Omsk, 20 pp. (In Russian)]
- Малькова М.Г. 2010. Особенности зонального распределения гамазовых клещей, связанных с мелкими млекопитающими и их гнездами в Западной Сибири. Паразитология 44 (4): 297–309. [Malkova M.G. 2010. Characteristics of zonal distribution of the Gamasid mites connected with small mammals and their nests in Western Siberia. Parazitologiya 44 (4): 297–309. (In Russian)]
- Мордкович В.Г. 2005. Основы биогеографии. М., Товарищество научных изданий КМК, 236 с. [Mordkovich V.G. 2005. Osnovy biogeografii. Moscow, KMK Scientific Press, 236 pp. (In Russian)]
- Определитель обитающих в почве клещей Mesostigmata. 1977. Под ред. М.С. Гилярова. Л., Наука, 718 с. [Opredelitel obitayushchikh v pochve kleshchey Mesostigmata. 1977. M.S. Gilyarov (Ed.). Leningrad, Nauka, 718 pp. (In Russian)]
- Осипова Н.З. 1971. Эколого-географические особенности фауны гамазовых клещей Чуйской долины Киргизии. Паразитология 5 (3): 274–279. [Osipova N.Z. 1971. Ecological and geographic peculiarities of the fauna of Gamasid mites from the Chuiskey valley of Kirgizia. Parazitologiya 5 (3): 274–279. (In Russian)]
- Прорешная Е.Л., Евдошенко В.Г., Рапопорт Л.П., Кичатов Э.Л. 1960. Материалы по изучению природной очаговости лихорадки Ку в Киргизии. ЖМЭИ 9: 32–36. [Proreshnaya E.L., Evdoshenko V.G., Rapoport L.P., Kichatov E.L. 1960. Materialy po izucheniyu prirodnoy ochagovosti lihoradki Q v Kirgizii. Zhurnal mikrobiologii, epidemiologii i immunobiologii 9: 32–36. (In Russian)]
- Сартбаев С.К. 1962. К фауне гамазовых клещей Чуйской и Таласской долин. Известия АН Киргизской ССР. Серия биологических наук 4 (5): 101–105. [Sartbaev S. K. 1962. K faune gamazovykh kleshchey Chuyskoy i Talasskoy dolin. Izvestiya AN Kirgizskoy SSR. Seriya biologicheskikh nauk 4 (5): 101–105. (In Russian)]
- Сартбаев С.К. 1975. Эктопаразиты грызунов и зайцеобразных Киргизии. Фрунзе, Илим, 210 с. [Sartbaev S.K. 1975. Ektoparazity gryzunov i zayceobraznykh Kirgizii. Frunze, Ilim, 210 pp. (In Russian)]
- Тагильцев А.А., Тарасевич Л.Н., Богданов И.И., Якименко В.В. 1990. Изучение членистоногих убежищного комплекса в природных очагах трансмиссивных вирусных инфекций. Руководство по работе в полевых и лабораторных условиях. Томск, Изд-во Томского государственного университета, 106 с. [Tagiltsev A.A., Tarasevich L.N., Bogdanov I.I., Yakimenko V.V. 1990. Izuchenie chlenistonogikh ubezhishchnogo kompleksa v prirodnykh ochagakh transmissivnykh virusnykh infektsiy. Rukovodstvo po rabote v polevykh i laboratornykh usloviyakh. Tomsk, Izdatelstvo Tomskogo gosudarstvennogo universiteta, 106 pp. (In Russian)]

- Транбаев Ж.М. 1997. Гамазовые клещи (Parasitiformes, Gamasina) тушканчика-прыгуна из Кыргызстана. Энтомологические исследования в Кыргызстане 21: 63–72. [Tranbaev Zh.M. 1997. Gamazovye kleshchi (Parasitiformes, Gamasina) tushkanchika-pryguna iz Kyrgyzstana. Entomologicheskie issledovaniya v Kyrgyzstane 21: 63–72. (In Russian)]
- Федорова С.Ж. 2018. Некоторые эколого-фаунистические особенности гамазовых клещей (Gamasina) млекопитающих Чуйской долины. Исследования живой природы Кыргызстана 1: 22–29. [Fedorova S.Zh. 2018. Some environmental-faunistic features of Gamasina mites (Gamasina) of mammals of the Chui valley. Issledovaniye zhivoy prirody Kyrgyzstana 1: 22–29. (In Russian)]
- Шукуров Э.Д. 1990. Эколого-географический очерк Иссык-Кульской котловины (обзор данных и комментарий). Фрунзе, 36 с. [Shukurov E.D. 1990. Ekologo-geograficheskii ocherk Issyk-Kul'skoy kotloviny (obzor dannykh i kommentariy). Frunze, 36 pp. (In Russian)]
- Шукуров Э.Д. 2016. Зоогеография Кыргызстана. Бишкек, 186 с. [Shukurov E.D. 2016. Zoogeografiya Kyrgyzstana. Bishkek, 186 pp. (In Russian)]
- Kyrgyzstan Review. 2015. Биосферная территория «Ысык-Кёль» (1998). Режим доступа: <http://rus.gateway.kg/analiticheskie-materialy/biosfernaya-territoriya-ysyk-kyol-1998/> (26 августа 2021). [Kyrgyzstan Review. 2015. Biosfernaya territoriya “Ysyk-Kyol” (1998). Access: <http://rus.gateway.kg/analiticheskie-materialy/biosfernaya-territoriya-ysyk-kyol-1998/> (26 August 2021) (In Russian)]

GAMASID MITES (ACARI: PARASITIFORMES: GAMASINA)
OF RODENTS OF THE VALLEY-FOOTHILL ZONE
OF ISSYK-KUL BASIN (NORTHERN TIAN-SHAN)

A. M. Yuldasheva, M. K. Stanyukovich, S. Zh. Fedorova

Keywords: Issyk-Kul basin, rodents, gamasid mites, species diversity

SUMMARY

The article presents the current species composition of gamasid mites (Gamasina) of rodents in the valley-foothill zone of Issyk-Kul basin, including 28 species belonging to 10 genera and 4 families – Parasitidae (2 species), Macrochelidae (1 species), Laelapidae (14 species), and Haemogamasidae (11 species). Nine species of mites have been recorded in the Issyk-Kul basin for the first time. The indices of abundance of mites on hosts have been calculated.



Рисунок 1. К. Комб в Пиренеях, 1994.

Figure 1. C. Combes dans les Pyrénées, 1994.

ПОТЕРИ НАУКИ

Combes Claude

(22 июля 1935 г. – 8 июля 2021 г.)

DOI: 10.31857/S0031184721050070

8 июля 2021 г. ушел из жизни французский биолог **профессор Клод Комб** (Claude Combes), оказавший большое влияние на развитие паразитологии не только во Франции, но и во всем мире. Он родился 22 июля 1935 г. на юге Франции – в городе Перпиньяне. После окончания университета Монпелье в 1958 г. он начал работать под

руководством профессора Луи Юзе (Louis Euzet). Основным объектом исследования молодого ученого были моногенеи. Однако его интересовали не столько вопросы паразитофауны и систематики паразитов, сколько биологические и экологические аспекты устойчивости паразито-хозяйинных систем. В частности, ему вместе со своим старшим коллегой Юзе удалось экспериментально расшифровать механизм заражения амфибий моногенейми *Polystoma integerrimum*.

В дальнейшем его научные интересы распространились на различные вопросы биологии, например явление мимикрии. Однако главным его увлечением остались взаимоотношения в паразито-хозяйинных системах и факторы, их регулирующие.

С 1959 г. Клод Комб работает в недавно открытом научном университетском колледже в Перпиньяне, а в 1967 г. становится профессором университета Монпелье. С 1970 г. Комб активно участвует в воссоздании, после долгого перерыва, Перпиньянского университета, где в 1978 г. организует Лабораторию биологии животных (позднее вошедшую как самостоятельное подразделение в Центр биологии и экологии тропиков и Средиземноморья). Здесь со своими коллегами (многие из которых были его учениками) он изучает моногеней, а также большое внимание уделяет изучению трематод. Вскоре его лаборатория становится одним из ведущих мировых центров исследования шистосом.

Под руководством Комба на протяжении 70–90-х годов прошлого века лаборатория стала координационным центром выполнения крупных проектов, направленных на изучение популяционных, морфофизиологических и эволюционных аспектов становления паразито-хозяйинных систем. Исследования сотрудников лаборатории всегда отличали теоретическая обоснованность и применение новейших методических разработок. В экспериментах широко использовались световая и электронная микроскопии, гистохимия, фото- и видеофиксация, компьютерная обработка данных, культивирование объектов на искусственных средах; лаборатория одной из первых начала системные исследования в области паразитологии с применением молекулярно-биологических методов. Особую ценность представляют созданные в лаборатории виварий и моллюскарий, в которых поддерживаются многочисленные жизненные циклы паразитов.

Сегодня лаборатория остается важным центром изучения шистосом и их промежуточных хозяев – моллюсков-биомфаларий. Здесь также изучаются вопросы функциональной и популяционной биологии, экологии и эволюции различных беспозвоночных.

Интенсивная научная деятельность всегда сочеталась профессором Комбом с преподаванием в университетах Перпиньяна, Монпелье, Марселя, Парижа. Он постоянно читал лекции как приглашенный профессор по всему миру. Постепенно круг его научных интересов расширяется до крупных общепаразитологических обобщений. Большой интерес вызвал его фундаментальный труд “Interactions durables. Écologie et Évolution du parasitisme” (1995), переведенный на несколько языков. Эта книга стала значимой вехой на пути развития экологической и эволюционной паразитологии. В ней нашли развитие многие собственные идеи и концепции Комба (например, о фильтрах встречи и совместимости, о «фаворизации», т.е. об изменении паразитами

поведения хозяев для повышения вероятности собственной трансмиссии), а также получили новое осмысление представления о структуре и закономерностях трансмиссии паразитов, роли паразитов в половом отборе, концепция оптимальной вирулентности и др. И, конечно, большим достижением Клода Комба является создание научной школы экологической и эволюционной паразитологии, в рамках которой сформировалось несколько поколений биологов, многие из которых, в свою очередь, стали крупными учеными.

Он всегда вел большую общественную работу в Академии Наук (секция Биоразнообразие и Эволюция), Академии сельского хозяйства Франции, являлся членом национального комитета университетов, был директором Центра биологического контроля моллюсков ВОЗ и др. В 2004 г. Комб был избран академиком Академии наук Франции.

Последние годы профессор Комб отошёл от активной научной работы, но продолжал писать статьи и книги, в которых философски анализировал различные проблемы биологии, а также занимался общественной деятельностью, направленной на развитие Перпиньянского университета.

Научные, педагогические и организационные успехи Клода Комба были высоко оценены правительством Франции и общественными организациями. За свою деятельность Клод Комб был удостоен звания кавалера ордена Почетного Легиона, кавалера национального ордена «За заслуги», звания командора ордена Академических пальм, награжден Серебряной медалью CNRS и научной премией «Филип Моррис». Его именем назван вид нематод *Amphibiocapillaria combesi* Chabaud et Knoepffler, 1985.

Профессор Комб всегда с большим уважением и интересом относился к русской школе паразитологии. Он поддерживал переписку с А.В. Гусевым, Т.А. Гинецинской, А.В. Гаевской и многими другими отечественными исследователями. Он дважды бывал в нашей стране. В 2000 г. вместе с Луи Юзе он принял участие в работе Симпозиума по экологической паразитологии в Санкт-Петербурге. В 1991 г. ему была присуждена медаль К.И. Скрябина АН СССР, а в 2017 г. присвоено звание Почетного члена Паразитологического общества при РАН.

Светлая память о профессоре Комбе, выдающемся ученом, педагоге, организаторе науки, человеке большого обаяния и всесторонних интересов навсегда сохранится в наших сердцах.

СПИСОК НАИБОЛЕЕ ЗНАЧИМЫХ ПУБЛИКАЦИЙ КЛОДА КОМБА

- Combes C. 1988. L'Adaptation. Paris, Pour la science, Belin, 216 pp.
- Combes C. 1997. Interactions durables – Ecologie et évolution du parasitisme. Malakoff, Dunod, 523 pp.
- Combes C., Guitton C. 1999. L'homme et l'animal. De Lascaux à la vache folle. Paris, Pour la science, Belin, 159 pp.
- Combes C. 2001. Les associations du Vivant: l'Art d'être parasite. Paris, Flammarion, 348 pp.
- Combes C. 2001. Parasitism: the ecology and evolution of intimate interactions. Chicago, USA, University of Chicago Press, 522 pp.

- Combes C. 2002. La Vie. Paris, Ellipses, 128 pp.
- Euzet L., Combes C., Jourdane J. 2003. Taxonomie, écologie et évolution des métazoaires parasites. Perpignan, Presses universitaires de Perpignan, 776 pp.
- Combes C. 2005. The Art of being a parasite. Chicago, USA, University of Chicago Press, 280 pp.
- Combes C., Guitton C. 2006. Le Naufrage de l'Arche de Noé. Paris, Pour la science, Belin, 128 pp.
- Combes C. 2010. Les associations du Vivant: l'Art d'être parasite. Paris, Flammarion, 400 pp.
- Combes C. 2010. Evolution: les grandes questions. Paris, Pommier, 352 pp.
- Combes C. 2015. Darwin, dessine moi les hommes. Paris, Pommier, 527 pp.
- Combes C., Gavotte L., Moulia C., Sicard M. 2018. Parasitisme: Ecologie et Evolution des Interactions Durables. Malakoff, Dunod, 336 pp.

Г. Л. Атаев^{a,}, К. В. Галактионов^{b,**}*

^a Российский государственный педагогический университет им. А.И. Герцена, кафедра зоологии, лаборатория экспериментальной зоологии, наб. р. Мойки, д. 48, Санкт-Петербург, 191186 Россия

^b Зоологический институт РАН, Университетская наб., 1, Санкт-Петербург, 199034 Россия

*e-mail: ataev@herzen.spb.ru

**e-mail: kirill.galaktionov@zin.ru; kirill.galaktionov@gmail.com



Рисунок 2. К. Комб (справа) и Л. Юзе в Санкт-Петербурге, 2000.
Figure 2. C. Combes (à droite) et L. Euzet à Saint-Petersbourg, 2000.

Combes Claude **(22 juillet 1935 – 8 juillet 2021)**

Claude Combes, éminent biologiste français, le professeur, qui a eu une grande influence sur le développement de la parasitologie non seulement en France, mais dans le monde, est décédé le 8 juillet. Il est né le 22 juillet 1935 dans au sud de la France – à Perpignan.

Après avoir été diplômé de l'Université de Montpellier en 1958, il a commencé à travailler sous la direction du professeur Louis Euzet. L'objet principal des recherches du jeune scientifique était les monogènes. Cependant, il ne s'intéressait pas tant aux enjeux de la faune parasitaire et de la taxonomie des parasites, qu'aux aspects biologiques et écologiques de la résistance des systèmes hôte-parasite. En particulier, avec Louis Euzet, il a réussi à déchiffrer expérimentalement le mécanisme d'infection des amphibiens par le monogène *Polystoma integerrimum*.

Par la suite, ses intérêts scientifiques se sont étendus à diverses questions de biologie, par exemple, le phénomène de mimétisme. Cependant, sa passion principale était la relation entre les systèmes hôte-parasite et les facteurs qui les régulent.

Depuis 1959, Claude Combes travaille au Collège scientifique universitaire qui vient d'être ouvert à Perpignan. En 1967 il est devenu professeur à l'Université de Montpellier. Depuis 1970, C. Combes participe activement à la reconstruction de l'Université de Perpignan (l'université de Perpignan Via Domitia), où en 1978 il organise le Laboratoire de Biologie Animale (plus tard intégré comme unité indépendante au Centre de Biologie et d'Ecologie Tropicale et Méditerranéenne). Ici avec ses collègues, dont beaucoup étaient ses étudiants, il accorde une grande attention à l'étude des trématodes, et bientôt son laboratoire est devenu l'un des principaux centres mondiaux pour l'étude des schistosomes.

Dans les années 1970 – 1990 sous sa direction le laboratoire est devenu un grand centre pour la mise en œuvre de grands projets visant à étudier les aspects populationnels, morphophysiologiques et évolutifs de la formation des systèmes hôte-parasite. Les recherches du laboratoire se caractérisent par la valeur théorique et l'utilisation des dernières méthodologies. La microscopie optique et électronique, l'histo chimie, l'enregistrement photo et vidéo, le traitement informatique des données et la cultivation des objets ont été largement utilisés dans les expériences. Le laboratoire a été l'un des premiers à lancer des recherches systémiques en utilisant des méthodes de biologie moléculaire. Les vivariums et mollusquarium, créés en laboratoire, sont particulièrement intéressants grâce à la réalisation de nombreux cycles de vie des parasites.

Aujourd'hui, le laboratoire transformé en UMR IHPE "Interactions Hôtes-Pathogènes-Environnement" reste un centre important des études des schistosomes et de leurs hôtes intermédiaires – les mollusques du genre *biomphalaria*. Il étudie également la biologie fonctionnelle et populationnelle, l'écologie et l'évolution de divers invertébrés.

Le professeur Combes toujours alliait une activité scientifique intense et l'enseignement aux Universités de Perpignan, Montpellier, Marseille, Paris, etc. Il faisait constamment des cours dans le monde entier. Peu à peu, le cercle de ses intérêts scientifiques s'est élargi à de généralisations parasitologiques. Son œuvre "Interactions durables. Écologie et Évolution du parasitisme" (1995), est traduite en plusieurs langues. La grande réussite de

Claude Combes est la création de l'école scientifique de parasitologie écologique, où se sont formées plusieurs générations de biologistes, dont beaucoup sont devenus d'éminents scientifiques.

Il collaborait toujours avec l'Académie des sciences (section Biodiversité et évolution), à l'Académie d'agriculture de France. Il a été membre du comité national des universités, a été directeur du Centre de Contrôle Biologique des Mollusques de l'Organisation Mondiale de la Santé, etc. En 2004, C. Combes a été élu membre de l'Académie des sciences.

Ces dernières années, le professeur Combes s'est retiré du travail scientifique actif, mais il a continué à écrire des articles et des livres où il a analysé divers problèmes de biologie. Il était également engagé dans des activités sociales visant le développement de l'Université de Perpignan.

Les réussites scientifiques, pédagogiques et organisationnelles de Claude Combes ont été très appréciées par le gouvernement français et les organismes publics. Pour son travail, le professeur Combes a été décoré chevalier de la Légion d'honneur, chevalier de l'ordre national du Mérite et commandeur dans l'ordre des Palmes académiques. Il a reçu la Médaille d'argent du CNRS (1986), le Prix scientifique Philip Morris (1990).

Le professeur Combes a toujours eu un grand respect et un grand intérêt pour l'école russe de parasitologie. Il a entretenu une correspondance avec A. V. Goussev, T. A. Guinetsinskaya, A. V. Gaevskaya et d'autres chercheurs russes. Il a visité la Russie deux fois. En 2000, il participe avec Louis Euzet au Symposium de Parasitologie Environnementale. En 1991, il a reçu la médaille K.I. Skryabin de l'Académie des sciences de l'URSS, et en 2017, il a reçu le titre de membre honoraire de la Société de parasitologie de l'Académie des sciences de Russie.

L'espèce de nématode *Amphibiocapillaria combesi* Chabaud et Knoepffler, 1985 porte son nom.

Le souvenir du professeur Claude Combes, scientifique exceptionnel, enseignant, organisateur de la science, homme de grand charme et d'intérêts divers, restera toujours dans nos cœurs.

G.L. Ataev, K.V. Galaktionov
(Traduit par A.S. Tokmakova)