

УДК 576.895.775 + 579.812.24

РОЛЬ БЛОХ (SIPHONAPTERA) В ЭПИЗООТОЛОГИИ ЧУМЫ

© В. С. Ващенко

Приводятся обзорные данные о роли блох в сохранении и распространении чумного микроба, их влиянии на сезонную динамику эпизоотий, а также сведения об уровне зараженности этих насекомых во время эпизоотий в разных природных очагах. Дается критическая оценка данных, используемых для расчетов вероятности заражения и передачи блохами возбудителя при математическом моделировании чумных эпизоотий.

После открытия в 1894 г. чумного микроба и выделения в том же году этого возбудителя от мышей и крыс (Yersin, 1894; Politzer, 1954) следующим важным шагом в изучении эпидемиологии и эпизоотологии чумы было установление в 1897 г. причастности к ее передаче блох (Ogata, 1897; Simond, 1898). По мере подтверждения другими исследователями способности блох передавать возбудителя чумы и особенно после того как Бэкот и Мартин (Vacot, Martin, 1914) раскрыли механизм передачи, связанный с «блокированием» передних отделов кишечника насекомого сгустками размножившихся микробов, блохи стали рассматриваться как специфические переносчики возбудителя чумы.

В 20-е годы окончательно сложилось представление о чуме как зоонозе, возбудитель которого передается блохами, и Павловский (1939, 1964) в числе других инфекций использовал данные по чуме для обоснования и развития учения о природной очаговости болезней. В последующем изучение эпизоотологии чумы проходило на его основе.

Следует отметить, что чумные микробы, циркулирующие в разных природных очагах и объединяемые, как правило, в один политипический вид *Yersinia pestis*, отличаются устойчивыми биохимическими и другими дифференциальными признаками. Микробы неравнозначны по эпидемиологическому значению и обладают важными в эпизоотологическом отношении особенностями, отличаясь приуроченностью к определенным видам носителей, разной степенью вирулентности для разных животных, а по некоторым данным, неодинаковой способностью передаваться посредством блох. Эти свойства, а вероятно и другие, еще малоизученные, могут также влиять на особенности природных очагов. Вместе с тем естественная цельность группы чумных микробов определяется рядом общих признаков, среди которых вслед за многими другими исследователями следует подчеркнуть закономерную передачу через укусы блох. При этом трансмиссивная передача обеспечивается течением инфекционного процесса у теплокровных, сопровождающегося, как правило, выходом возбудителя в кровяное русло и развитием бактериемии, а также наличием специфического механизма передачи блохами, связанного с «блокообразованием».

В настоящее время естественная зараженность блох возбудителем чумы установлена более чем у 200 видов и подвидов блох (Гончаров, 1983), а число видов и подвидов, у которых способность сохранять и передавать возбудителя чумы изучалась в экспериментальных условиях, приближается к 100. При этом установлено, что разные виды обладают неодинаковой способностью передавать и сохранять возбудителя чумы, и эта способность меняется в зависимости от температуры, режима питания, физиологического состояния переносчика.

Разные природные очаги чумы отличаются активностью и долговременностью эпизоотических проявлений, их сезонностью, степенью вовлечения в эпизоотии разных видов животных и другими особенностями. Наряду с определяющим влиянием носителей инфекции на закономерности существования природных очагов немаловажная роль в этом принадлежит блохам — набору видов, способных сохранять и передавать возбудителя, их эффективности как переносчиков, экологии, численности.

Наиболее эффективные переносчики возбудителя чумы, принадлежащие к разным видам рода *Xenopsylla*, свойственны природным очагам, где основными носителями инфекции служат песчанки. Эти же блохи являются наиболее многочисленными паразитами песчанок, но активность их паразитирования меняется в разные сезоны, снижаясь в холодное время года. Вместе с тем в осенне-зимний период появляются или увеличивают численность другие виды, и среди них высокоактивные переносчики рода *Coptopsylla*, а также *Nosopsyllus laeviceps*. В очагах, где основные носители — малый и горный суслики, передача инфекции осуществляется высокоактивным переносчиком *Neopsylla setosa* и несколько уступающим ему в этом отношении *Citellophilus tesquorum*. Циркуляция возбудителя чумы среди сурков на Тянь-Шане обеспечивается двумя активными переносчиками — *Rhadinopsylla li ventricosa* и *Oropsylla silantiewi*, а в Забайкалье и Монголии только вторым видом, который к тому же здесь единственный, паразитирующий на сурке. Характерно, что перечисленные виды блох одновременно являются и наиболее массовыми паразитами своих хозяев. В отличие от этого в Закавказском высокогорном природном очаге, где основным носителем является обыкновенная полевка, доминирующие виды блох в экспериментальных условиях оказались неспособными передавать возбудителя, хотя и могут длительно сохранять его в своем организме. В качестве основных переносчиков здесь выступают *Callopsylla caspia* и *Nosopsyllus consimilis*. В очагах Центральной Азии, где основным носителем служит монгольская пищуха, из большого числа видов паразитирующих на ней блох в качестве активных переносчиков известны только представители рода *Paradoxopsyllus*, которые, хотя и отличаются высокой численностью, паразитируют короткое время — в августе—октябре.

РОЛЬ БЛОХ В СОХРАНЕНИИ ЧУМНОГО МИКРОБА

В лабораторных условиях длительное сохранение чумного микроба наблюдалось у многих видов блох. При температуре 22 °С и ниже, хотя и происходит постепенное «самоочищение» блох от инфекции, переживание возбудителя в их организме ограничивается, как правило, продолжительностью жизни насекомых. Наиболее длительные сроки сохранения микробов в блохах получены при низких положительных температурах в условиях принудительного голодания или редких периодических подкормок.

Данные о длительном сохранении возбудителя чумы блохами в условиях, близких к естественным, были получены Евсеевой и Фирсовым (1932), показавшим принципиальную возможность переживания микробов в зимующих блохах малого суслика. В искусственной норе на глубине 1.5 м *Citellophilus tesquorum* оставались зараженными 102 дня, *Stenophthalmus pollex* — 205, а *Neopsylla setosa* — 222 дня.

Еще более продолжительные сроки сохранения инфекции в блохах *C. tesquorum altaicus* наблюдались Базановой и Маевским (1996). В условиях, имитирующих гнездо длиннохвостого суслика, эти эктопаразиты прожили без подкормок с 14 сентября до 23 июня. От 50 до 64.3 % особей остались зараженными, а с началом подкормок «блокировались» и передавали возбудителя сусликам.

Возможность длительного сохранения чумного микроба в блохах подтверждается не только многочисленными экспериментальными исследованиями, но и данными, полученными в естественных условиях. Туманский и Поляк (1931) в Северо-Западном Прикаспии выделили возбудителя при групповом посеве блох *Neopsylla setosa* и

Stenophthalmus pollex из гнезда малого суслика, раскопанного глубокой осенью (30 ноября). Особый интерес представляют установленные на Тянь-Шане факты выживания зараженных возбудителем чумы блох *Rhadinopsylla li ventricosa* в 2 норах сурков с забитыми после затравки входами и раскопанными через 415 и 417 дней (Шарец и др., 1958).

Акиев с соавтор. (1968) приводят случай обнаружения в Волго-Уральских песках ранней весной зараженных *Xenopsylla conformis*, перезимовавших в необитаемых летних норах песчанок.

Возможность длительного сохранения инфекции в блохах имеет, по-видимому, неодинаковое значение для поддержания эпизоотического процесса в разных природных очагах. Наиболее отчетливо их роль вырисовывается в очагах, в которых основными носителями являются грызуны, впадающие в спячку, и хорошо выражен осенне-зимний межэпизоотический период, что было убедительно показано еще Тинкером (1940) и Федоровым (1944) при анализе закономерностей эпизоотологии чумы у малых сусликов в Северо-Западном Прикаспии. Подобную же роль в сохранении возбудителя в осенне-зимний межэпизоотический период Найден и Петров (1983) отводят блохам в Центрально-Кавказском (сусликовом) очаге.

РОЛЬ БЛОХ В РАСПРОСТРАНЕНИИ ВОЗБУДИТЕЛЯ ЧУМЫ

Свойственная большинству видов блох тесная связь с жилищем прокормителя ограничивает их регулярные трофические связи небольшой группой совместно проживающих животных (семьей, выводком) или даже отдельными особями, занимающими убежище, а применительно к носителям чумной инфекции — нору или группу нор. Вместе с тем при нарушении трофических связей с хозяином эти эктопаразиты способны активно мигрировать из основных мест локализации в норе. Это прежде всего характерно для убежищ, ставших необитаемыми. Лишившись источника пищи, блохи перемещаются в поисках прокормителя в устья нор и даже рассеиваются поблизости от убежища.

Миграции блох в неодинаковой степени выражены в разные сезоны года. Летом в период их наибольшей активности, по данным, полученным в Приаральских Каракумах, в первый день после вылова больших песчанок мигрировало 47.4 %, а за двое суток в устья нор выходило 87.6 % насекомых, находившихся в норе (Наумов и др., 1972). Отмечено также, что гибель только части больших песчанок, обитающих в колонии, также может увеличить количество мигрирующих блох (Амплеева, Сорокин, 1979). В Прикумье (Северо-Западный Прикаспий) миграция блох из норы малого суслика, по наблюдениям Фединой (1939), начинается с 1-го дня после вылова зверька. Появление блох в устьях нор может иметь место и в жилых норах, особенно если они сложно устроены, как например у большой песчанки. Это происходит в случаях, когда насекомые не смогли вовремя попасть на хозяина, оказавшись в ходах, которые перестали посещать песчанки. Если зверьки имеют несколько нор разного назначения, миграции блох к выходу происходят из-за их неравномерного использования, а перерывы между посещениями превышают по продолжительности естественные промежутки между отдельными кровососаниями.

Способность мигрировать, однако, в неодинаковой степени выражена у разных видов. По сравнению с другими блохами, паразитирующими на сусликах, слабой миграционной активностью отличается *Neopsylla setosa* (Федина, 1939). Почти полностью отсутствуют миграции к устьям нор у блох сурков *Rhadinopsylla li ventricosa* и особенно *Oropsylla silantiewi*, собирать которых удается лишь с помощью длинных фланелевых лент или ватных тампонов, помещаемых в глубокие ходы (Емельянова, 1944; Бибикова, 1956; Кудрявцева, 1956; Берендяева, Берендяев, 1958, и др.).

Миграционная активность возрастает во время эпизоотий, сопровождающихся гибелью животных. Это отмечено для блох большой песчанки (Варшавский и др.,

1958) и монгольской пищухи (Ващенко, 1962; Машковский, Деревщиков, 1980; Михайлов и др., 1997), повышенная численность их в устьях нор рассматривается в качестве одного из внешних признаков чумной эпизоотии. В ходе эпизоотии обмен блохами между зверьками как одного, так и разных видов меняется в зависимости от соотношения между обитаемыми и необитаемыми убежищами.

Способность блох, включая виды, отличающиеся строгой специфичностью, нападать помимо своего хозяина на других животных обуславливает вовлечение в эпизоотии разных видов млекопитающих и заслуживает внимания в связи с проблемой пространственного перемещения эпизоотий.

В пассивном рассеивании блох важную роль играют хищные млекопитающие. В сборах с этих животных помимо свойственных им эктопаразитов широко представлены виды, паразитирующие на разных, особенно фоновых видах грызунов. Это наглядно иллюстрируют данные Топоркова с соавтор. (1979), полученные в Северо-Западном Прикаспии для степного хорька, обитающего на территории, заселенной малым сусликом. В сборах с хорька свойственный ему здесь вид *Pulex irritans* составил лишь 31.2 %, тогда как 68.8 % блох было представлено паразитами сусликов: *Neopsylla setosa* (11 %), *Citellophilus tesquorum* (44.5 %), *Stenophthalmus pollex* (13.3 %). Особо следует отметить роль хищных в рассеивании блох сурков, которым, как отмечалось, свойственна очень слабая миграционная активность. По данным Шварца и Лаврентьева (1961), на Тянь-Шане блохи сурков очень редко встречаются на других грызунах. При осмотре более 5 тыс. зверьков разных видов на них было обнаружено только 8 экз. *Oropsylla silantiewi*, столько же — *Rhadinopsylla li ventricosa* и 4 экз. — *Citellophilus lebedewi*. В то же время они были обычны на хищных. От общего количества снятых с них блох специфичные для сурков виды на барсуке составляли 34.3 %, на лисице — 13.5, на каменной кунице — 92.9, на степном хорьке — 9.2 % (расчет наш). По опубликованным ранее данным Бибиковой (1956) о видовом составе блох, собранных с хищных на участках, заселенных сурками (по-видимому, также на Тянь-Шане), эктопаразиты сурков на барсуке составляли 78.8 %, на степном хорьке — 31.4, на лисице — 33.3 %. При этом обращает на себя внимание явное преобладание *O. silantiewi* над другим паразитом сурка *Rh. li ventricosa*.

Важно также отметить, что на разных видах хищных неоднократно обнаруживали блох грызунов, зараженных чумным микробом. Возбудитель, в частности, выделен от *Nosopsylla laeviceps*, снятых с лисицы и перевязки, *Xenopsylla skrjabini* — с лисицы, степного хорька и ласки, *X. gerbilli caspica* — с перевязки, *X. gerbilli minax*, *Synosternus longispinus* и *Echidnophaga oschanini* — с ласки, *Amphipsylla primaris primaris* и *Rhadinopsylla dahirica* — со степного хорька, *O. silantiewi* — с лисицы. Помимо этого возбудитель неоднократно выделялся от снятых с разных хищных блох, видовая принадлежность которых не определялась (Варшавский и др., 1982).

Роль хищных в распространении чумного микроба усугубляется, кроме того, восприимчивостью многих из них к заражению этим возбудителем. Примечательно также, что на хищных обнаруживались зараженными чумным микробом не только блохи грызунов, но и естественные эктопаразиты этих животных. Возбудитель, в частности, выделен из *Chaetopsylla homoea*, собранных со степного хорька и лисицы, и *Pulex irritans* — с этих же животных, а также перевязки и волка. К числу блох, заразившихся на хищных, вероятно, можно причислить и уже упоминавшихся *S. longispinus* и «стационарного» паразита *E. oschanini*. Это показывает, что хищные млекопитающие не только участвуют в рассеивании инфицированных блох, но и могут служить источниками их заражения.

Другим важным фактором разноса блох, а вместе с ними и чумной инфекции, служат птицы. Блохи млекопитающих отмечались на разных птицах и в их гнездах многими исследователями. Известны также находки на птицах блох, зараженных возбудителем чумы (Гусев, 1959). Особое внимание в качестве фактора распространения чумной инфекции привлекла к себе гнездящаяся в норах млекопитающих каменка-плясунья, обширный ареал гнездования которой перекрывает зону природной очаговости чумы на территории бывшего СССР и выходит за ее пределы.

Помимо того, что на каменках-плясуньях и в их гнездах часто встречаются блохи млекопитающих, связанные с этими птицами, виды *Frontopsylla frontalis* и *Ceratopsyllus avicitelli* в свою очередь могут нападать на млекопитающих и заражаться возбудителем чумы. Для обоих видов установлена естественная зараженность чумным микробом, а экспериментальные исследования показали, что они способны передавать возбудителя разным грызунам (Бибикина и др., 1956; Шевченко и др., 1976; Воронова, Евдокимов, 1979). Более того, известно, что по крайней мере некоторые виды птиц восприимчивы к заражению чумой. Об этом свидетельствуют находки спонтанно зараженных птиц, включая каменку-плясунью, а также результаты экспериментальных исследований (Пейсахис и др., 1970), которые показали, что блохи грызунов (*Xenopsylla cheopis* и *Nosopsyllus laeviceps*) способны воспринимать чумную инфекцию при кормлении на больных каменках-плясуньях и передают ее как птицам, так и грызунам.

ВЛИЯНИЕ БЛОХ НА СЕЗОННУЮ ДИНАМИКУ ЭПИЗООТИЙ

Разным природным очагам свойственна неодинаковая сезонная активность. Для пустынных очагов Средней Азии и Казахстана характерен, в частности, спад в интенсивности эпизоотий в летний период, который особенно хорошо выражен в южных пустынях. Отдельные культуры в этот период выделяются от грызунов, а зараженные блохи, как правило, отсутствуют и, судя по всему, трансмиссивная передача возбудителя в этот период прекращается. Это обычно объясняют недолговечностью имаго в связи с высокой температурой. Можно добавить, что повышенная температура способствует освобождению эктопаразитов от микробов. Переживание возбудителя в этот критический период, по всей видимости, происходит в организме больших песчанок. Возможность затяжных форм чумной инфекции с последующей генерализацией через разные сроки установлена для многих грызунов, в том числе и для большой песчанки. По мере понижения температуры к осени, способствующего переживанию микробов в блохах, трансмиссивная передача возобновляется.

В Волго-Уральских песках эпизоотии на мелких песчанках, прервавшись в летний период, осенью, за исключением отдельных лет, не возобновляются (Шевченко и др., 1970). В связи с этим даже высказано предположение, что сами по себе песчанки здесь не могут обеспечить постоянную циркуляцию возбудителя, а переживание неблагоприятного летнего периода происходит благодаря вовлечению в эпизоотии малых сусликов.

Лавровский с соавтор. (1983), анализируя особенности эпизоотий чумы на полуденных и гребенчиковых песчанках в Северо-Западном Прикаспии, указывают на их преобладающую приуроченность к осенне-зимнему периоду. Основным видом блох, паразитирующих здесь на песчанках, является *Nosopsyllus laeviceps*, и сезонная активность эпизоотий в большой степени соответствует годовому ходу его численности.

Для центрально-азиатских очагов, в которых циркулирует рамнозоположительный штамм *Y. pestis altaica*, а основной носитель инфекции — монгольская пищуха, характерно вялое мелкоочаговое проявление с активизацией эпизоотий в осенний период — в августе—октябре (Бондаренко и др., 1979). Подавляющее большинство видов блох, паразитирующих на этом зверьке, или не способны передавать возбудителя чумы, или являются слабоактивными переносчиками. Исключение представляют блохи рода *Paradoxopsyllus* (*P. scorodumovi* и *P. dashidorzhii*), с массовым появлением которых осенью и связывают активизацию очага (Ващенко, 1962; Бондаренко и др., 1979).

ЗАРАЖЕННОСТЬ БЛОХ ВОЗБУДИТЕЛЕМ ЧУМЫ В ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ

В связи с повышенной миграционной активностью блох во время эпизоотий определенный интерес представляют сравнительные данные о зараженности блох из устьев нор, т. е. мигрирующих и собранных с грызунов. Подобные сведения приводятся в немногих работах. Для Приаральских Каракумов данные о зараженности блох,

собранных с большой песчанки и в ее норах, содержатся в работе Ващенко с соавтор. (1968). Представленные в таблице итоговые показатели зараженности блох за отдельные годы в целом для района обследования в этом отношении непоказательны, так как в них объединены массивы, в разной степени охваченные эпизоотией, и различия нивелировались за счет преобладания материала с неэпизоотических участков. При расчете средних показателей по отдельным массивам в периоды выявления эпизоотий процент выделения чумного микроба (групповые посевы) от блох из нор составил 0.48, а от блох с песчанок — 0.17 (кратность разности 2.8). Для весенне-летнего сезона эти же показатели соответственно составили 0.31 и 0.19, для осени — 0.69 и 0.15, а кратность разностей в пользу блох из нор — 1.6 и 4.6.

В работе Ващенко (1962) приводятся результаты исследования блох с монгольских пищух и их нор во время эпизоотии (сентябрь—октябрь) в Северо-Западной Монголии. Процент групповых посевов, давших рост чумного микроба, от блох со зверьков составил 43.2, от блох из нор — 26.1. Зараженность блох соответственно составила как минимум 0.9 и 0.6, а на отдельных участках доходила до 1.5 и 1.1. Следует, однако, отметить, что меньший процент выделения возбудителя от блох из нор обусловлен, по всей вероятности, методической погрешностью. Во время обследования шел активный выплод и миграция осенних блох, а выбраковка непитавшихся насекомых из исследуемого материала не проводилась.

По данным Солдаткина с соавтор. (1994), на эпизоотических участках Волго-Уральского очага со 2-й декады мая по 2-ю декаду июня зараженность блох из нор малого суслика варьировала от 2.9 до 6.3 % и в 1.4—3.9 раза превышала эти же показатели для блох со зверьков. В 3-й декаде июня доли зараженных блох из нор и с сусликов почти сравнивались, а в июле процент зараженных блох из нор понизился до 0.7 и был в 2.8 раза меньше, чем у насекомых со зверьков. На эпизоотических участках в Зауралье только в конце мая и в начале июня зараженность блох из нор была выше, чем у снятых с грызунов. В другое время показатели зараженности или существенно не отличались, или зараженность блох из нор была ниже.

Микулиным с соавтор. (1960) представлены обширные материалы о зараженности блох песчанок на Красноводском п-ове во время эпизоотии 1953—1955 гг. К сожалению, результаты исследования блох с эпизоотических участков приводятся суммарно для больших и краснохвостых песчанок и их нор. Вместе с тем, судя по данным этой же работы, зараженность блох из нор краснохвостой песчанки почти вдвое превышала этот же показатель для эктопаразитов из колоний большой песчанки. Тем не менее приведенные сведения заслуживают внимания. В октябре—декабре на территории, охваченной интенсивной эпизоотией, средний процент групповых посевов блох, давших рост чумного микроба, составил 22.2, а в разных пунктах обследования варьировал в пределах 8.7—42.7. Если даже принять, что в каждый посев попадало одно инфицированное насекомое, то средний процент зараженных блох был как минимум 2.4, а максимальный — 4.6. На территории, где эпизоотия шла на спад, средний процент положительных посевов, рассчитанный для эпизоотических участков, составил 6.1, максимальный — 37.5, а показатели зараженности блох (при таком же расчете) соответственно — 0.26 и 1.6.

Для Южного Прибалхашья сведения о зараженности блох больших песчанок приводятся Куницким с соавтор. (1967а, 1967б). Следует отметить, что в связи с определенной исследовательской целью — изучением формирования и структуры очажков (групп зараженных нор), эктопаразиты собирались из жилых колоний после вылова песчанок. Зараженность блох в большой мере зависела от фазы развития эпизоотии. В период ее активного течения процент инфицированных блох поднялся до 0.8—1.7, на спаде снижался до 0.03—0.1.

Ряд исследователей определяли абсолютное количество зараженных блох в колониях больших песчанок при их облове и раскопке. Как отмечают Куницкий с соавтор. (1967в), такая методика позволяет собирать 25—50 % блох, обитающих по ходам нор, и 70—90 % приуроченных к гнезду. По данным этих авторов, в Южном

Прибалхашье количество инфицированных блох в заведомо «чумных» колониях варьировало от 1 до 59. При этом в 51.3 % нор обнаружено по 1—2 зараженной блохи, в 36.2 % — 3—10 и в 13.6 % нор — от 12 до 59. В сообщении, к сожалению, не указаны сроки работы и степень обитаемости обследованных колоний.

По данным Седина (1985), в Центральных и Западных Каракумах на эпизоотических участках доля обитаемых нор больших песчанок, в которых были обнаружены инфицированные блохи, составила 5.7 % и была вдвое меньше доли нор с зараженными зверьками. В большинстве случаев (75 %) в норе обнаруживали по 1—2 инфицированные блохи, в каждой 5—6-й колонии их было 3—10, и в единичных норах — от 16 до 190. Наибольшее количество нор с зараженными блохами (98 %) отмечено в период весеннего обострения эпизоотии. При этом в каждой третьей норе регистрировали по 3 и более зараженных блох. Зимой доля подобных нор сокращалась почти вдвое. Летом, несмотря на наличие больных чумой грызунов, при исследовании 6.1 тыс. блох обнаружена лишь одна зараженная.

Солдаткин с соавтор. (1975) в Причуйских Муюнкумах обследовали 52 заведомо зараженные колонии. В 58 % нор было найдено 1—2 зараженные блохи *Xenopsylla gerbilli* и только в 10 % нор собиралось более 10. Максимальное количество зараженных насекомых в норе достигало 140, а в 5 норах (9.6 %) обнаружено от 21 до 30 зараженных.

Характеризуя очажки в период активной эпизоотии, Куницкий с соавтор. (1967а) отмечают, что центральное положение в них занимали колонии, в которых собирали от 15 до 63 зараженных блох, к ним примыкали норы с 3—7 зараженными блохами, а в норах, расположенных по периферии находили единичных инфицированных насекомых. Предполагается, что в норах, в которых были найдены 1—2 зараженные блохи, они были занесены из других колоний, а где их было больше, заражение произошло в той же колонии на песчанках с бактериемией (Куницкий и др., 1967в).

В работах, в которых определялось абсолютное количество зараженных блох, не указывается, как правило, состояние обитаемости нор. Только Седин (1985) отмечает, что данные были получены при раскопке жилых колоний. Можно предполагать, что небольшое число зараженных блох, скорее всего, связано с их заносом из других нор, тогда как о количестве заражающихся на песчанках эктопаразитов большее представление можно было бы получить при обследовании колоний, недавно ставших необитаемыми или с небольшим числом зверьков.

Обращает на себя внимание высокая степень зараженности чумным микробом блох сурков на Тянь-Шане. Из раскопанных 78 гнезд в активный период жизни зверьков в 6 оказались блохи, зараженные возбудителем чумы. В среднем зараженные эктопаразиты составили 28 %. Из них 28.7 % пришлось на *Rhadinopsylla li ventricosa* и 22 % — на *Oropsylla silantiewi*. В отдельных гнездах процент инфицированных блох варьировал от 4 до 63.6, а по видам у *Rh. li ventricosa* — от 4.5 до 60, а у *O. silantiewi* — от 4.6 до 53.5. Наиболее высокая зараженность блох отмечена в августе (Айзин, Белобородова, 1961). Еще более высокие показатели зараженности блох сурков приводят Шварц и Шиляев (1963). В одном из гнезд, добытом в апреле, процент зараженных *Rh. li ventricosa* достигал 84.5, а *O. silantiewi* — 16.1.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Значению блох в эпизоотологии чумы посвящена чрезвычайно обширная литература, проанализировать, обобщить и тем более процитировать которую в одной статье просто невозможно. Во многих случаях мы вынуждены были ограничиться отдельными примерами. В принципе же каждому из затронутых вопросов могла быть посвящена отдельная статья.

Не отрицая возможности разных способов передачи чумной инфекции в естественных условиях, многочисленные экспериментальные данные, результаты эпизоотологических наблюдений, а также профилактические мероприятия, направленные на

снижение численности блох, свидетельствуют о первостепенной роли трансмиссивной передачи в эпизоотологии чумы. Немаловажное значение в поддержании чумной энзоотии имеет также свойственная многим видам большая продолжительность существования имаго и способность в определенных условиях сохранять в своем организме возбудителя чумы до конца жизни. Это делает их важным фактором переживания микроба в сезонные межэпизоотические периоды, особенно в очагах, где основными носителями служат зимоспящие грызуны.

Рассмотренные материалы свидетельствуют также о больших возможностях блох в рассеивании возбудителя чумы при их переносе разными видами хищных млекопитающих, которые к тому же восприимчивы к чуме и сами могут быть источниками заражения эктопаразитов. Это относится и к птицам с той разницей, что в определенные сезоны они могут распространять инфекцию на большие расстояния. В связи с этим высказанное Калабуховым (1969) и Шевченко с соавтор. (1969) предположение о заносах птицами чумной инфекции из одного природного очага в другой представляется вполне обоснованным.

Большая степень изученности разных факторов, влияющих на эпизоотический процесс, сделала возможным применять для его изучения математические модели, имитирующие чумные эпизоотии. Статистическая оценка роли разных факторов в эпизоотологии чумы привела к переоценке традиционных представлений о природной очаговости этой инфекции. Наиболее детально этот вопрос рассмотрен в статье Солдаткина с соавтор. (1988), в которой обосновывалось отрицание «эпизоотического процесса как формы существования возбудителя чумы» (с. 84) и вывод о «необеспеченности трансмиссивного пути передачи чумы в природных условиях» (с. 120). Основные положения этой работы вызвали острую критику, а сделанные по их поводу замечания в обобщенном виде представлены в обзоре рецензий на рукопись Солдаткина с соавтор. (Дискуссия, 1988). Мы коснемся лишь данных, использованных для обоснования вероятности заражения и передачи инфекции блохами.

Вызывает возражение, в частности, утверждение, что необходимым условием заражения блох является массивная агональная бактериемия, продолжительность которой авторы ограничивают 2—3 ч. В качестве аргумента со ссылкой на работу Бибиковой и Алексева (1969) указывается, что заражение возможно лишь при попадании в блоху $5 \cdot 10^4$ микробов, что соответствует концентрации возбудителя $2.5 \cdot 10^8$ в 1 мл. В этой связи необходимо отметить, что Бибикова и Алексеев для дозированного заражения использовали жидкость, которая, как указывается в другой статье этих же авторов и Хрущелевской (Алексеев и др., 1967), готовилась из взвеси микробов в физиологическом растворе или бульоне Хоттингера с добавлением крови (по-видимому, гемолизированной). Таким образом, способ, применявшийся для определения минимальной заражающей дозы, очень сильно отличается от естественного. Это относится и к заражению блох через биомембрану с использованием дефибринированной крови. Как показано Щедриным с соавтор. (1974), при заражении блох взвесью микробов в дефибринированной крови сразу же начинается интенсивное отмирание микробов, и значительная часть насекомых освобождается от возбудителя. В отличие от этого при заражении на животных, когда в кишечник блох поступает цельная кровь, в их желудке образуется плотный комок эритроцитов, в котором микробы активно размножаются (Щедрин, 1974; Ващенко, 1988).

Есть и прямые указания на возможность заражения блох в период прижизненной бактериемии. Это показано, в частности, опытами Пунского с соавтор. (1979), в которых контроль за бактериемией у зараженных больших песчанок проводился выпуском и последующим бактериологическим исследованием через каждые 12 ч 10—15 блох *Xenopsylla hirtipes*. Заражение насекомых происходило как на погибших от чумы, так и на выживших зверьках. Бактериемия выявлялась посредством блох начиная с первых суток и была прерывистой. На выживших зверьках могли заражаться блохи из двух и даже трех партий, а преагональная бактериемия у большинства песчанок наблюдалась в течение 24 ч, а у четвертой части зверьков в течение 48 ч.

В своих расчетах авторы не учитывают, что зараженная блоха может передать инфекцию неоднократно. В этой связи заслуживает внимания практикуемая обычно методика выявления «блокированных» блох. Их отбор производится после групповой подкормки зараженных насекомых. Вместе с тем выявлению «блокированной» блохи уже могла предшествовать передача ею возбудителя. Причем не известно, какое по счету питание блохи после образования у нее «блока» наиболее заразительно. Следует также отметить, что частота «блокообразования» определяется, как правило, при содержании блох в неестественных для них условиях редкой периодической подкормки, а для целого ряда видов блох показано, что наиболее высокие показатели получаются при частой (ежедневной) подкормке.

Сведения о количестве зараженных блох в норах больших песчанок, которые приводятся Солдаткиным с соавтор. (1988), получены, судя по всему, при обследовании обитаемых колоний. Вместе с тем количество зараженных блох в колонии, по всей видимости, меняется по мере заболевания и вымирания зверьков, что фактически не исследовалось, если не считать разрозненных данных о зараженности мигрирующих насекомых. Причем и эти данные часто занижены в связи со сложившейся практикой исследования блох без выбраковки выплодившихся, но еще не питавшихся особей.

В связи с вопросом о количестве блох, заражающихся на одном зверьке, заслуживают внимания наблюдения Тарасовых (1950) о разной степени заблошивленности больных и здоровых тарбаганов. Индексы обилия блох (речь идет, судя по всему, об *Oropsylla silantiewi*) на отстрелянных зверьках находились в пределах 3.2—16, тогда как на подобранных в степи трупах варьировали от 46 до 121, а максимальное количество собранных блох соответственно составляло 17 и 172. По всей вероятности, подобная закономерность относится не только к тарбагану. Микулин с соавтор. (1960) приводят данные о количестве зараженных блох, снятых с 2 трупов краснохвостых песчанок. На одном их оказалось 27, на другом — 18, что превышает обычные индексы обилия на этих зверьках как минимум в 10 раз.

Не вдаваясь в детали воззрений Солдаткина с соавтор. на эпизоотологию чумы, следует отметить, что проявленная ими инициатива в моделировании эпизоотического процесса и отдельных его элементов несомненно полезна, так как обращает внимание на слабые места в сложившихся представлениях о природной очаговости чумы, как например возникновение и течение эпизоотий при низкой численности блох, и стимулирует новые методические подходы в экспериментальных и полевых исследованиях.

Работа выполнена при поддержке РФФИ грантами № 96-15-97882 и № 99-04-49 568.

Список литературы

- Айзин Б. М., Белобородова З. С. К вопросу о значении сурочьей норы в эпизоотологии чумы в Среднеазиатском горном очаге // Тр. Средне-Азиат. н.-и. противочум. ин-та. 1961. Вып. 7. С. 55—59.
- Акиев А. К., Деревянченко К. И., Лалазаров Г. А., Новикова Е. И. Сохранение возбудителя чумы в блохах *Xenopsylla conformis* в зимний межэпизоотический сезон // Грызуны и их эктопаразиты. Изд-во Саратов. ун-та, 1968. С. 211—216.
- Алексеев А. Н., Бибикова В. А., Хрусцелевская Н. М. Методика индивидуального дозированного заражения блох микробами чумы // Паразитология. 1967. Т. 1, вып. 2. С. 176—179.
- Амплеева Э. А., Сорокин В. В. Сезонная динамика активности нападения блох большой песчанки на человека в Среднеазиатском пустынном очаге чумы // Проблемы особо опасных инфекций. 1979. Вып. 6 (70). С. 50—53.
- Базанова А. П., Маевский М. П. Длительность сохранения чумного микроба в организме блохи *Citellophilus tesquorum altaicus* // Мед. паразитол. 1996. Вып. 1. С. 45—48.
- Берендяева Э. Л., Берендяев С. А. Обследование сурочьих нор на зараженность блохами // Тр. Средне-Азиат. н.-и. противочум. ин-та. 1958. Вып. 4. С. 279—281.

- Бибикина В. А. О влиянии истребления сурков на численность их эктопаразитов // Тр. Средне-Азиат. н.-и. противочум. ин-та. 1956. Вып. 2. С. 61—64.
- Бибикина В. А., Алексеев А. Н. Зараженность и блокообразование в зависимости от количества попавших в блох микробов чумы // Паразитология. 1969. Т. 3, вып. 3. С. 196—202.
- Бибикина В. А., Волохов В. А., Синцова В. И. К вопросу о возможной эпизоотической роли птичьих блох // Мед. паразитол. 1956. Т. 25, № 2. С. 160—162.
- Бондаренко А. А., Иннокентьева Т. И., Маевский М. П., Климов В. Т. О тактике и методике обследования Сайлюгемского природного очага чумы // Тез. X науч. конф. противочум. учреждений Средней Азии и Казахстана. Алма-Ата. 1979. Вып. 1. С. 176—179.
- Варшавский С. Н., Ротшильд Е. В., Шилов М. Н. Методические принципы установления эпизоотий и микроочагов чумы в поселениях больших песчанок по внешним признакам состояния колоний // Тр. Средне-Азиат. н.-и. противочум. ин-та. 1958. Вып. 4. С. 43—53.
- Варшавский С. Н., Щепотьев Н. В., Конева З. А. Хищные млекопитающие как носители в природных очагах чумы. Аннотированный библиографический указатель (1912—1918 гг.). Ставрополь, 1982. 96 с.
- Вашенко В. С. О чумных эпизоотиях среди монгольских пищух на северо-западе Монгольской Народной Республики // Зоол. журн. 1962. Т. 41, вып. 10. С. 1548—1554.
- Вашенко В. С. Блохи (Siphonaptera) — переносчики возбудителей болезней человека и животных. Л., 1988. 161 с.
- Вашенко В. С., Сомова Н. М., Андреева А. П. и др. Характер течения эпизоотий чумы в северо-восточной части Приаральских Каракумов // Грызуны и их эктопаразиты. Изд-во Саратов. ун-та, 1968. С. 164—172.
- Воронова Г. А., Евдокимов А. В. Передача чумного микроба блохами *Frontopsylla frontalis baical* из Тувинского природного очага // Тез. X науч. конф. противочум. учреждений Средней Азии и Казахстана. Алма-Ата, 1979. С. 102—104.
- Гончаров А. И. Дополнение к списку (Ралль, 1960) видов блох, обнаруженных инфицированными в природных условиях // Профилактика природно-очаговых инфекций. Ставрополь, 1983. С. 229—231.
- Гусев В. М. Роль птиц и встречающихся на них эктопаразитов в эпидемиологии и эпизоотологии некоторых заболеваний // Десятое совещ. по паразитол. проблемам и природно-очаговым болезням. М.; Л. 1959. Вып. 2. С. 6—7.
- Дискуссия. Обзор рецензий на рукопись И. С. Солдаткина, Ю. В. Руденчика, С. В. Ефимова «Эпизоотологический процесс в природных очагах чумы (обзор данных и ревизия концепции)» // Вопросы паразитологии и неспецифической профилактики зоонозов. Саратов, 1988. С. 76—83.
- Евсеева В. Е., Фирсов И. П. Блохи как хранители чумного вируса в зимнее время. I. // Вест. микробиол., эпидемиол. и паразитол. 1932. Т. 11, вып. 4. С. 281—283.
- Емельянова Н. Д. Наблюдения над миграцией блох *Oropsylla silantiewi* W. из нор тарбагана (*Marmota sibirica* R.) // Изв. Иркут. гос. противочум. ин-та Сибири и Дальнего Востока. 1944. Т. 5. С. 194—197.
- Калабухов Н. И. Явление длительных перерывов эпизоотической активности природных очагов чумы и его вероятные причины // Зоол. журн. 1969. Т. 48, вып. 2. С. 165—178.
- Кудрявцева К. Ф. Предварительные результаты обследования лентами сурочьих нор на сыртах Иссык-Кульской области // Тр. Средне-Азиат. н.-и. противочум. ин-та. 1956. Вып. 2. С. 163—165.
- Куницкий В. Н., Гаушштейн Д. М., Гаушштейн Л. Д. и др. О структуре и некоторых количественных показателях эпизоотий чумы в популяции большой песчанки в Южном Прибалхашье. Сообщ. 1. Ход эпизоотии на участке Босуген в 1963—1964 гг. // Матер. V науч. конф. противочум. учреждений Средней Азии и Казахстана. Алма-Ата, 1967а. С. 30—32.
- Куницкий В. Н., Гаушштейн Д. М., Гаушштейн Л. Д. и др. О структуре и некоторых количественных показателях эпизоотий чумы в популяции большой песчанки в Южном Прибалхашье. Сообщ. 2. Ход эпизоотии на участках Женкур и Менлыбай в 1962—1966 гг. // Матер. V науч. конф. противочум. учреждений Средней Азии и Казахстана. Алма-Ата, 1967б. С. 33—35.
- Куницкий В. Н., Гаушштейн Д. М., Куницкая Н. Т. О заражении возбудителем чумы блох большой песчанки // Матер. V науч. конф. противочум. учреждений Средней Азии и Казахстана. Алма-Ата, 1967в. С. 26—29.

- Лавровский А. А., Шилов М. Н., Абдурахманов Г. А. и др. О природе эпизоотий чумы среди песчанок восточного Предкавказья и других энзоотичных по чуме территорий Северо-Западного Прикаспия // Профилактика природно-очаговых инфекций. Ставрополь, 1983. С. 85—87.
- Машковский И. К., Деревщиков А. Г. Осенние наблюдения за поведением блох во входах нор монгольской пищухи на участках эпизоотии чумы // Проблема изучения механизма энзоотии чумы. Саратов, 1980. С. 143—145.
- Микулин М. А., Загнибородова Е. Н., Зайцева В. И., Бахаева А. В. Зараженность блох песчанок чумой во время эпизоотии 1953—1955 гг. в Западной Туркмении // Вопросы природной очаговости и эпизоотологии чумы в Туркмении. Ашхабад, 1960. С. 22—49.
- Михайлов Е. П., Перекопновский А. Ю., Машковский И. К. К оптимизации эпизоотологического обследования Горно-Алтайского природного очага чумы // Матер. науч.-практ. конф., посвященной 100-летию образования противочум. системы. Т. 1. Саратов, 1997. С. 105—106.
- Найден П. Е., Петров П. А. Динамика сезонной и многолетней активности чумного эпизоотического процесса в Центрально-Кавказском очаге // Профилактика природно-очаговых инфекций. Ставрополь, 1983. С. 91—92.
- Наумов Н. П., Лобачев В. С., Дмитриев П. П., Смирин В. М. Природный очаг чумы в Приаральских Каракумах. Изд-во Московск. ун-та, 1972. 406 с.
- Павловский Е. Н. О природной очаговости инфекционных и паразитарных болезней // Вест. АН СССР. 1939. № 10. С. 98—108.
- Павловский Е. Н. Природная очаговость трансмиссивных болезней. М.; Л., 1964. 211 с.
- Пейсахис Л. А., Стогов И. И., Степанов В. М., Бибииков Д. И. Экспериментальное исследование чумы у каменки-плясуньи (*Oenante isabelinae*) в связи с ее вероятным значением в природной очаговости этой болезни // Зоол. журн. 1970. Т. 49, вып. 11. С. 1691—1696.
- Пунский Е. Е., Русакова Л. В., Загнибородова Е. Н. и др. Заражение блох на больших песчанках, не погибших от чумы // X Всесоюз. конф. по природной очаговости болезней. Душанбе, 1979. С. 178—179.
- Седин В. И. Норы больших песчанок как элементы структуры эпизоотии чумы в Центральных и Западных Каракумах // XII Межреспублик. науч.-практич. конф. противочум. учреждений Средней Азии и Казахстана по профилакт. чумы. Алма-Ата, 1985. С. 141—143.
- Солдаткин И. С., Попов Н. В., Шевченко В. Л. и др. Сезонность проявлений чумы в природных очагах сусликового типа Северного Прикаспия // Проблемы особо опасных инфекций. 1994. № 1—2 (71—72). С. 28—36.
- Солдаткин И. С., Руденчик Ю. В., Дубянский М. А., Кузин И. П. и др. Характеристика очажков чумных нор в Муюнкумах // Проблемы особо опасных инфекций. 1975. Вып. 5 (45). С. 23—28.
- Солдаткин И. С., Руденчик Ю. В., Ефимов С. В. Эпизоотический процесс в природных очагах чумы (обзор данных и ревизия концепции) // Вопросы паразитологии и неспецифической профилактики зоонозов. Саратов, 1988. С. 83—134.
- Тарасов П. П., Тарасова Н. Е. Особая блошливость больных тарбаганов и эпизоотологическое значение этого факта // Изв. Иркут. гос. противочум. ин-та Сибири и Дальнего Востока. 1950. Т. 8. С. 145—150.
- Тинкер И. С. Эпизоотология чумы на сусликах. Ростов-на-Дону, 1940. 98 с.
- Топорков В. П., Марин С. Н., Кондрашин Ю. И., Сурвилло А. В. и др. Оценка эпизоотологической роли степного хоря в Прикаспийском Северо-Западном природном очаге чумы по данным серологического исследования // Проблемы особо опасных инфекций. 1979. Вып. 6 (70). С. 19—22.
- Туманский В. М., Поляк И. М. О сохранении чумного вируса в организме блох гнезда в межэпизоотическое время // Вест. микробиол., эпидемиол. и паразитол. 1931. Т. 10, вып. 4. С. 525—526.
- Федина О. А. Наблюдения над миграцией и судьбой блох в нежилых норах сусликов // Вест. микробиол., эпидемиол. и паразитол. 1939. Т. 18, вып. 3—4. С. 308—319.
- Федоров В. Н. К вопросу о механизме сохранения чумного микроба в межэпизоотический период // Сб. науч. тр., посвященных двадцатипятилетнему юбилею ин-та «Микроб». Саратов. обл. изд-во, 1944. С. 27—39.
- Шарец А. С., Берендяев С. А., Красникова Л. В., Тристан Д. Ф. Эпизоотологическая эффективность разового истребления сурков // Тр. Средне-Азиат. н.-и. противочум. ин-та. 1958. Вып. 4. С. 145—147.

- Шварц Е. А., Лаврентьев А. Ф. К вопросу обмена блохами между грызунами и наземными хищниками на сыртах Тянь-Шаня // Тр. Средне-Азиат. н.-и. противочум. ин-та. 1961. Вып. 7. С. 293—297.
- Шварц Е. А., Шиляев Л. Ф. К вопросу о сохранении возбудителя чумы в природе // Матер. науч. конф. по природной очаговости и профилакт. чумы. Алма-Ата, 1963. С. 259—261.
- Шевченко В. Л., Гражданов А. К., Жаринова Л. К., Андреева Т. А. О способности птичьих блох *Frontopsylla frontalis alata* Fed., 1946 заражать грызунов чумой // Мед. паразитол. 1976. Т. 45, вып. 1. С. 49—52.
- Шевченко В. Л., Петров П. А., Иванов С. И., Алтухов А. А., Бережнов А. З. К методике и тактике эпизоотологического обследования на чуму в Волго-Уральских песках // Проблемы особо опасных инфекций. 1970. Вып. 4 (14). С. 129—134.
- Шевченко В. Л., Каймашников В. И., Андреева Т. А. О механизме сохранения природной очаговости чумы в Волго-Уральских песках // Зоол. журн. 1969. Т. 48, вып. 2. С. 270—283.
- Щедрин В. И. Морфологические и гистохимические данные по перевариванию крови у некоторых видов блох — переносчиков возбудителя чумы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 1974. 16 с.
- Щедрин В. И., Елкин Ю. М., Осипова С. П. О размножении чумных микробов полевочей разновидности в организме блох *Xenopsylla cheopis* // Особо опасные инфекции на Кавказе. Ставрополь. 1974. Вып. 1. С. 113—117.
- Vacot A. W., Martin C. J. Observations on the mechanism of the transmission of plague by fleas // J. Hyg. Plague Suppl. 1914. Vol. 13, N 3. P. 423—429.
- Ogata M. Ueber die Pestepidemie in Formosa // Cntrbl. Bact. Parasitenk. Infekkrank. Erste Abt. 1897. Bd 21, N 20/21. S. 769—777.
- Pollitzer R. La pest. Geneve, 1954. 737 p.
- Simond P. L. La propagation de la pest // Ann. Inst. Pasteur. 1898. Vol. 12, N 10. P. 625—687.
- Yersin A. Sur la pest de Hong-Kong // Compt. Rend. Acad. Sci. 1894. T. 119, N 1. P. 356.
- ЗИН РАН, Санкт-Петербург,
199034
- Поступила 20.10.1998

THE ROLE OF FLEAS (SIPHONAPTERA) IN PLAGUE EPIZOOTIOLOGY

V. S. Vashchonok

Key words: fleas, plague, natural foci.

SUMMARY

This review concerns the role of the fleas in survival and spread of the plague, their influence on the seasonal dynamics of the epizootics, and infection rates of these insects in different natural foci. The critical evaluation is given to the data which are used to calculate the flea transmission probability for mathematical simulation of plague epizootics.