

ФКУЗ «ИРКУТСКИЙ ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ПРОТИВОЧУМНЫЙ ИНСТИТУТ
СИБИРИ И ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА» ФЕДЕРАЛЬНОЙ СЛУЖБЫ ПО
НАДЗОРУ В СФЕРЕ ЗАЩИТЫ ПРАВ ПОТРЕБИТЕЛЕЙ И
БЛАГОПОЛУЧИЯ ЧЕЛОВЕКА

На правах рукописи



ГАЛАЦЕВИЧ Нина Феликсовна

ДИНАМИКА ТАКСОЦЕНОЗА БЛОХ ДЛИННОХВОСТОГО СУСЛИКА В
ЮГО-ЗАПАДНОЙ ТУВЕ И ЕЕ ВЛИЯНИЕ НА ЭПИЗООТИЧЕСКУЮ
АКТИВНОСТЬ КАРГИНСКОГО МЕЗООЧАГА ЧУМЫ

03.02.08 – экология (биологические науки)

Диссертация на соискание ученой степени кандидата
биологических наук

Научный руководитель
доктор биологических наук
Вержуцкий Дмитрий Борисович

Иркутск – 2018

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
ГЛАВА 1. ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ БЛОХ; НОСИТЕЛИ И ПЕРЕНОСЧИКИ В ПРИРОДНЫХ ОЧАГАХ ЧУМЫ (ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ)	12
1.1. Общие закономерности динамики численности блох	12
1.2. Носители и переносчики возбудителя в природных очагах чумы....	32
ГЛАВА 2. РАЙОН РАБОТЫ, МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	43
2.1. Характеристика района исследования	43
2.2. Материалы и методы	48
ГЛАВА 3. ТАКСОЦЕНОЗ БЛОХ ДЛИННОХВОСТОГО СУСЛИКА В ДОЛИНЕ Р. КАРГЫ И ЕГО ДОЛГОВРЕМЕННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ.....	52
3.1. Общая характеристика таксоценоза блох длиннохвостого суслика в долине р. Каргы	52
3.2. Изменения таксоценоза блох длиннохвостого суслика в долине р. Каргы	55
ГЛАВА 4. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ МАССОВЫХ ВИДОВ БЛОХ ДЛИННОХВОСТОГО СУСЛИКА В ДОЛИНЕ Р. КАРГЫ	59
4.1. <i>Citellophilus tesquorum</i> (Wagner, 1898)	60
4.2. <i>Frontopsylla elatoides</i> Wagner, 1928	67
4.3. <i>Oropsylla alaskensis</i> (Baker, 1904)	70
4.4. <i>Rhadinopsylla li</i> Argiropulo, 1941	75
4.5. <i>Neopsylla mana</i> Wagner, 1927	79
4.6. <i>Frontopsylla hetera</i> Wagner, 1933	83
ГЛАВА 5. ФАКТОРЫ И МЕХАНИЗМЫ ИЗМЕНЕНИЙ ЧИСЛЕННОСТИ МАССОВЫХ ВИДОВ БЛОХ ДЛИННОХВОСТОГО СУСЛИКА В ДОЛИНЕ Р. КАРГЫ	88

ГЛАВА 6. СВЯЗЬ ДИНАМИКИ ЭПИЗООТИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ КАРГИНСКОГО МЕЗООЧАГА ЧУМЫ С ИЗМЕНЕНИЯМИ ЧИСЛЕННОСТИ БЛОХ ДЛИННОХВОСТОГО СУСЛИКА	109
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	120
ВЫВОДЫ	127
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ	129
ПРИЛОЖЕНИЕ 1. Табл. 1. Видовой состав и количественное соотношение отдельных видов в таксоценозе блох длиннохвостого суслика в долине р. Каргы в 1968–2013 гг.	152
ПРИЛОЖЕНИЕ 2. Табл. 2–7. Численность массовых видов блох в микробиотопе длиннохвостого суслика в долине р. Каргы в 1964–2013 гг. (по пятилетиям)	155

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность работы

Среди всех особо опасных инфекций наиболее значимой для человечества в плане возможных катастрофических эпидемий продолжает оставаться чума, способная к быстрому распространению на огромных территориях за счет высокой контагиозности. Последняя по времени масштабная эпидемия легочной чумы была зарегистрирована в Маньчжурии в 1946–1948 гг. Несмотря на наличие подготовленных медицинских кадров, вакцин и современных средств медикаментозного лечения, задействованным в борьбе с начавшейся эпидемией службам не удалось предотвратить попадания инфицированных людей в крупные транспортные узлы и стремительного распространения болезни по региону. Только по официальным (существенно заниженным) данным во время этой эпидемии заболели 40280 человек, из которых 28688 (73,7 %) погибло. Как было установлено, источником данной эпидемии явилась эпизоотия в местном природном очаге чумы с основным носителем – даурским сусликом и основным переносчиком – блохой *Ceratophyllus (Citellophilus) tesquorum* Wagn. 1898 (Краминский, 1953).

За последние десятилетия скорость и интенсивность перемещения больших контингентов людей на планете выросли многократно, что увеличивает риск непредсказуемых последствий в случае появления даже единственного больного с легочной формой чумы в любом крупном транспортном узле. Постоянное наблюдение за процессами, происходящими в таких сложных экологических системах как природные очаги чумы, выявление новых тенденций и закономерностей, позволяют существенно снизить и эпидемиологические риски для страны.

В настоящее время Тувинский природный очаг чумы, расположенный на территории трех южных районов Республики Тыва и занимающий площадь 10826,2 км², проявляет себя как один из наиболее эпидемически опасных в России (Паспорт ..., 2017). Очаг состоит из 11 автономных участков очаговости (мезоочагов) чумы, в каждом из которых циркуляция возбудителя

функционально связана с отдельной популяцией длиннохвостого суслика. Наиболее полные материалы по результатам эпизоотологического обследования и изучения на стационарах накоплены по Каргинскому мезоочагу.

Характеристика Тувинского природного очага чумы дана в ряде работ (Смирнов, Даниленко, 1966; Летов, 1966, 1969; Летов и др., 1970; Кузнецов и др., 1969; Равдоникас, 1985; Голубинский и др., 1987; Паспорт ..., 2000; Природные ..., 2004; Паспорт ..., 2017 и др.).

Основным носителем в Тувинском очаге чумы является длиннохвостый суслик – *Spermophilus undulatus* (Pallas, 1778), основным переносчиком – его специфичный паразит, блоха *Citellophilus tesquorum altaicus* (Ioff, 1936), наиболее массовый по численности вид в таксоценозе блох суслика во всех частях микробиотопа хозяина (зверьки, входы нор, гнёзда).

С момента открытия очага чумы в долине р. Каргы в 1964 г. прошло более полувека. К настоящему времени в составе таксоценоза блох длиннохвостого суслика в долине р. Каргы отмечено 49 видов и подвигов блох. Массовыми, включая *C. tesquorum*, являются шесть видов. В сумме они составляют 96,8 % от общего запаса всех видов блох суслика.

За прошедшее время в долине р. Каргы произошли заметные климатические изменения, осуществлялись масштабные дератизационные и дезинсекционные работы. Уровни численности носителей и переносчиков колебались в значительных пределах, что оказывало влияние и на эпизоотическую активность очага. С начала 90-х гг. прошлого века отмечен быстрый рост обилия основного переносчика чумы, активность эпизоотий резко увеличилась и продолжает расти до настоящего времени (Вержущкий, 2003; Балахонov и др., 2010, 2012, 2017; Вержущкий и др., 2015; Balakhonov et al., 2015). Следует отметить, что в юго-восточной части соседнего с Тувой Горного Алтая одновременно произошла трансформация расположенного там природного очага чумы с появлением нетипичных для этой территории штаммов основного подвида, общим ростом эпизоотической активности и эпидемическими проявлениями (Горно-Алтайский ..., 2014; Корзун и др., 2016). В Ту-

винском очаге наблюдается ряд сдвигов в сроках и особенностях пространственного проявления эпизоотического процесса, что также позволяет говорить о его кардинальной структурной и функциональной трансформации.

В связи со всем вышеизложенным выявление основных закономерностей изменения таксоценоза блох основного носителя, динамики численности массовых видов в связи с их эпизоотологическим значением на наиболее активном участке Тувинского природного очага чумы являются актуальными.

Цель работы

Дать общую характеристику таксоценоза блох длиннохвостого суслика в бассейне р. Каргы, выявить основные тенденции его изменений за период с 1964 г. и определить степень влияния этих изменений на эпизоотическую активность Каргинского мезоочага чумы.

Задачи исследования

1. Выявить видовой состав и количественное соотношение разных видов в таксоценозе блох длиннохвостого суслика в долине р. Каргы и проследить их изменения за период наблюдения.
2. Провести анализ динамики численности и структуры сообществ массовых видов блох длиннохвостого суслика на изучаемой территории.
3. Выяснить причины и механизмы изменений численности массовых видов блох.
4. Изучить влияние многолетней динамики численности массовых видов блох длиннохвостого суслика на эпизоотическую активность Каргинского мезоочага чумы.
5. Дать рекомендации по оптимизации тактики обследования Тувинского природного очага чумы.

Научная новизна

Впервые прослежено многолетнее изменение таксоценоза блох длиннохвостого суслика в долине р. Каргы и проанализирована динамика численности массовых видов за длительный период.

Установлено, что аридизация климата способствует усилению миграционной активности всех видов блох, включая гигрофильных. Также в условиях аридизации климата происходит увеличение числа поколений в году у ксерофильных видов (*C. tesquorum* и *Frontopsylla elatoides*), что вызвало резкий подъем их численности.

Выявлен факт многократного увеличения запаса ксерофильных видов блох в несвойственном им субальпийском поясе гор, что привело к изменению характера эпизоотической активности Тувинского природного очага чумы.

Получены новые данные о существенной роли *Rhadinopsylla li* в хранении и передаче возбудителя чумы в Тувинском природном очаге.

Теоретическая и практическая значимость

По результатам работ установлено, что рост численности основного переносчика в результате развития более чем одной генерации в году привел не только к общей активизации Каргинского мезоочага чумы, но и к изменению временных и пространственных проявлений эпизоотической активности. Выявленные особенности функционирования очага чумы могут представлять интерес для познания закономерностей организации сложных экологических систем и популяционной биологии.

Работа выполнена в рамках совместных научных тем ФКУЗ Иркутский научно-исследовательский противочумный институт Роспотребнадзора и ФКУЗ Тувинская противочумная станция Роспотребнадзора: «Изучение механизмов энзоотии чумы в природных очагах Сибири в связи с проблемой их оздоровления» (№ госрегистрации 01.81.0004188), «Оценка современного состояния сибирских очагов чумы и изучение факторов их устойчивости при проведении оздоровительных мероприятий» (№ госрегистрации 01.86.0020801), «Оптимизация эпидемиологического надзора в сибирских природных очагах чумы» (№ госрегистрации 01.91.0033788), «Совершенствование системы эпизоотологического мониторинга в сибирских очагах чумы в связи с обеспечением эпидемиологического благополучия населения»

(№ госрегистрации 01.96.0000188), «Популяционно-экологические аспекты природной очаговости чумы в Сибири в связи с ее профилактикой» (№ госрегистрации 01.20.0013852), «Исследование структурно-функциональных аспектов эпизоотического процесса в сибирских природных очагах чумы» (№ госрегистрации 01.20.0511204), «Природная очаговость чумы в Сибири: структурированность компонентов и динамика эпизоотического процесса» (№ госрегистрации 01.20.1068219).

Материалы диссертации использованы при подготовке нормативно-методической документации: Паспорт Тувинского природного очага чумы. – Иркутск: Иркутский противочумн. ин-т, 2000. – 70 с.; Методические рекомендации по эпизоотологическому обследованию Тувинского природного очага чумы. – Иркутск: Иркутский противочумн. ин-т, 2004. – 18 с.; Паспорт Тувинского природного очага чумы. – Иркутск: Иркутский противочумн. ин-т, 2017. – 164 с. Полученные результаты используются при проведении эпизоотологического мониторинга Тувинского очага чумы, при составлении прогнозов численности переносчиков и эпизоотической активности очага. На основании выполненных работ предложено сделать сбор блох из входов нор приоритетным методом обследования очага.

Положения, выносимые на защиту

1. Доминирование отдельных видов блох в таксоценозе длиннохвостого суслика и уровень их численности определяются комплексом факторов, среди которых ведущими являются климатические условия и конкурентные отношения.

2. Подъем численности основного переносчика привел к изменению временных и пространственных проявлений эпизоотической активности в Каргинском мезоочаге чумы.

Личный вклад автора

Исследования проведены с личным участием автора при работе в полевых формированиях Тувинской противочумной станции с 1976 г. в качестве паразитолога эпидотрядов, зоолого-паразитологического и эпизоотологиче-

ского стационаров, рекогносцировочных обследовательских групп. В 1987–1992 гг. руководила работой инсектария станции, где проводились комплексные наблюдения по экологии массовых видов блох длиннохвостого суслика.

Обработка собственных данных и привлеченных материалов, анализ результатов, подготовка публикаций также проводились лично автором или при его непосредственном участии.

Апробация работы

Результаты исследований представлены: на региональном совещании противочумных учреждений по эпидемиологии, эпизоотологии и профилактике особо опасных инфекций (Уральск, 1989); на региональной научно-практической конференции по природно-очаговым и зоонозным инфекциям (Чита, 1993); на научной конференции специалистов противочумных учреждений и центров госсанэпиднадзора Российской Федерации, посвящ. 60-летию Иркутского противочумного института (Иркутск, 1994); международной конференции по зоонозным инфекциям (Улан-Батор, 2000); международной научно-практической конференции, посвящ. 10-летию суверенитета Республики Казахстан и 50-летию Талдыкорганской противочумной станции (Талдыкорган, 2001); научно-практической конференции, посвящ. 70-летию Противочумного Центра (Москва, 2004); на VIII межрегиональном совещании энтомологов Сибири и Дальнего Востока (Новосибирск, 2010); на Всероссийской научно-практической конференции с международным участием, посвящ. 80-летию Иркутского противочумного института (Иркутск, 2014); на региональной научно-практической конференции, посвящ. 100-летию единения Тувы и России (Кызыл, 2015); международной научной конференции по зоонозным и карантинным инфекциям (Улан-Батор, 2015); на XIII Убсунурском международном симпозиуме, посвящ. 25-летию Убсунурского международного центра биосферных исследований Республики Тыва и СО РАН (Кызыл, 2016); на научно-практической конференции с международным участием, посвящ. 95-летию Омского научно-исследовательского института природно-очаговых инфекций (Омск, 2016); на II-й Всероссийской научно-

практической конференции по актуальным проблемам болезней, общих для человека и животных (Ставрополь, 2017); на 22-ой международной научной конференции по зоонозным инфекциям (Улан-Батор, 2017).

Публикации

По теме диссертации опубликовано 26 работ, в том числе 5 – в научных журналах, рекомендованных ВАК РФ.

Структура и объем диссертации

Диссертация состоит из введения, 6 глав, заключения, выводов, списка использованной литературы; изложена на 157 стр. текста, иллюстрирована 48 рисунками и 7 таблицами, вынесенными в 2 приложения. Список использованной литературы включает в себя 219 наименований, из них 27 на английском языке.

Благодарности

Автор признателен за всестороннее содействие администрации Иркутского научно-исследовательского противочумного института Роспотребнадзора и лично проф. С.В. Балахонову, а также за поддержку, действенную помощь и конструктивные советы сотрудникам института (как ныне работающим, так и находящимся на заслуженном отдыхе): д.б.н. Л.П. Базановой, к.б.н. Е.А. Вершинину, д.м.н. Т.И. Иннокентьевой, к.м.н. В.Т. Климову, д.б.н. В.М. Корзуну, д.б.н. А.Я. Никитину, Л.П. Окуневу, к.б.н. А.Ф. Попкову, Т.П. Ромашевой, к.б.н. Е.Г. Токмаковой, к.м.н. А.Г. Трухиной, к.б.н. Е.А. Чипанину.

Отдельную благодарность выражаю к.б.н. А.В. Холину за возможность использовать его замечательные фотографии.

Автор глубоко признателен за большую помощь при статистической обработке материала ст. преподавателю Тувинского госуниверситета, н.с. Тувинского Института Комплексного освоения природных ресурсов СО РАН А.Ф. Чульдому и с.н.с. ТуВИКОПР СО РАН к.б.н. Т.П. Арчимасовой, которая взяла на себя труд по прочтению и правке текста диссертации, сделала ряд конструктивных замечаний.

Отдельную благодарность приношу всему коллективу Тувинской противочумной станции за содействие в течение многих лет в сборе и обработке полевого материала; а также родственникам и всем другим людям, кто поддерживал в период выполнения и оформления диссертационного исследования.

Выражаю особую признательность своему научному руководителю Д.Б. Вержуцкому за бесценную помощь и всестороннюю поддержку при написании работы.

ГЛАВА 1. ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ БЛОХ; НОСИТЕЛИ И ПЕРЕНОСЧИКИ ВОЗБУДИТЕЛЯ В ПРИРОДНЫХ ОЧАГАХ ЧУМЫ (ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ)

1.1. Общие закономерности динамики численности блох

Изменения численности различных видов биоты всегда привлекали внимание исследователей, так как они зачастую затрагивают сферу жизненных интересов самого человека. Непосредственно динамика численности блох подчиняется общим закономерностям, обнаруженных у многих других групп животных. Сложно привести даже основные публикации на данную тему, поэтому в представленном обзоре приводятся сведения, в большей мере касающиеся эктопаразитов.

Основные термины и понятия

Изменения численности организмов в природе происходят на уровне популяций. *Популяция* – это минимальная самопроизводящаяся совокупность особей одного вида в течение эволюционно длительного времени населяющая определенное пространство. Внутри этой группы происходит свободный или почти свободный обмен генетической информацией. От других подобных совокупностей популяция отделена какими-либо существенными изоляционными барьерами (Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Яблоков, 1987). Э.И. Коренберг (1979) считает популяцию основной и элементарной единицей пространственной структуры видового населения. В качестве наиболее важной формы относительной изоляции популяции он предлагает считать территориально-механические преграды (пространства, непригодные для существования вида).

Ю.С. Балашов (2000) представляет многочисленные термины и понятия, используемые при изучении популяций и сообществ эктопаразитов. Некоторые из них, используемые в нашей работе, приведены ниже. *Микробиотоп* – обособленная часть биотопа (хозяин, нора, гнездо), обеспечивающая существование паразитов и нидиколов. *Микробиоценоз* – совокупности мик-

ропопуляций, населяющих норы, гнезда, организмы. *Микропопуляция* – совокупность всех особей одного вида в микробиотопе. *Паразитарная система* – популяция вида паразита вместе со всеми популяциями видов его хозяев, непосредственно поддерживающими ее существование и являющаяся составной частью биоценоза. *Природный очаг инфекции* – частный случай паразитарной системы, ее обязательным компонентом является популяция возбудителя инфекции человека или животных. *Среда обитания* – совокупность абиотических и биотических условий, в которых обитает особь, популяция, вид. Для паразитов существует среда 1 порядка (условия внутри или на хозяине) и среда 2 порядка – внешняя среда в местообитании хозяина.

В.Н. Беклемишев (1970) подчеркивает, что «...понятие паразитарной системы относится не к виду в целом, а всегда только к популяции» (с. 341).

Одной из важнейших характеристик популяции и вида в целом является численность. По определению Г.А. Викторова (1967): «уровень численности вида представляет собой результат его эволюции в определенных условиях абиотической и биотической среды» (с. 22).

В.Н. Беклемишев (1961) говорит о необходимости упорядочения терминов и понятий, необходимых при количественном изучении животных (в данном случае – эктопаразитов и нидиколов). Численность – это общее число особей, составляющих популяцию или какую-либо единицу населения (например, численность микропопуляции блох в данной норе суслика) – на данный момент времени. Это трудноучитываемый показатель, поэтому обычно пользуются относительными методами учета: определяют числовое обилие (или плотность), встречаемость у паразита (или пораженность у хозяина), доминирование, приуроченность (верность) и др.

Г.А Викторов (1967) также подчеркивает, что численность и плотность популяции не идентичные термины. Для насекомых, из-за их мелких размеров и колоссального числа особей, численность всегда определяется применительно к какой-нибудь единице учета, поэтому практически численность и

плотность популяции употребляются в энтомологической литературе в качестве синонимов.

А.А. Максимов (1984) высказывает мнение, что в решении проблемы повторяемости вспышек массового размножения большое значение имеет понятие «численность» и ее колебания во времени и на территории. Высокие плотности на локальных участках могут создаваться и при общей низкой численности популяции.

Характер изменения численности популяций

В экологических сводках (Дажо, 1975; Пианка, 1981; Бигон и др., 1989) представлены результаты теоретических исследований разных авторов по вопросам динамики численности популяций. Подъем численности при неограниченных пищевых ресурсах и пространстве выражается экспоненциальной кривой (кривая Чепмана), она показывает «биотический потенциал» популяции. Рост популяции, располагающей ограниченным, но восполнимым запасом пищи, описывается S-образной кривой (логистическая кривая роста). Предел численности соответствует максимальной биотической нагруженности среды. В теоретических построениях предельной плотностью насыщения называется плотность, при которой кривые рождаемости и смертности пересекаются, и наступает устойчивое равновесие. В реальности наблюдается только тенденция к поддержанию плотности в определенных пределах. В динамике численности природных популяций отмечаются непериодические и периодические колебания с различной амплитудой. Н.П. Наумов (1955) считает, что тип динамики численности так же характерен для вида, как и особенности его строения или образа жизни.

С точки зрения эволюции, пишет Г.А. Викторов (1967), вспышки массового размножения и резкое увеличение численности могут служить мощным фактором формообразования, обуславливая расселение видов в новые для них условия обитания.

А.М. Гиляров (1990) подчеркивает, что пространственное распределение особей и динамика их численности во времени тесно связаны, это две стороны одного процесса – движение численности в пространстве – времени.

Факторы, влияющие на изменение численности популяций

Факторы, влияющие на изменение численности популяции разделяются по разным критериям на экзогенные и эндогенные (внутрипопуляционные), абиотические и биотические, зависимые и независимые от плотности популяции, модифицирующие и регулирующие (Дажо, 1975; Одум, 1975; Бигон и др., 1989; Северцов, 2013).

К экзогенным факторам относятся абиотические (климатические, физико-химические), а также такие биотические факторы, как хищничество и паразитизм, межвидовая конкуренция и другие, воздействию которых подвергается популяция любого вида в составе биоценоза. К эндогенным факторам относится уровень внутривидовой конкуренции, рождаемости и смертности, генетический состав популяции.

Факторами, частично зависящими от плотности, считаются хищничество, паразитизм, межвидовая конкуренция. Фактор, целиком зависящий от плотности – внутривидовая конкуренция.

Г.А. Виктор (1967) полагает, что плотность популяции, как и любой другой экологический фактор, имеет определенную оптимальную величину (разную для разных видов), отклонения от которой в обе стороны неблагоприятно сказываются на жизнедеятельности организмов. Колебания численности автор считает результатом двух принципиально различных процессов: модификации и регуляции численности. Под первой понимаются случайные изменения плотности популяции под прямым или косвенным влиянием факторов внешней среды, не связанных функционально с плотностью популяции. Регуляция – это процессы, действующие на плотность популяции по принципу обратной связи, то есть это компенсаторные реакции, выравнивающие отклонения, вызванные случайными изменениями во внешней среде.

Данный автор считает необходимым различать только две группы факторов: модифицирующих и регулирующих численность. Их четкое разграничение позволяет избежать двусмысленностей, возникающих при использовании терминов «зависимые и независимые от плотности факторы». К первой группе относятся прежде всего метеорологические условия, ко второй – только биотические факторы (не все и не всегда, иногда они, например, действие паразитов, конкурентов могут выступать как модифицирующие факторы). При выяснении причин колебания численности и для его прогноза наибольшее значение приобретают модифицирующие факторы. Если же исследователь концентрирует внимание на уменьшении частоты и интенсивности колебаний, то на первое место выступает значение регуляторных механизмов.

Э. Пианка (1981) выделяет две группы факторов. Факторы, действие которых испытывает одна и та же *доля* популяции независимо от ее плотности, он называет факторами, *не зависящими от плотности* (например, климатические). Если же доля популяции, испытывающая влияние факторов различна при разной плотности популяции, их называют *зависящими от плотности*. Такими факторами он считает рождаемость (обычно снижается при увеличении плотности) и смертность (обычно растет при увеличении плотности). Действие этих факторов, как правило, приводит к равновесной плотности. Подобным образом (но не всегда), по мнению автора, на популяцию действуют такие биотические факторы, как конкуренция, хищничество и заболевания. Автор не сомневается в существовании факторов, зависящих и не зависящих от плотности, но подчеркивает, что их относительное значение может изменяться на много порядков в различных популяциях и даже в пределах одной популяции для разных моментов ее роста. Популяции, дающие в своем развитии регулярные или случайные всплески, он называет *оппортунистическими* (в том числе, популяции насекомых). Гораздо более устойчивы *равновесные* популяции, свойственные многим позвоночным.

Теории, объясняющие изменение численности популяций

Динамика численности обусловлена соотношением уровня рождаемости и смертности, а также эмиграции и иммиграции (Ралль, 1965; Гиляров, 1990).

На примере насекомых показано, что отдельные механизмы регуляции численности действуют в пределах различных интервалов плотности популяций. При низкой плотности регуляцию осуществляют неспециализированные хищники и паразиты, более широкий интервал приходится на специализированных хищников и паразитов, при высокой плотности развиваются эпизоотии, и предельным регулирующим инструментом служит внутривидовая конкуренция (Викторов, 1967).

Выделяются 3 группы теорий (Дажо, 1975), призванных объяснить колебания численности популяций в естественных местообитаниях:

1. Основную роль играют климатические факторы. Биотическим (паразиты, враги, болезни и т.д.) принадлежит вторичная роль.
2. Численностью популяций могут управлять только факторы, зависящие от плотности (эта теория опирается на математическую модель А.Дж. Лотки и В. Вольтерры).
3. Третья точка зрения: принимается действие факторов, не зависящих от плотности (климатические, физико-химические, некоторые биотические); факторов, частично зависящих от плотности (хищничество, паразитизм, межвидовая конкуренция) и единственного целиком зависящего от плотности фактора – внутривидовой конкуренции.

Э. Пианка (1981), обсуждая причины регулярных колебаний численности популяций, представляет некоторые из имеющихся гипотез, в том числе гипотезу стресса; гипотезу колебаний хищник–жертва; гипотезу восстановления пищевых ресурсов (снижение численности грызунов из-за изменения качества их растительной пищи); гипотезу количества пищи (аналогично гипотезе «хищник–жертва»); гипотезу генетического контроля (колебания численности популяций связаны с изменениями их генетического состава). В пе-

риод депрессии животные испытывают слабую конкуренцию и подвержены главным образом r-отбору, а на пике численности, в условиях интенсивной конкуренции – K-отбору. Так как популяция всегда несколько запаздывает в следовании за изменяющимся действием отбора, устойчивое равновесие никогда не устанавливается. Автор говорит о том, что во многих случаях очень трудно отличить причину от следствия. Он считает, что перечисленные гипотетические механизмы могут действовать сообща, приводя к наблюдаемым циклическим колебаниям численности.

О.А. Жигальский (2014) считает (на примере популяций мелких млекопитающих), что внешние факторы (метеоусловия, кормовая база, пресс хищников и др.) определяют верхний предел кормовой и абиотической емкости среды, оптимальный для данного уровня плотности. Функция внутривидовых механизмов – приведение численности к уровню, адекватному этим условиям. «Популяция представляет собой следящую систему, которая постоянно преобразует свою пространственную и демографическую структуру, приводя ее в соответствие с условиями среды обитания» (с. 395).

Э.В. Ивантер (2014) также утверждает, что соотношение между видовым уровнем плодовитости и средней величиной смертности – свойственная каждому из таксонов популяционная константа, которая в конечном счете определяет и общую численность видовой популяции, и характерную для него динамику.

Обсуждая теории, рассматривающие изменение численности популяций, следует упомянуть мнение А.М. Гилярова (1990) о том, что механизмы, ограничивающие рост популяции в природе могут быть самые разные и, нередко, дополняющие друг друга. Сам по себе статистически достоверный коэффициент корреляции вовсе не доказывает причинной (или функциональной) связи между сопоставляемыми переменными.

Действие климатических факторов

Большинство исследователей придает определяющее значение по прямому или опосредованному воздействию на численность популяций климатическим факторам.

Г.А. Викторов (1967) пишет: «Для определения среднего уровня численности, очевидно, важен именно длительный, закономерно периодический эффект абиотических факторов, т. е. климат. Изменения последнего, т. е. средних многолетних показателей, могут обусловить соответствующие изменения и в средней численности вида» (с. 23). Кратковременные случайные колебания метеорологических факторов обуславливают случайные колебания численности, не меняя ее средней величины.

Р. Даждо (1975) подчеркивает, что климатические факторы, в первую очередь, температура и влажность, оказывают непосредственное и сильное влияние на пойкилотермных животных. Скорость их развития и число поколений в году зависят от температуры. У некоторых насекомых существует линейная зависимость между скоростью развития и дефицитом влажности, наибольшая плодовитость наблюдается при оптимальной влажности. В благоприятных условиях пойкилотермные животные сильно размножаются, но к концу благоприятного периода совместное действие хищников, климата и болезней быстро снижают их численность. В местах с неустойчивым климатом, особенно с отчетливо выраженным зимним периодом, климатическим факторам принадлежит определяющая роль. Они действуют совокупно. Классификация климатов учитывает сочетание разных факторов, в первую очередь температуры воздуха и количества осадков. Автор различает *макроклимат* (региональный климат), *мезоклимат* (локальные изменения макроклимата) и микроклимат (*экоклимат* Уварова) – это климат на уровне организма. Например, в норах млекопитающих сохраняется относительно постоянная температура и повышенная влажность.

Э. Пианка (1981) говорит о том, что рост популяции обычно ограничивается не одним лимитирующим фактором («закон толерантности»). Лю-

бой фактор, присутствующий в слишком больших или слишком малых количествах, может оказаться вредным. Кривые толерантности имеют колоколообразную форму, вершина колокола соответствует оптимальным условиям для данного процесса. График меняется в зависимости от условий обитания конкретных особей (акклиматизация), а также в эволюционном масштабе. Приспособленность организма часто оказывается чувствительной к совокупному действию двух или более факторов окружающей среды (например, температуры и влажности), максимум приспособленности наблюдается при промежуточных значениях этих факторов.

А.М. Гиляров (1990) также считает, что температура оказывает на всех пойкилотермных животных прямое воздействие, так как от нее зависит интенсивность обмена, скорость роста и развития особей. Раньше наступает половозрелость, раньше начинается размножение, что приводит к популяционному росту. Но в этом отношении следует отметить, что еще раньше в своей монографии А.А. Максимов (1984) привел важное замечание Д.Ф. Руднева (1962) о том, что увеличение числа генераций под влиянием повышения температуры наблюдается далеко не так часто и не у всех насекомых.

Действие биотических факторов

Биотические факторы также оказывают существенное влияние на уровень численности, так как все виды являются частью биоценозов. Эволюция биоценологических отношений приводит ко взаимным приспособлениям организмов, обеспечивающим их совместное существование и поддержание определенного уровня численности (Одум, 1975). Например, различие в оптимумах температуры у паразитов и их хозяев можно считать общим правилом, имеющим определенное биологическое значение, а высокая плодовитость не является непременной особенностью массовых видов (Викторов, 1967).

а) Хищничество и паразитизм

Д. Лэк (1957) наибольшее значение в возникновении циклических колебаний численности популяций придает взаимодействиям в системе хищник

– жертва, считая, что колебания численности хищников строго следуют за колебанием численности их жертв. Тенденция к независимым изменениям численности в разных районах устраняется миграциями.

М. Бигон с соавт. (1989), анализируя взаимодействие популяций хищника и жертвы, паразита и хозяина, пришли к выводу, что характер динамики численности популяций при этом может быть разнообразным. В некоторых случаях хищничество оказывает значительное повреждающее действие на жертву, во многих других случаях хищники не оказывают заметного влияния на динамику численности своих жертв. Изменения численности обоих видов могут зависеть друг от друга (численность хищника меняется вслед за изменением численности жертв), но есть много примеров, когда колебания плотности этих видов, скорее всего, не зависят друг от друга. Авторы придают большое значение роли паразитов, в том числе, возбудителей болезней, в популяционной динамике хозяев, считая, что ее оценка «...является одной из важнейших проблем, стоящих перед экологией» (с. 612). Вред хозяину часто наносит взаимодействие паразитизма с другими факторами.

Имеется достаточно много публикаций, подтверждающих возможность непосредственного влияния хозяина на численность паразита, одним из примеров чего является широко распространенное в природе самоочищение зверьков от блох (Жовтый, Васильев, 1962а; Hinkle et al.; 1998; Mears et al., 2002).

б) Конкуренция и пространственное распределение животных

Г.А. Викторов (1967) определяет конкуренцию как «взаимодействие организмов, возникающее при использовании одних и тех же ресурсов и приводящее к подавлению жизнедеятельности части или всех взаимодействующих особей» (с. 21). Касаясь вопроса межвидовой и внутривидовой конкуренции, он замечает, что отрицательный эффект взаимодействия организмов может проявляться и в тех случаях, когда размеры общих ресурсов достаточны для удовлетворения потребностей всех конкурирующих особей.

Р. Дажо (1975) пишет, что вследствие внутривидовой конкуренции при увеличении плотности популяции снижается плодовитость, происходит задержка полового созревания, повышается смертность. Автор приводит примеры, когда внутривидовая конкуренция уменьшает численность животных ниже того уровня, который допускает биотическая способность среды. Перенаселенность у зверьков приводит к нарушениям физиологического состояния (шок), делает животных более восприимчивыми к болезням, благоприятствует их заражению паразитами.

И.А. Шилов (1977) считает особенности внутривидовых отношений у животных основой закономерностей их пространственного распределения. В функциональном плане каждую популяцию отличает целостность. Это проявляется в индивидуальном специфичном генофонде каждой популяционной группировки и свойстве реагировать на изменения среды как единое целое. Как правило, такое единство обеспечивается за счет нескольких основных эколого-генетических внутривидовых механизмов: направленном перемещении особей, изменении стереотипов поведения и интенсивности размножения (Chitty, 1960; Winne-Edwards, 1962; Christian, 1970; Liddicker, 1976; Гиляров, 1990; Шилов, 2002).

При снижении численности популяции особи из периферийных группировок покидают территорию своих поселений и мигрируют в поселения с более плотными устойчивыми группировками. Вынос мигрантов из ядер популяции резко сокращается. Снижается частота агрессивных контактов, увеличивается интенсивность размножения.

У грызунов при наступлении перенаселения в ядрах популяции увеличивается частота агрессивных контактов, возрастает поток мигрирующих из них молодых особей, снижается уровень размножения. На периферии популяционного ареала возникают многочисленные поселения с группировками, состоящими преимущественно из молодых зверьков. Впоследствии цикл повторяется, и общая численность зверьков в популяции флуктуирует вокруг какого-то среднего значения. В той или иной степени, циклическая динамика

численности проявляется, по-видимому, у всех видов животных (Lidicker, 1976; Шилов, 1977, 2002; Максимов, 1984; Гиляров, 1990; Корзун, 2013).

Э. Пианка (1981) различает интерференционную конкуренцию – прямое влияние организменных единиц друг на друга, например, путем выделения токсинов или агрессивных столкновений, и эксплуатационную конкуренцию – косвенное влияние, например, за счет уменьшения доступности общего ресурса. Автор доказывает, что внутривидовая и межвидовая конкуренция оказывает противоположное влияние на популяции: «...внутривидовая конкуренция может часто приводить к *увеличению* разнообразия используемых популяцией ресурсов и местообитаний ... межвидовая конкуренция в общем способствует ограничению диапазона местообитаний и ресурсов, используемых популяцией...» (с. 207).

М. Бигон с соавт. (1989) говорят о том, что внутривидовая конкуренция регулирует численность популяции, при этом «чистая скорость роста популяции достигает наибольшего значения при промежуточных величинах плотности, ниже предельной плотности насыщения; в результате кривая популяционного роста приобретает сигмовидную форму» (с. 300). Рассматривая явление межвидовой конкуренции, авторы указывают, что случаи асимметричной конкуренции, где один вид влияет на другой очень слабо или не влияет вовсе, встречаются в два раза чаще, чем случаи симметричных взаимодействий. Исход конкуренции определяется не только возможностями конкурирующих видов, но и неоднородностью, непостоянством, непредсказуемостью окружающей среды, определяющей пространственное распределение организмов. Групповое распределение сильного конкурента создает в местообитании свободные участки, которые может занять слабый конкурент. Эти же авторы приводят пример удивительной стабильности численности популяций арктического суслика, в то время как полевки и лемминги подвержены драматичным циклическим колебаниям численности. Этот факт объясняется агрессивным территориальным поведением сусликов, что приводит к сильному самоограничению роста популяции. По мнению авторов,

неоднородность среды и агрегированное распределение организмов оказывает стабилизирующий эффект на популяции.

А.С. Северцов (2013) считает важным для регуляции численности наличие активной конкуренции (интерференции и эксплуатации) и пассивной (конкуренция жертв за избегание опасности от хищников, неспецифический иммунитет, дифференциальная устойчивость к действию абиотических факторов и т.п.). Все три типа свойственны и межвидовой, и внутривидовой конкуренции.

В природных очагах чумы ядра популяций грызунов-носителей возбудителя, где наиболее оптимальные условия и высокая стабильная плотность зверьков, обычно не затрагиваются эпизоотиями, что также способствует стабилизации численности популяций носителей (Ротшильд, 1978; Вержуцкий, Ткаченко, 1985; Зонов и др., 1988а).

Касаясь вопроса распространения видов-паразитов, Ю.А. Дубровский (1978) говорит: «...пространственная организация ареала патогенного животного-паразита определяется ареалом животных-хозяев, то есть, резервуаров паразита, а также переносчиков, если они есть» (с. 57). Э.В. Ивантер (2012) характеризует ареал как «изменчивое образование, постоянно испытывающее влияние разнообразных факторов, действующих с разной скоростью» (с. 73).

в) Изменение генетического состава популяции

С.С. Шварц (1969) считает, что изменения численности (особенно резкие) сопровождаются обязательным изменением генетического состава популяции. А.М. Гиляров (1990) пишет о наличии двух генотипов в популяции: один имеет преимущество при низкой плотности, другой – при высокой. К таким же выводам на основании большого изученного материала на примере двух групп насекомых пришел в своем исследовании В.М. Корзун (2007).

Многолетняя циклика динамики численности популяций

А.А. Максимов (1984) в своем критическом обзоре литературы приводит три точки зрения в вопросе о многолетней динамике численности живот-

ных. Часть экологов отрицает наличие цикличности в животных популяциях, другие признают цикличность, но возражают против роли в этом солнечной активности, третьи признают цикличность и значение в ней солнечной активности (автор отстаивает третью точку зрения). Он дает обоснование концепции циклики природной среды, в которой существуют животные сообщества и рассматривает ее как одну из главных причин ритмичности многолетних флуктуаций численности популяций. Учение о факторах динамики численности (перечисленных выше) этот автор считает основой для краткосрочных прогнозов, они определяют лишь текущую динамику, в период одной волны динамики численности.

В динамике численности популяций различаются малые циклы (чаще 3–4-летние), большие (6–11-летние) и более длинные, в том числе вековые (80–90 лет). Наиболее значимыми по влиянию на биологические циклы считаются 11- и 22-летний циклы солнечной активности.

Автор обращает внимание на то, что циклы динамики численности у многих видов животных совпадают по времени и охватывают одновременно большие территории («мышинные годы»). Он считает, что некоторые вспышки следует рассматривать как экологическое явление, присущее самой среде жизни. Предполагается, что вспышка у одного вида может вызвать нарушение в сообществе и способствовать развитию вспышек у других видов. Волна массового размножения идет в одном направлении и более или менее правильно повторяется через ряд лет.

П.А. Пантелеев (2010) при объяснении волн «массового размножения» опосредованным солнечным фактором выдвинул гипотезу увеличения в организме животных количества токоферола (витамина Е, «витамина размножения»). А.А. Максимов (1984) отмечает, что в большинстве работ не приводится различий между климатическими и метеорологическими факторами. Он цитирует С.П. Хромова и Л.И. Мамонтову (1974), которые определяют климат как «статический режим атмосферных условий (условия погоды), характерный для каждого данного места Земли в силу его географического по-

ложения. Этот режим несколько меняется от одного многолетнего промежутка времени к другому, причем такие изменения в историческое время имеют характер колебаний» (с. 205). Метеорологические (погодные) факторы имеют важное значение лишь при текущей изменчивости численности животных.

Среди других концепций цикличности А.А. Максимов (1984) приводит такие, как связь с циклом озона в низших слоях атмосферы; связь с лунным циклом (влияние на размножение и жизнеспособность – объяснение циклов в динамике численности продолжительностью 3–4 года и 9,6 лет); генетическая перестройка популяций в годы нарастания и депрессии численности вида; истощение адренально-питуитарной системы после стресса при высокой численности популяции; возникновение эпизоотий в результате постепенного накопления непереболевших особей и исчезновения прослойки иммунизированных животных. Автор подчеркивает важность непосредственных и профессиональных экологических наблюдений в природе, так как «циклы разной природы могут накладываться друг на друга, что усложняет картину связей и требует специального анализа» (с. 170). Реальный путь обнаружения природных циклов в исследуемых биогеоценозах автор видит в анализе видовых перестроек животного населения.

«Один из возможных причинно-обусловленных путей формирования... биологических ритмов может быть выражен следующей последовательностью явлений: ритмы солнечной и другой космической цикличности – циклические колебания климата – природные циклы в биогеоценозах – биологические процессы в сообществах» (А.А. Максимов и Л.Н. Ермаков, 1985, с. 225).

Динамика численности блох

Блохи, являясь временными паразитами, распределяются по трем местам обитания (по частям микробиотопа) – на зверьках, во входах нор и гнездах хозяина. По степени приуроченности к гнезду или шерсти хозяина блох условно разделяют на «блох шерсти» или «блох гнезда» (Июфф, Скалон,

1954). А.А. Кузнецовым (1997) предложена новая характеристика этих категорий. У «блох шерсти» продолжительность однократного паразитирования более 50 % трофического цикла (питание – отдых), у «блох гнезда» – менее.

И.Ф. Жовтый (1960) для учета численности блох ввел дополнительный термин – «общий запас» (сумма индексов обилия в шерсти хозяина, во входах его нор и гнездах). По данным этого автора (1966б) 90,0–99,9 % микропопуляций блох грызунов в Забайкалье находится в гнездах (большая часть имаго и все преимагинальные фазы).

Условия, в которых находятся имаго блох в шерсти хозяина или в гнезде, различны, но достаточно стабильны, особенно в гнездах. В эксперименте в шерсти суслика температура изменялась на $12,4^{\circ}$ при изменении внешней температуры от 10 до 30° . (Жовтый, 1962а). По всей вероятности, на часть популяции блох, находящуюся в гнездах, могут оказать влияние только значительные климатические изменения. Имаго, мигрирующие ко входам нор, подвергаются непосредственному воздействию метеорологических факторов (Галацевич и др., 2003), изменения климата заметно влияют на интенсивность миграции блох.

В.М. Корзун в своей обзорной статье (2013) проанализировал имеющиеся в литературе сведения по изучению динамики численности блох. Автор показывает, что пространственное распределение отдельных видов блох весьма неравномерно и не всегда совпадает с ареалом хозяина. Значительные различия в среднем многолетнем уровне численности отмечены в разных, даже близко расположенных, ландшафтно-географических районах, в разных высотных поясах гор, в разных внутривидовых группировках хозяев.

Обсуждая изменения численности блох во времени, автор выделяет долговременные постепенные изменения (тренды), внутригодовые (сезонные) колебания и многолетнюю циклическую динамику. Он отмечает, что сезонная динамика обилия блох является их видовой экологической характеристикой. Тем не менее, у некоторых видов наблюдаются межпопуляционные различия в сезонном ходе численности. Возможно перераспределение внут-

ригодовых максимумов по месяцам, причиной чего автор предполагает влияние климатических факторов.

Межвидовая и внутривидовая конкуренция у блох существует как на имагинальной, так и на личиночной стадиях развития (Чумакова, 1999). И.Ф. Жовтый (1969) приводит пример чередования во времени подъемов индексов доминирования трех специфических видов блох, паразитирующих на даурском суслике (адаптация совокупности видов к паразитированию на хозяине).

Имеются примеры долговременных направленных изменений численности блох на основных носителях возбудителя чумы в Туве (Галацевич, 1994; Вержуцкий и др., 2001; Галацевич и др., 2010; Холин, 2013; Галацевич, Чульдун, 2015аб) и на Алтае (Ярыгина и др., 2014; Корзун и др., 2016). В.М. Корзун (2013) показывает, что в течение нескольких десятилетий на этих территориях и в некоторых других регионах наблюдается многократное увеличение обилия и расширение области распространения у одних видов и снижение численности, вплоть до исчезновения, у других. Он отмечает, что в разных популяциях хозяев эти процессы могут существенно отличаться. Причиной долговременных изменений многие авторы предполагают изменение природно-климатических условий. В.М. Корзун (2013) рассматривает два сценария дальнейшего развития событий: 1 – после долговременного подъема численность популяции выйдет на плато и будет колебаться в каких-то пределах; 2 – если подъем является фазой роста долговременного цикла с периодом в несколько десятилетий, то после достижения пика неизбежно начнется снижение. Если постепенное снижение численности является фазой падения долгосрочного цикла, то в дальнейшем начнется ее рост, хотя не исключено полное исчезновение вида на какой-то территории.

В популяциях блох наблюдаются также циклические колебания численности. Для блох, как отмечается в цитируемой работе, характерна небольшая амплитуда колебаний, трансформация их обилия редко достигает порядковых значений. Об относительной стабильности численности блох, в

отличие от многих других видов насекомых, говорит и И.В. Чумакова (1999). Проанализировав данные исследований по разным видам блох в нескольких регионах, В.М. Корзун (2013) пришел к выводу, что для многих видов блох характерны многолетние периодические закономерные колебания обилия, чаще всего 3–4-летние. В некоторых случаях установлен комбинированный процесс.

Исследуя многолетнюю динамику паразитов монгольской пищухи *Amphalius runatus* и *Stenophyllus hirticrus* в Юго-Восточном Алтае, В.М. Корзун (2007) выявил высокочастотные колебания с периодом около 3 лет и низкочастотные с периодом 6–8 лет. Причем фазы пика и депрессии высокочастотных пиков в разных популяциях обоих видов часто не совпадали. Е.А. Вершининым (1993) для блохи даурского суслика *C. tesquorum* в Забайкальском природном очаге чумы установлено наличие 3–4-летних циклов. В Тувинском природном очаге в динамике численности блохи *C. tesquorum*, паразитирующей на длиннохвостом суслике, выявлены периоды 2,5 и 5,3 года (Чульдум, Галацевич, 2015).

Температура среды влияет на активность питания блох, которая зависит от двух факторов, изменяющихся под влиянием температуры в противоположных направлениях: частоты питания и длительности сохранения пищи непереваренной (Дарская, 1965). К.В. Крашкевич и В.В. Тарасов (1969) считают температуру среды важнейшим фактором, влияющим на развитие блох. Повышение температуры ускоряет развитие и сокращает срок жизни блох во всех фазах. И.В. Чумакова (1999) придает наибольшее значение температуре, относительной влажности воздуха и напряженности геомагнитного поля, считая их определяющими в географическом распространении видов блох, формировании их годовых циклов, а также в динамике плотности популяции, так как они оказывают воздействие на продолжительность жизни имаго и метаморфоз преимагинальных фаз.

Г.С. Летов (1972) по результатам наблюдений в первые годы после открытия Тувинского очага чумы пришел к выводу, что малое количество

осадков в зимне-весенний период приводит к снижению активности размножения *C. tesquorum*. Для Каргинской популяции суслика в Туве выявлена корреляция изменений температуры воздуха и количества осадков с динамикой численности блох длиннохвостого суслика, в первую очередь, *C. tesquorum* (Хомушку и др., 2016аб).

По данным ряда авторов (Lang, 1996; Parmenter et al., 1999; Enscoe et al., 2002), количество осадков и температура воздуха в природных очагах чумы на территории США оказывают значительное влияние на численность переносчиков и, как следствие, на интенсивность эпизоотий и число случаев заражения людей чумой.

А.Я. Никитин и Е.А. Вершинин (2002а) проанализировали степень влияния девяти экологических факторов на численность блох даурского суслика в Забайкальском природном очаге чумы (в основном на численность *C. tesquorum sungaris* в гнездах суслика). Они выделили факторы, статистически значимо влияющие на численность имаго блох. Обилие имаго в разные месяцы определялось действием от одного до трех факторов. Сюда входят численность сусликов и блох, а также климатические показатели в отдельные периоды текущего и предшествующего года. Выяснено, например, что общий запас имаго блох в сентябре отрицательно влияет на численность блох в мае (гибель в период зимовки). Для численности блох в сентябре выявлено положительное влияние суммы осадков и температур за апрель–сентябрь оцениваемого года. Относительная роль отдельных факторов не остается одинаковой во времени и пространстве под влиянием циклических и необратимых процессов, происходящих в природе. Авторы подчеркивают, что анализ факторов становится надежнее, если сбор материала производится в «привязке» к важнейшим биологическим процессам в популяциях блох и их хозяев. На основе результатов этих исследований ими предложен краткосрочный прогноз изменения общего запаса блох даурского суслика в Забайкальском очаге чумы (Никитин и Вершинин, 2002б).

В.М. Корзун (2013) приводит мнение ряда авторов, отмечающих сочетанное действие абиотических и биотических факторов; некоторые допускают влияние механизмов авторегуляции у блох, базирующихся на внутрипопуляционных взаимодействиях. Так, А.Я. Никитин (2006) пришел к выводу, что для популяций членистоногих, даже в стационарных условиях внешней среды, характерен осциллирующий тип динамики численности. Изменение генотипической структуры популяции и ее численности представляют собой взаимодействующие саморегулирующиеся процессы. И.В. Чумакова (1999) считает, что стабильность плотности популяций блох определяется естественной авторегуляцией на уровне микропопуляций (нора или группа нор, колония) и поддерживается независимо от численности грызунов по принципу обратных связей. Автор отмечает, что значительное влияние на численность блох могут оказывать их паразиты. При инвазии микронематодами самки блох утрачивают способность к размножению, а самцы к оплодотворению. У блох, зараженных простейшими, снижается репродуктивная способность самок, что ведет к постепенной гибели микропопуляций.

Д.Б. Вержуцкий (1990, 1999, 2005); Д.Б. Вержуцкий с соавт. (2009) придают большое значение пространственной организации хозяина и его эктопаразитов. Популяции высокоспецифичных блох территориально соответствуют популяции прокормителя, причем могут занимать только часть ее территории. На распространение этих блох влияет высотная зональность и внутрипопуляционная структурированность хозяина. Виды блох, способные паразитировать на нескольких хозяевах, могут образовывать несколько самостоятельных популяций в пределах территории одной популяции основного хозяина. Одним из главных механизмов в поддержании пространственной структуры у блох Д.Б. Вержуцкий (2005) считает форезию, тесно привязанную к определенным фенологическим периодам у хозяина (максимальный уровень форезии у *C. tesquorum* приходится на период массового расселения молодых зверьков).

Популяции блох в очагах чумы неоднократно подвергались таким антропогенным воздействиям, как дератизационные и дезинсекционные обработки. Снижение численности прокормителей в результате дератизационных обработок с небольшим лагом влияет на численность блох, особенно специфических паразитов, но влияние это недолговременно. С.А. Шилова, имеющая большой опыт в разработках дератизационных мероприятий, в одной из своих последних публикаций (Шилова, 2015) признала такие мероприятия нецелесообразными и недопустимыми. Гораздо более сильное и продолжительное снижение численности блох достигается в результате дезинсекционных обработок нор млекопитающих-носителей чумы, особенно проводимых на больших участках местности (Крюков, 1971, 1988; Вержуцкий и др., 2014).

1.2. Носители и переносчики возбудителя в природных очагах чумы

Э.И. Коренберг (1979) отдельным природным очагом инфекции считает «...участок земной поверхности, занятый популяцией возбудителя» (с. 134). Паразитоценозом природного очага чумы И.Ф. Жовтый (1980, 1983) называет паразитарную систему, центральным звеном которой является позвоночное животное (носитель), и в состав которого входят его паразиты – кровососущие членистоногие (переносчики) и микроб (возбудитель). Число паразитоценозов в разных очагах может быть разным (моно- и полигостальные очаги).

О роли блох в природных очагах чумы

В циркуляции чумного микроба в природных очагах роль блох как переносчиков инфекции первостепенна, что было подтверждено огромным опытом эпизоотологических наблюдений и результатами масштабных экспериментальных работ. Один из признаков возбудителя чумы – способность к закономерной передаче через укусы блох. Эта способность обеспечивается особенностями течения инфекционного процесса у млекопитающих (бакте-

риемия) и закупоркой переднего отдела пищевода блох размножающимися микробами (блокирование) (Бибикова, Классовский, 1974; Ващенко, 1988).

Неоспоримые доказательства передачи чумного микроба блохами были получены в конце XIX века (Mollaret, 1999). В последние два десятилетия появилось значительное количество публикаций, не только подвергающих сомнению древнее происхождение *Yersinia pestis*, но и пытающихся доказать исторически совсем недавнее начало трансмиссивной передачи возбудителя блохами. Если Ю.М. Ралль (1958, 1965) предполагал, что возраст чумы исчисляется десятками миллионов лет, то в последнее время представлены различные теории эволюционной молодости вида *Yersinia pestis* (тысячи – десятки тысяч лет) (Achtman et al., 1999; Сунцов, Сунцова, 2006). На основе результатов молекулярно-генетических исследований был сделан вывод, что трансмиссивная передача стала возможной после генетической перестройки бактерии, появления у нее генов, названных «факторами передачи», в том числе, гена *ymt* (Hinnebusch et al., 1998; Hinnebusch, 2005; Sun et al., 2014). С. Расмуссен с соавт. считает, что *Yersinia pestis* не приспособилась к передаче блохами до первого тысячелетия до нашей эры, пока не появился ген *ymt* (Rasmussen et al., 2015). Однако Т.Л. Джонсон с соавт. установили, что упомянутый ген не требуется для трансмиссии возбудителя на ранней стадии неблокированными блохами (Johnson et al., 2014). Так называемая ранне-фазная передача (early-phase transmission, EPT) неблокированными блохами в последние годы привлекает особое внимание исследователей (Eisen et al., 2006, 2007; Базанова, 2009).

Широкое распространение чумных очагов в мире стало возможным благодаря адаптации бактерии к самым разным видам блох, паразитов разнообразных, зачастую эндемичных для данных территорий, животных (Beausougn, 1999). К настоящему времени выявлено не менее 340 видов млекопитающих и птиц мировой фауны, обнаруженных инфицированными возбудителем чумы в природе, в том числе 273 вида грызунов (Слудский, 2014), а также 209 видов и 31 подвид блох, из них 65 видов 18 родов из сем.

Ceratophyllidae (Гончаров, 2010). В Тувинском очаге чумы естественная заражённость зарегистрирована у восьми видов млекопитающих и 18 видов блох (Вержущий и др., 2017; Паспорт ..., 2017). Возможность образования эффективных ксенопар между *Yersinia pestis* и блохами с неэнзоотичной территории доказана в эксперименте А.Я. Никитиным и Л.П. Базановой (2003).

Л.А. Кот (2011) среди важных признаков блох – переносчиков чумы называет уровень численности на основном носителе и сезонность существования имаго.

В литературе приводится описание участия в передаче чумы в поселках Уганды многочисленных там кошачьих блох *Ctenocephalides felis*. Эти блохи считались неэффективными переносчиками, не блокировались, но крайне высокая численность и контакт с крысами, зараженными чумой, обусловили их участие в передаче инфекции из природы к людям (Eisen et al., 2008).

Роль блох не ограничивается только трансмиссией чумного микроба. В подавляющем большинстве случаев, в природных очагах чумы основной переносчик является и основным хранителем инфекции. В некоторых очагах эту роль берут на себя один или несколько видов второстепенных переносчиков (Крашкевич, Тарасов, 1969; Воронова, 1984; Крюков, 1984; Ващенко, 1988, 1999; Базанова и др., 1990, 2000, 2010; Базанова, Хабаров, 1993; Иннокентьева, 1997; Базанова, Вержущий, 2001, 2009; Вержущий и др., 2003; Воронова, Базанова, 2004; Базанова, 2009; Wimsatt, Biggins., 2009; Базанова, Иннокентьева, 2012).

Способность блох к трансмиссивной передаче не является постоянной величиной даже для одного и того же вида. Большое влияние на частоту и скорость блокообразования оказывает температура, этот процесс проходит наиболее интенсивно при оптимальной для каждого вида блох температуре. На эффективность трансмиссии влияют также пол и возраст насекомых, частота питания. Для развития эпизоотии имеют значение и сезонные колебания чувствительности носителя (Бибилова, Сахарова, 1955; Бибилова, Клас-

совский, 1974; Ващенко, 1999; Базанова и др., 2003, 2004; Чумакова, Козлов, 2008).

Таксоценозы блох. Блохи длиннохвостого суслика

Сообщество паразитов любого вида животных и растений является сложной, многокомпонентной системой и формируется за эволюционно длительный период, на протяжении всего времени существования этого вида.

Таксоценоз представляет собой совокупность видов какой-либо одной таксономической группы в составе биоценоза (Жовтый, 1969). Количественную основу таксоценоза блох носителей возбудителя чумы в разных очагах составляют специфичные виды (1–5), занимающие 91,8–99,7 % от всех блох по объектам сбора. В их состав, как правило, входят блохи разных родов. Если имеются 2 вида одного рода, то один из них или оба, как правило, малочисленны. В разных географических регионах на том же виде грызуна могут быть отличающиеся таксоценозы блох (Жовтый, 1969, 1980). С другой стороны, у близких видов грызунов, в том числе тех, чьи ареалы практически не перекрываются, нередко складываются аналогичные таксоценозы блох. В Юго-Восточном Забайкалье из 42 видов блох на длиннохвостом суслике И.Ф. Жовтый (1969) выделяет 4 специфичных: *C. tesquorum sungaris* (Jordan, 1929) – 89,4 %, *Frontopsylla luculenta* Jordan et Rothschild, 1923 – 5,5 %, *Neopsylla bidentatiformis* (Wagner, 1893) – 3,4 %, *Oropsylla asiatica* Wagner, 1929 (= *O. alaskensis* (Baker, 1904)) – 0,8 %. Остальные составляют лишь 0,9 %. Тот же набор видов, с добавлением специфичного *Neopsylla abagaitui* Ioff, 1946, лежит в основе таксоценоза блох даурского суслика в Забайкальском очаге чумы (Вершинин, 1993). По данным Н.Ф. Лабунец и др. (1974), на горном суслике в Приэльбрусье паразитирует 7 видов блох, в основном те же, что и на малом суслике. Это *C. tesquorum circausicus* Ioff, 1936, *Ctenophthalmus golovi* Ioff et Tiflov, 1930, *Frontopsylla semura* Wagner et Ioff, 1926, *Oropsylla idahoensis ilovaiskii* Wagner et Ioff, 1926, *Neopsylla setosa* Wagner, 1898, *Ctenophthalmus orientalis* Wagner, 1898, *Rhadinopsylla li*. Л.И. Белявцева с со-

авт. (2016a) отмечает паразитирование на малом суслике *C. tesquorum circasicus*, на горном суслике – *C. tesquorum elbrusensis* Goncharov, 2011).

И.В. Чумакова (1999) считает, что общим экологическим признаком, объединяющим блох в отдельные таксоценозы, является видовая специфичность в отношении своего хозяина. В соответствии со степенью выраженной специфичности, определяемой пищевыми, топическими и форетическими факторами, в популяциях грызунов конкретных видов сложились свои таксоценозы блох, в составе которых объединяются представители разных видов, родов и даже семейств блох. Автор полагает, что у зимоспящих грызунов таксоценозы блох представлены только весенне-летним экологическим типом, с чем нельзя полностью согласиться. Так, показано, что вид *O. alaskensis* паразитирует и размножается не только в теплый период года, но и зимой на спящем суслике (Васильев, Жовтый, 1971).

По мнению Д.Б. Вержуцкого (2012), видовой состав, численность и биологические особенности паразитов в разных популяциях каждого конкретного вида хозяина должны быть строго индивидуальны. Сообщества паразитов можно рассматривать как индикатор индивидуальности популяций прокормителя. Автор проанализировал видовой состав и количественное соотношение блох из 14 популяций длиннохвостого суслика в Туве, из них 8 – в Юго-Западной Туве. Каждая из этих популяций по особенностям населения блох достаточно рельефно отличалась от других. Использование критерия Чекановского-Соренсена показало высокую достоверность межпопуляционных различий. Группы популяций и региональные комплексы популяций также хорошо разделяются по характеру населения блох. Так, в Западной Туве, отделенной от долины р. Каргы хребтом Цаган-Шибету, в число массовых видов блох суслика входит *Stenophthalmus arvalis* Wagner et Ioff, 1926, отсутствующий в популяциях суслика в Южной Туве (Вержуцкий и др., 2010).

Г.И. Васильев (1971) проанализировал данные по видовому составу блох длиннохвостого суслика по всему его ареалу. Он разделил блох на 3 группы: специфичных, обычных и случайных. Из 78 видов и подвидов блох

автор считает специфичными только *C. tesquorum* и *O. asiatica*. Ко 2 группе (блохи, паразитирующие, кроме суслика, и на других млекопитающих и размножающиеся в их жилищах) он относит, в том числе, и *F. elatoides*. И.Ф. Жовтый (1966) заметил, что «специфичность блохи к определенному виду хозяев неодинаково выражена в разных географических зонах их ареала» (с. 20). В Туве этот вид является специфичным паразитом длиннохвостого суслика, лишь единично встречаясь на других зверьках (Вержущкий, 2005).

Изучение фауны блох Тувы началось в 40-х гг. прошлого века (Емельянова и др., 1962, 1963). К началу 1970-х гг. на длиннохвостом суслике, в его норах и гнездах в Юго-Западной Туве было отмечено 33 вида и подвида блох, включающих элементы фауны Монголии, Алтая и Южной Сибири (Летов, Летова, 1973). За полвека, прошедшие с момента открытия Тувинского очага чумы в 1964 г., список видов блох суслика в рассматриваемом регионе существенно расширился. В настоящее время на территории очага отмечено 78 видов и подвидов блох (Паспорт ..., 2017).

Длиннохвостый суслик – основной носитель чумы в Тувинском природном очаге

Значение длиннохвостого суслика как носителя чумы в природных очагах Сибири и Монголии показано в работах многих исследователей (Быков, Коротаяева, 1949; Некипелов, 1962; Олькова, 1962; Летов, 1966, 1969; Летов, Летова, 1973; Летов и др., 1970, 1972 и др.). Этот вид полностью соответствует определению основного носителя в очагах чумы, которое дал Ю.М. Ралль (1958): «Основные носители обладают высокой и относительно стабильной численностью, они широко распространены на больших пространствах земного шара, их поселения относительно непрерывны, а норы глубоки и являются прекрасными гигротермостатами для колоссального количества блох – переносчиков чумы.» (с. 43).

Каргинская популяция длиннохвостого суслика занимает площадь около 600 км² (Паспорт..., 2000). Плотность его населения весьма неравномерна. В наиболее благоприятных станциях обитания весенняя численность этого

грызуна может достигать 25–30 особей на 1 га. По остальной территории, где почвы имеют преимущественно щебнистый характер, численность суслика не превышает 1 зверька на га (Обухов, 1969). Средний показатель плотности суслика в Каргинской популяции – 7–8 зверьков на га (Ткаченко, 2010). Сохранению стабильной численности в многолетнем плане способствуют высокая интенсивность размножения (96,6 % самок участвуют в размножении, среднее число эмбрионов на 1 самку в горно-степном поясе – 5,7) и сложная возрастная структура популяции (Обухов, 1988).

В оптимальных местообитаниях летние и зимовочные станции длиннохвостого суслика практически совпадают, весенних и осенних перемещений не наблюдается. В пессимальных местообитаниях зверьки в мае в основной массе перемещаются в летние станции, в конце августа – в зимние (Крюков, 1988; Обухов, 1988). Зверьки могут мигрировать на расстояние до 0,9–6 км (Обухов, 1984), максимум – на 12 км, преодолевают хребты и горные реки шириной до 15 м (Зонов и др., 1988б).

Пространственно-этологическую структуру поселений длиннохвостого суслика В.С. Громов (2008) относит к первому типу (виды с системой обособленных индивидуальных участков обитания). К данному типу, по классификации данного автора, относятся так называемые одиночные виды, характеризующиеся слабо выраженной тенденцией к образованию элементарных внутривидовых группировок. Отнесение длиннохвостого суслика к данному типу вряд ли можно считать правомерным, так как у этого зверька парцеллярные группировки хорошо выражены и повсеместно распространены (Попов, 1990; Холин, 2013).

С 80-х гг. прошлого века в Туве проводится изучение популяционной и внутривидовой структуры длиннохвостого суслика и его блох (Ткаченко и др., 1983, 1985; Вержуцкий, 1985; Вержуцкий, Ткаченко, 1985; Ткаченко, 1985, 2010; Зонов и др., 1988аб; Вержуцкий, 1990, 1999, 2005, 2006; Вержуцкий и др., 1990, 2012, 2017; Попов, 1990; Вержуцкий, Попов, 1998; Холин, 2013). Были выявлены основные внутривидовые группировки:

«ядро» и «периферия». «Ядра» популяции занимают сотни и тысячи га в наиболее оптимальных биотопах, в поясе субальпийских низкотравных лугов на высоте 2300–2550 м н. у. м. Численность суслика здесь высокая и стабильная (10–25 зверьков на га), преобладают старшие возрастные группы. Миграция молодых идет в основном в сторону периферии. Численность основного переносчика *C. tesquorum* и миграционная активность блох низкая. «Периферия» – тысячи и десятки тысяч га в горных и сухих степях, там наблюдаются значительные колебания численности и преобладание молодых зверьков. В периферийных поселениях выделяются «ядра периферии» площадью 2–20 га, занятые агрегациями самок суслика. Здесь наиболее оптимальные условия для *C. tesquorum*, численность этого вида достигает максимума. Миграционная активность блох в периферийных поселениях суслика может быть очень высока. Оптимальные зоны чумного микроба находятся в оптимальной зоне основных переносчиков, а не носителей. Участки стойкой очаговости чумы расположены чаще близко (до 5 км от «ядра» популяции суслика), на главных миграционных путях. До недавнего времени «ядра» популяций длиннохвостого суслика не затрагивались чумными эпизоотиями (Паспорт ..., 2000).

Определяющую роль в экологии блох играет хозяин – прокормитель, его жилище и образ жизни. Для блох суслика важнейшее значение имеют условия, создающиеся в его норах и гнездах. В гнездах практически в течение всего года сосредоточена основная часть популяции блох (Жовтый, 1966а). Норы длиннохвостого суслика в горно-степных ландшафтах имеют сложное строение и используются много лет. За сезон наземной активности суслика возникает лишь 0,5–1,0 % новых нор от их первоначального количества (Обухов, 1988). Среди нор длиннохвостого суслика имеются защитные и гнездовые, последние делятся на летние и зимние, те, в свою очередь, – на индивидуальные и выводковые. Каждый из типов нор отличается своим строением, видовым составом блох и их количеством. Наиболее простые – защитные норы, без гнезда, в них может быть небольшое число имаго блох, в

основном у устья норы. Летние индивидуальные норы устроены просто, гнезда расположены на небольшой глубине. Численность имаго блох и личинок невысокое. Выводковые норы имеют сложную систему ходов, несколько входов и большую гнездовую камеру. В этих гнездах численность и разнообразие блох наиболее велико. Зимние норы отличаются значительной глубиной залегания гнездовой камеры (140–230 см), наличием вертикального хода, не достигающего до поверхности земли на 3–10 см, который суслик открывает весной, выходя из норы. В таких гнездах встречается 1–2 вида блох при доминировании *O. alaskensis*.

Зимние норы устраиваются на возвышенных, сухих участках, где травяной покров быстро увядает. Весной зверьки перекочевывают в летние станции, когда входы в летние норы освобождаются ото льда. В более благоприятных местообитаниях, где трава летом не выгорает, разграничения летних и зимних поселений нет, и суслики нередко живут летом в зимних норах (Васильев, 1971). Аналогичное использование пространства наблюдается у горного суслика на Кавказе. На участках с норами простого строения численность блох в летних гнездах значительно выше, чем в зимовочных постоянных норах. На участках со сложными норами благодаря регулярному питанию создается большой запас блох в постоянных норах (зимних, летних, выводковых), в то время как в отдельных летних норах численность блох гораздо ниже. В течение зимы в гнездах горного суслика при отсутствии хозяина значительная часть блох на стадии имаго погибает. В гнездах с хозяином блохи гибнут меньше (Белявцева и др., 2016г).

Для длиннохвостого суслика установлено, что большая часть популяций его блох зимует в летних гнездах без хозяина, в фазе имаго и куколки, в состоянии оцепенения (Васильев, 1971).

Детальная классификация гнезд длиннохвостого суслика в Юго-Западной Туве разработана Д.Б. Вержуцким (2009). В зависимости от характера их использования зверьками в разные фенологические периоды, гнезда значительно различаются по глубине залегания гнездовой камеры, размерам,

влажности, составу субстрата; по численности, видовому составу и физиологическому состоянию блох и других обитателей гнезда. Кроме жилых и нежилых гнезд – зимовочных и летних (выводковых и индивидуальных), автор выделяет запасные (делаются самками недалеко от основного выводкового гнезда); учебные (их строят молодые суслики в период расселения); посещаемые (временно используются при перекочевках). Максимальное разнообразие отмечено в летний фенопериод (июль – середина августа) – 9 типов гнезд.

В Тувинском очаге чумы развитие эпизоотий тесно связано с фенологией основного носителя – длиннохвостого суслика и основного переносчика – *C. tesquorum altaicus* (Летов, 1966, 1969; Летов и др., 1970, 1972). Резкое повышение активности эпизоотии приурочено к периоду расселения молодняка суслика и массовому выплуду молодых блох. Тесную взаимосвязь фенологических сроков развития чумных эпизоотий с расселением молодых сусликов отмечал Н.И. Калабухов (1962). По данным Л.П. Базановой (2009), именно в этот период резко увеличивается частота блокообразования у блох *C. tesquorum*, возрастает эффективность передачи инфекции носителям.

В Кавказских очагах чумы выявлена аналогичная тесная связь развития эпизоотического процесса с фенологическими явлениями в жизни основного носителя – горного суслика и местного подвида *C. tesquorum* (Белявцева и др., 2013, 2016в). По мнению Л.И. Белявцевой с соавт. (2016б), *C. tesquorum elbrusensis*, паразит горного суслика, способен самостоятельно, без участия других переносчиков, поддерживать постоянную циркуляцию возбудителя чумы в очаге.

Таким образом, популяции блох, как и других животных, подвергаются в своем развитии воздействию многих факторов абиотической и биотической природы. Среди них наиболее важными (не считая специальных дезинсекционных обработок) являются климатические факторы и уровень численности хозяев. Для блох характерна относительная стабильность плотности популяций, определяемая естественной авторегуляцией и особенностями простран-

ственного распределения. Немаловажную роль в регуляции численности играют конкурентные отношения на имагинальной и личиночной стадиях развития и изменение генетического состава популяции, а также интенсивный перенос блох из одних поселений в другие во время расселения молодых сусликов (путем форезии на мигрирующих зверьках).

В динамике численности блох можно различить внутригодовые (сезонные) циклы, многолетние периодические колебания с малыми и большими периодами и долговременную центральную тенденцию, свойственную определенным промежуткам времени. У большинства изученных видов блох выявлен комбинированный характер периодических колебаний, включающих высоко- и низкочастотные. Динамика численности даже одного и того же вида блох характеризуется своеобразием в разных популяциях хозяина.

Роль длиннохвостого суслика как основного носителя в Тувинском природном очаге чумы обусловлена рядом факторов. Наряду с высокой чувствительностью к инфекции молодых зверьков, это – широкое распространение, относительно высокая и стабильная численность, способность к миграциям, глубокие, сложные, длительно используемые норы с гнездами разного типа, в которых развиваются в больших количествах блохи – переносчики возбудителя.

В основу таксоценоза блох сусликов, как и других носителей чумы входит несколько специфичных видов, принадлежащих обычно к разным родам и даже семействам. Каждая популяция носителя по особенностям населения блох отличается от других. В Тувинском очаге чумы развитие эпизоотий тесно связано с фенологией основного носителя – длиннохвостого суслика и основного переносчика – *C. tesquorum altaicus*. Резкое повышение активности эпизоотии приурочено к периоду расселения молодняка суслика и массовому выводу молодых блох.

ГЛАВА 2. РАЙОН РАБОТЫ, МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Характеристика района исследования

Работа проведена на юго-западе Республики Тыва, в долине р. Каргы (рис. 1).

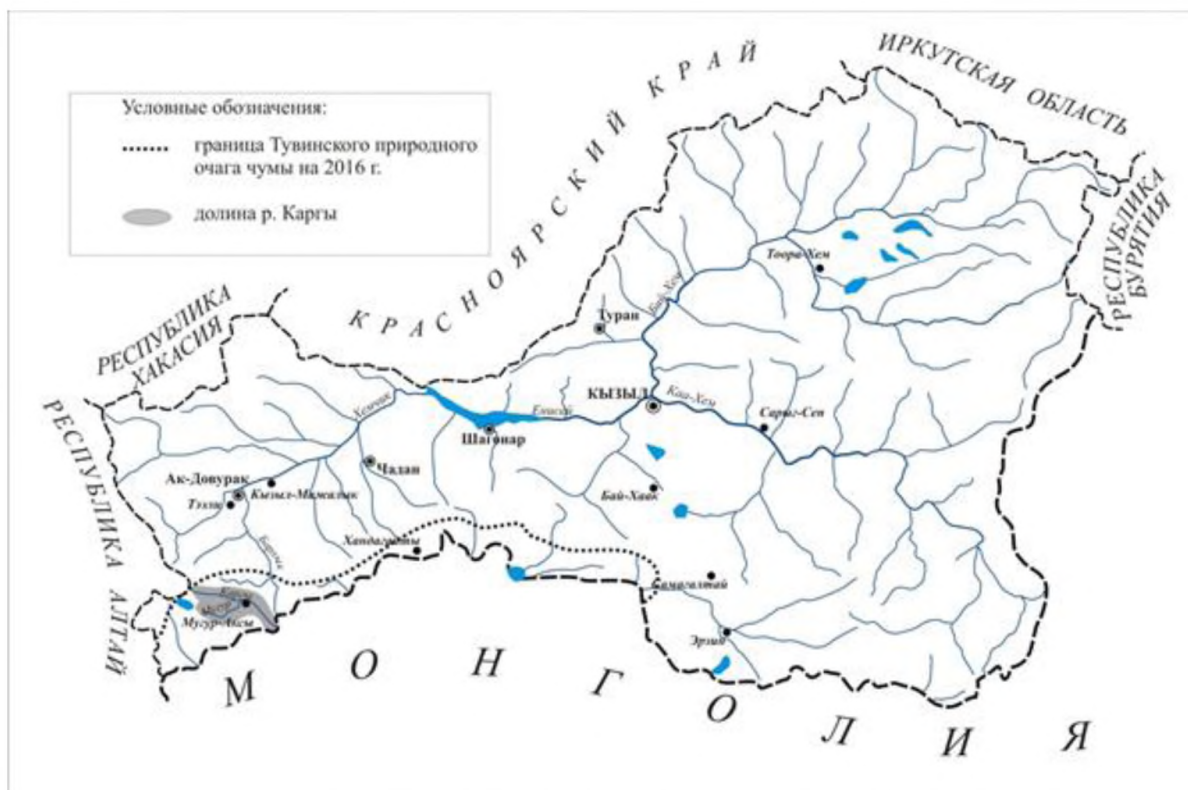


Рис. 1. Республика Тыва и район проведенных работ – долина р. Каргы.

Монгун-Тайгинский высокогорный тундрово-лугово-степной район занимает крайнюю юго-западную часть Тувы, относящуюся, по мнению В.А. Носина (1957б), преимущественно к горной системе Алтая и являющуюся орографическим узлом на стыке Западного Саяна, Алтая и Западного Танну-Ола. Основная южная часть района расположена между хребтами Алтайской системы – Цаган-Шибету и Чихачева. Здесь находится самая высокая (3976 м н. у. м.) вершина Тувы – гора Монгун-Тайга (Носин, 1957б).

В массиве Монгун-Тайга выражен высокогорный альпийский рельеф с резкими формами эрозионного расчленения и современными ледниками. Для хребта Цаган-Шибету с высотами до 3200–3350 м н. у. м. характерен средне-

горный гляциальный резко расчлененный рельеф с широким распространением эрозионно-гляциальных образований в виде острых зубчатых водораздельных гребней, крутых склонов гор, обилием каров и цирков, троговых долин и мощных моренных накоплений на их дне.

Высокие горные хребты на юго-западе Тувы резко дисгармонируют по своему простиранию, геологическому строению и морфологии с прилегающим к ним нагорьем Западного Саяна и хребта Танну-Ола. Каргинская долина представляет собой продольное понижение, отделяющее хребет Цаган-Шибету от массива Монгун-Тайга. В верхней части депрессия простирается почти в широтном направлении, нижняя часть, от поселка Мугур-Аксы, расположена с северо-запада на юго-восток. Общая длина долины от водораздела с Чулышманом до границы с Монголией составляет 65 км, максимальная ширина достигает 15 км. В понижении депрессии протекает р. Каргы, впадающая в монгольское озеро Урюк-Нур (Кушев, 1957). Наиболее крупный ее приток, р. Мугур, берет начало в отрогах горного узла Монгун-Тайга.

Широко распространенные и хорошо сохранившиеся следы оледенений в восточной части Горного Алтая и в Западной Туве принадлежат последнему – верхнеплейстоценовому оледенению. В зависимости от климатических условий и особенностей рельефа это оледенение имело разный характер – от зачаточного карового до обширного полупокровного (Ефимцев, 1961). Т.А. Бляхарчук (2008) пишет о том, что во время плейстоценовых оледенений в Каргинской депрессии располагался огромный ледоем, следствием чего является ее всхолмленный рельеф со сглаженными ледником формами и многочисленными ледниковыми озерами, соединенными речками и ручьями.

Климат в Туве резко континентальный, но пояс среднегорья (от 1000–1250 до 1900–2000 м н. у. м.) отличается меньшей континентальностью (мягкая зима, прохладное лето с большим количеством осадков по сравнению с низкогорьем). Зимой четко выражена температурная инверсия, наблюдаются резкие колебания погоды, часто сильные ветра. Большая часть осадков выпадает летом. С высоты 1500 м н. у. м. значительное развитие получает

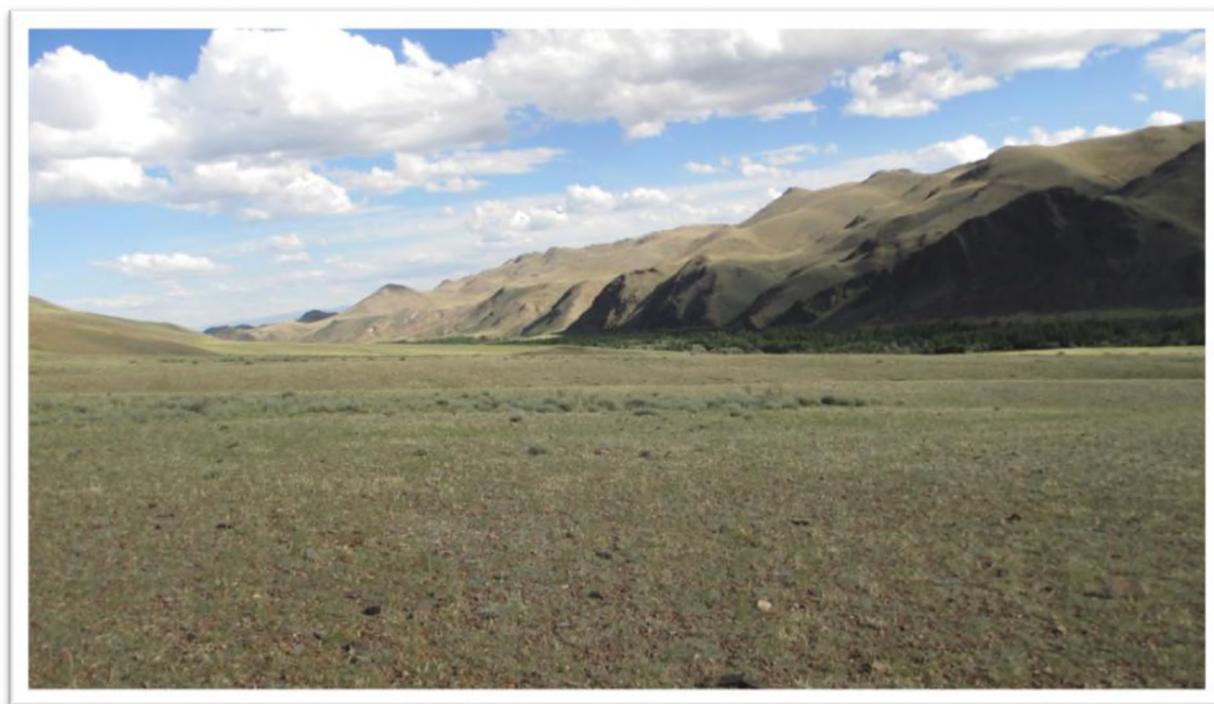


Рис. 2. Пояс сухих степей в нижнем течении р. Каргы (фото автора).

вечная мерзлота, обнаруживаемая на небольшой глубине в рыхлых грунтах. Пояс высокогорья отличается по существу полярным климатом с очень продолжительной холодной зимой и коротким холодным летом. Сильные ветра перераспределяют снеговой покров, температура систематически опускается ниже 0°C даже летом, снег может выпасть в любое время года (Ефимцев, 1957). Для долины р. Каргы характерна небольшая высота снегового покрова зимой, который местами полностью сдувается ветрами, лишь в редкие зимы регистрируются глубокие снега покрывающие всю территорию района.

По данным ГМС Мугур-Аксы (сайты <http://meteo.ru> и <http://rp5.ru>), а также сведений из отчетных документов Тувинской противочумной станции, среднегодовая температура воздуха в среднем за 50 лет (1964–2013 гг.) составила $-2,4^{\circ}\text{C}$ (от $-4,8^{\circ}$ до $-0,6^{\circ}$), средняя температура января – $-20,6^{\circ}$ ($-28,8^{\circ}$ – $-16,6^{\circ}$), средняя температура июля – $14,0^{\circ}$ ($10,5^{\circ}$ – $17,5^{\circ}$). Среднегодовое количество осадков в среднем за 1966–2013 гг. – 144,3 мм (51,5–285,8 мм),

среднее количество осадков за июнь – 21,8 мм (0,8–56,6 мм), за июль – 45,3 (6,7–162,0 мм), за август – 28,2 (3,3–82,3 мм), за июнь–август – 95,3 мм (30,1–233,1 мм).

Сочетание высоких горных хребтов и нагорий с обширными межгорными котловинами, повышенная континентальность климата создает широкую экологическую амплитуду условий для растительных сообществ. Фитоценозы принадлежат к высокогорно-тундровому, лесному, степному, луговому, болотному типам растительности. Для юго-западной части Тувы характерен Монгун-Тайгинский тип высотной поясности (наиболее криоксерофитный), аналогичный юго-восточному алтайскому (Куминова, 1985).

Выражены следующие основные высотные пояса: альпийский, субальпийский, горностепной, сухостепной. На его нижней границе фрагментарно встречаются участки, характерные для зоны опустыненных степей (Паспорт ..., 2000).

Высокогорные тундры, альпийские и субальпийские луга не образуют сплошной пояс, они развиты там, где дольше сохраняется снежный покров. Характерна смесь луговых и степных форм. На низкотравных альпийских лугах – обилие злаков и осок. Значительные площади занимают растительные сообщества таких местообитаний как каменистые россыпи, осыпи склонов, поймы рек (Куминова, 1985).

В степном поясе на склонах южной экспозиции преобладают опустыненные и каменистые степи (злаково-лапчатковые, холоднополынные, чиево-холоднополынные). По северным склонам распространены настоящие и луговые степи. В высокогорном поясе господствуют дриадовые, лишайниковые, овсяницевые и кобрезиевые тундры. Участки лиственничных и тополевых лесов встречаются по долинам рек. Лиственничники по склонам доходят до высокогорного пояса, образуя лишайниково-можжевеловые редколесья (Маскаев и др., 1985).

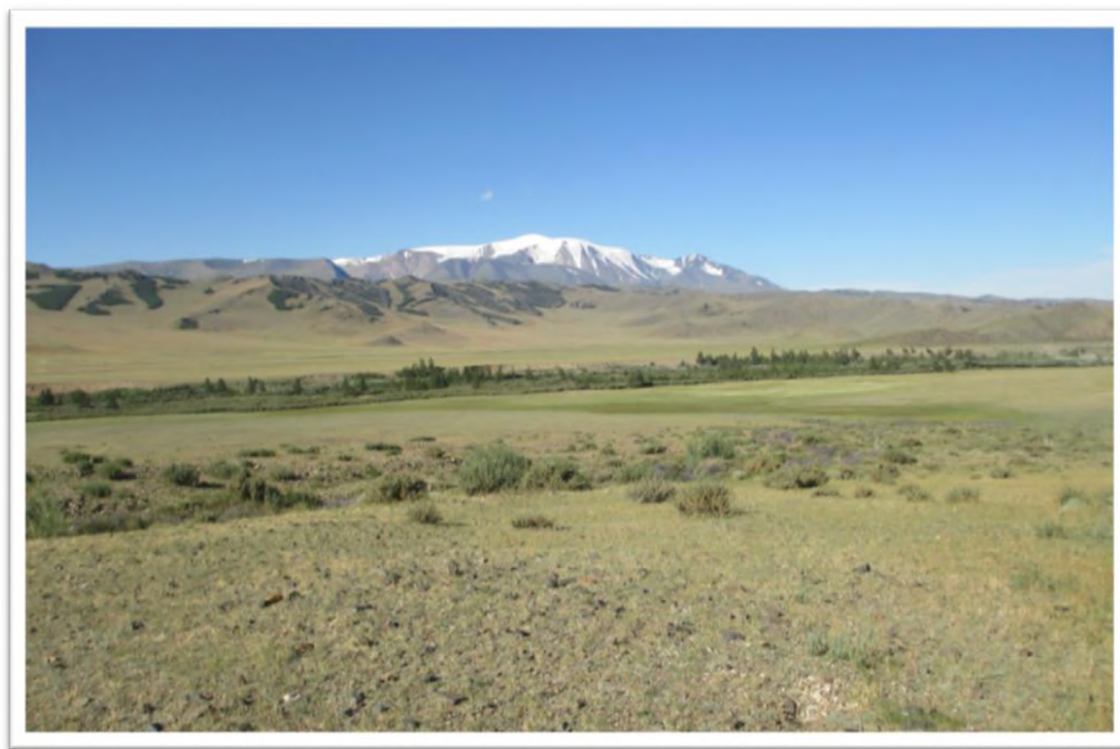


Рис. 3. Высотная поясность в средней части долины р. Каргы. На заднем плане – вершина горы Монгун-Тайга (фото автора).

Разнообразна фауна Юго-Западной Тувы. Здесь отмечены представители пяти отрядов млекопитающих: насекомоядные (4 вида), рукокрылые (1 вид), зайцеобразные (5), грызуны (24), хищники (14) и парнокопытные (7). В число фоновых видов входят длиннохвостый суслик монгольская и даурская пищухи, плоскочерепная полевка, тарбаган (Власенко, 1954; Очиров, Башанов, 1975; Паспорт..., 2000). В новой редакции «Паспорта» (2017) для увеличившейся территории Тувинского очага чумы указывается 68 видов млекопитающих.

Список птиц Тувы включает в себя более 300 видов, более половины из которых встречается на юго-западе республики (Баранов, 1991; Забелин, 2010). Земноводные в долине р. Каргы не встречены, пресмыкающиеся представлены 2 видами: живородящая ящерица и обыкновенный щитомордник (Ткаченко и др., 2010; Кропачев, 2014).



Рис. 4. Субальпийский пояс в верховье р. Каргы (фото автора).

Благодаря специфике нахождения региона, его расположению на стыке ареалов различных флористических и фаунистических комплексов, здесь, на относительно небольшой территории, представлены самые разнообразные биоценозы, от опустыненных степей до альпийских тундр.

2.2. Материалы и методы

Объект исследования – таксоценоз блох длиннохвостого суслика. Проанализированы среднесезонные (апрель–сентябрь) показатели численности блох суслика в долине р. Каргы за период с 1964 по 2017 гг. Это индексы обилия и индексы доминирования в трех частях микробиотопа блох суслика (зверьки, входы нор, гнезда), а также общий запас (сумма индексов обилия блох по отдельным частям микробиотопа). Проанализированы отчетные и первичные рабочие документы Тувинской противочумной станции за обозначенный период, в том числе архивные. Для определения общей численности блох суслика и численности шести массовых видов использованы результаты учетных работ за 1964–2013 гг. (очесано 33158 экз. зверьков, осмотрено 464120 входов нор, разобрано 692 гнезда, микроскопировано 252252 экз. блох). Для анализа всего видового состава блох суслика мы вос-

пользовались материалами из общих среднесезонных таблиц за 1968–2013 гг. Это результаты очеса 30209 зверьков, осмотра 343343 входов нор, разбора 738 гнезд суслика, (в том числе нежилых на момент раскопки, которые не используются для учета численности эктопаразитов), микроскопировано 207289 экз. блох. По критерию Манна–Уитни эти выборки не различаются. Проанализированы среднемесячные данные по численности и размножению шести массовых видов блох за 1990–2013 гг. (результаты очеса 11334 сусликов, осмотра 191662 входов нор, раскопки 188 гнезд, просмотра 137195 блох); а также результаты бактериологического исследования на чуму полевого материала из Каргинского мезоочага за 1964–2017 гг. (выделено 1243 культуры возбудителя чумы). Привлечены, кроме того, материалы, полученные при эпизоотологическом обследовании Тувинского природного очага чумы в 2014–2017 гг. (результаты очеса 2356 сусликов, осмотра 49803 входов нор, разбора 31 гнезда).

Использованы результаты изучения блох в инсектарии Тувинской ПЧС. В 1987–1992 гг. для наблюдения за их размножением заложено 75 садков, в том числе с *C. tesquorum* – 40 садков (к прокормителям подсажено 2632 блохи), с *F. elatoides* – 15 (1017), с *O. alaskensis* – 12 (390), с *N. mana* – 7 (465), с *F. hetera* – 1 (35), всего в садки заложено 4572 блохи. В качестве прокормителей служили длиннохвостые суслики, золотистые хомячки и белые мыши. Прокормители находились в садках 15–30 дней, в некоторых случаях зверька без очеса пересаживали в новый садок для наблюдения за размножением оставшихся старых блох. В качестве субстрата в садках использовали сухие несмолистые опилки с добавлением корма для личинок (сухая кровь, дрожжи). Садки содержали при температуре 18–20° и 10–14°, при относительной влажности 80–90 %. Просмотр субстрата до появления личинок проводился раз в 3–5 дней, в дальнейшем – раз в 10 дней до регистрации окончания выплода имаго.

Сбор и обработка полевого материала проводились согласно нормативно-методическим документам (Жовтый И.Ф. «Программа работы парази-

тологических стационаров противочумных учреждений Сибири и Дальнего Востока», 1958; «Общая инструкция по паразитологической работе в противочумных учреждениях СССР», 1978; «Методические рекомендации по эпизоотологическому обследованию Тувинского природного очага», 1985; «Методические рекомендации по эпизоотологическому обследованию Тувинского природного очага чумы», 2004; «Инструкция по эпидемиологическому надзору в природных очагах чумы Советского Союза», 1979; «Организация и проведение эпидемиологического надзора в природных очагах чумы на территории Российской Федерации: МУ 3.1.1098-02», 2002; «Организация и проведение эпидемиологического надзора в природных очагах чумы на территории Российской Федерации: МУ 3.1.3.2355-08», 2009; «Сбор, учет и подготовка к лабораторному исследованию кровососущих членистоногих – переносчиков возбудителей природно-очаговых инфекций: МУ 3.1.1027-01», 2002; «Сбор, учет и подготовка к лабораторному исследованию кровососущих членистоногих в природных очагах опасных инфекционных болезней: МУ 3.1.3012-12», 2012; «Безопасность работы с микроорганизмами I-II групп патогенности: Санитарные правила СП 1.2.011-94», 1994; «Профилактика чумы: Санитарно-эпидемиологические правила СП 3.1.7.2492-09», 2009 и др.). Использовались также методические приемы исследования блох, предложенные в работах ряда авторов (Дарская, 1965; Крюков, 1974 и др.). Определение блох проводилось по региональным определителям (Июфф, Скалон, 1954; Гончаров и др., 1989; Ромашева, 1990).

Метеоданные и данные по составу таксоценоза блох в целом, по численности шести массовых видов блох, по результатам бактериологического исследования за 1964–2013 гг. сгруппированы по пятилетиям.

Для статистической обработки материала использованы, в основном, непараметрические методы, в частности, метод корреляционного анализа Спирмена, критерий Манна-Уитни (Закс, 1976, Рокицкий, 1976, Погодаева и др., 2007). Обработка данных осуществлялась средствами программы Excel

из пакета MS Office 2007, а также с использованием прикладных интернет-ресурсов.

В тексте диссертационной работы использованы следующие стандартные сокращения, применяемые в противочумной системе страны:

ИО – индекс обилия, показатель, отражающий количество собранных блох на единицу сбора (зверька, вход норы или гнездо);

ИД – индекс доминирования, показывающий в процентах долю рассматриваемого вида в общем числе собранных блох;

ИВ – индекс встречаемости, дающий представление о доле объектов, на которых встречены представители этой группы эктопаразитов или одного вида, рассчитывается также в процентах;

ОЗ – общий запас, сумма индексов обилия блох по объектам сбора (зверьки, входы нор и гнезда).

ГЛАВА 3. ТАКСОЦЕНОЗ БЛОХ ДЛИННОХВОСТОГО СУСЛИКА В ДОЛИНЕ Р. КАРГЫ И ЕГО МНОГОЛЕТНИЕ ИЗМЕНЕНИЯ

3.1. Общая характеристика таксоценоза блох длиннохвостого суслика в долине р. Каргы

Отличительной чертой фауны блох Тувы является ее значительное разнообразие. Для сравнения: в фауне Центрального Предкавказья на млекопитающих и птицах отмечено 68 видов блох, на основном носителе чумы (горном суслике) – лишь 6 видов (Кот, 2011). На энзоотичной по чуме территории США в штатах Вайоминг и Калифорния видовой состав блох носителей в разных очагах насчитывает не более чем по 20 видов, встречающихся на местных грызунах и зайцеобразных (Anderson et al., 1997; Davis et al., 2002). В Туве с 1968 г. по настоящее время только в таксоценозе блох длиннохвостого суслика и только в долине р. Каргы отмечено 49 видов и подвидов блох, принадлежащих к 5 семействам (Pulicidae, Ceratophyllidae, Leptopsyllidae, Stenophthalmidae, Vermipsyllidae), 19 родам (Приложение 1, табл. 1). На зверьках за этот период зарегистрировано 46 видов и подвидов, во входах нор – 38, в гнездах – 26. В списке видов вызывает сомнение *Frontopsylla luculenta parilis* Jordan, 1929 (единичная блоха с суслика в 1976 г., определение, вероятно, ошибочно).

Основу таксоценоза – 97,9 % от ОЗ блох в 1968–2013 гг. составили шесть видов: *C. tesquorum altaicus* (Ioff, 1936) – 42,2 %, *Oropsylla alaskensis* (Baker, 1904) – 7,9 %, *Frontopsylla elatoides elatoides* Wagner, 1928 – 2,3 %, *Rhadinopsylla li transbaikalica* Ioff et Tiflov, 1947 – 32,9 %, *Neopsylla mana* Wagner, 1927 – 9,5 %, *Frontopsylla hetera* Wagner, 1933 – 3,1 % (по учетным данным за 1964–2013 гг. они составили в сумме 96,8 % от ОЗ блох). Первые три вида – специфичные паразиты суслика, остальные могут паразитировать на широком круге хозяев в степных биотопах, из них четвертый и пятый предпочитают в качестве прокормителя суслика, шестой является массовым паразитом пищух и обычным паразитом суслика.

Блохи степных грызунов и пищух (в том числе обитающих в горных и опустыненных степях) представлены 26 видами и по ОЗ составляют 98,4 % блох. В их числе специфичные паразиты суслика (*C. tesquorum*, *O. alaskensis*, *F. elatoides*) – 52,5 %, блохи хомячков (четыре вида) – 0,13 %, даурской и монгольской пищух (четыре вида) – 0,12 %, тушканчиков (четыре вида) – 0,013 %, сурков (один вид) – 0,001 %. Около половины (45,7 %) в ОЗ блох суслика занимает группа из десяти степных видов, паразитирующих на широком круге прокормителей. Среди них выделяются *R. li*, *N. mana* и *F. hetera*, составляющие в сумме 45,4 % блох.

Блохи грызунов и пищух, обитающих в скальных и каменистых биотопах, представлены восемью видами и составляют по ОЗ 1,25 % блох. Среди них наиболее многочисленна блоха горных полевок *Amphipsylla primaris* Jordan et Rothschild, 1915 – 0,94 %, а также виды с широким кругом хозяев: *Paradoxopsyllus scorodumovi* Scalon, 1935 – 0,16 % и *Paramonopsyllus scalonae* (Vovchinskaya, 1950) – 0,13 %.

На долю блох мелких млекопитающих, населяющих лесные, луголесные и переувлажненные биотопы (7 видов) приходится лишь 0,03 % от ОЗ. Чаще других встречается *Amalaraeus dissimilis* Jordan, 1938 (0,024 %).

Блохи хищников представлены 2 видами: *Chaetopsylla homoea* Rothschild, 1906 и *Ceratophyllus lunatus* Jordan et Rothschild, 1920, составляя в сумме 0,002 % от ОЗ всех блох.

Регулярно встречаются паразиты птиц (6 видов, 0,3 % от ОЗ), в первую очередь это блохи каменок, гнездящихся в норах суслика. Наиболее многочисленные среди них – *Frontopsylla frontalis baikal* Ioff, 1946 – 0,25 % и *Ceratophyllus styx avicitelli* (Ioff, 1946) – 0,05 %.

Богатый видовой состав блох свидетельствует о достаточно обширных паразитарных контактах длиннохвостого суслика с мелкими млекопитающими и птицами, обитающими в различных биотопах долины р. Каргы.

В целом за период 1968–2013 гг. на зверьках доминировали перечисленные выше шесть массовых видов: *C. tesquorum* (70,9 %), *R. li* (6,9 %), *O.*

alaskensis (6,2 %), *F. hetera* (4,7 %), *F. elatoides* (4,4 %) и *N. mana* (2,1 %). В гнездах *C. tesquorum* составил 39,0 %, немногим меньше – *R. li* (35,8 %); далее по убыванию расположились *N. mana* (10,3 %), *O. alaskensis* (8,2 %), *F. hetera* (2,9 %), *F. elatoides* (2,1 %). Во входах нор представители экологической группы «блохи гнезда» (*R. li* и *N. mana*) не попали в число шести самых многочисленных видов, заняв лишь седьмое и десятое место в списке (1,1 и 0,3 % соответственно). Доминировал, как и в других частях микробиотопа суслика, *C. tesquorum* (77,7 %), на втором месте была птичья блоха *F. frontalis baikal* (7,0 %), на третьем и четвертом – *F. elatoides* (5,9 %) и *F. hetera* (2,7 %), на пятом – *O. alaskensis* (1,7), на шестом – блоха птиц *C. styx avicitelli* (1,6 %).

Динамика ОЗ блох суслика в долине р. Каргы за весь период наблюдения (рис. 5) характеризуется спадом от от $23,0 \pm 1,07$ (среднее за 1964–1968 гг.) до минимального значения ($17,1 \pm 5,32$) в 1969–1973 гг. и последующим возрастанием до максимума ($54,1 \pm 6,61$) в 2009–2013 гг. Разница между минимальным и максимальным ОЗ по пятилетиям составила 3,2 раза.

ИО в гнездах суслика изменялся подобным же образом (ОЗ блох определяется, в основном, величиной ИО блох в гнездах). Графики изменения ИО блох на зверьках и, особенно, во входах нор отличаются намного более резким, скачкообразным, ростом во второй половине периода наблюдения. ИО во входах нор увеличился в 15,3 раза – от $0,04 \pm 0,016$ в 1969–1973 гг. до $0,61 \pm 0,108$ в 1999–2003 гг.

Резкий спад общей численности блох суслика в долине р. Каргы в конце 60-х – начале 70-х гг. прошлого века произошел в результате проведения масштабных полевых дератизационных и дезинсекционных обработок в очаге чумы, начатых в 1965 г. (Крюков, 1987).

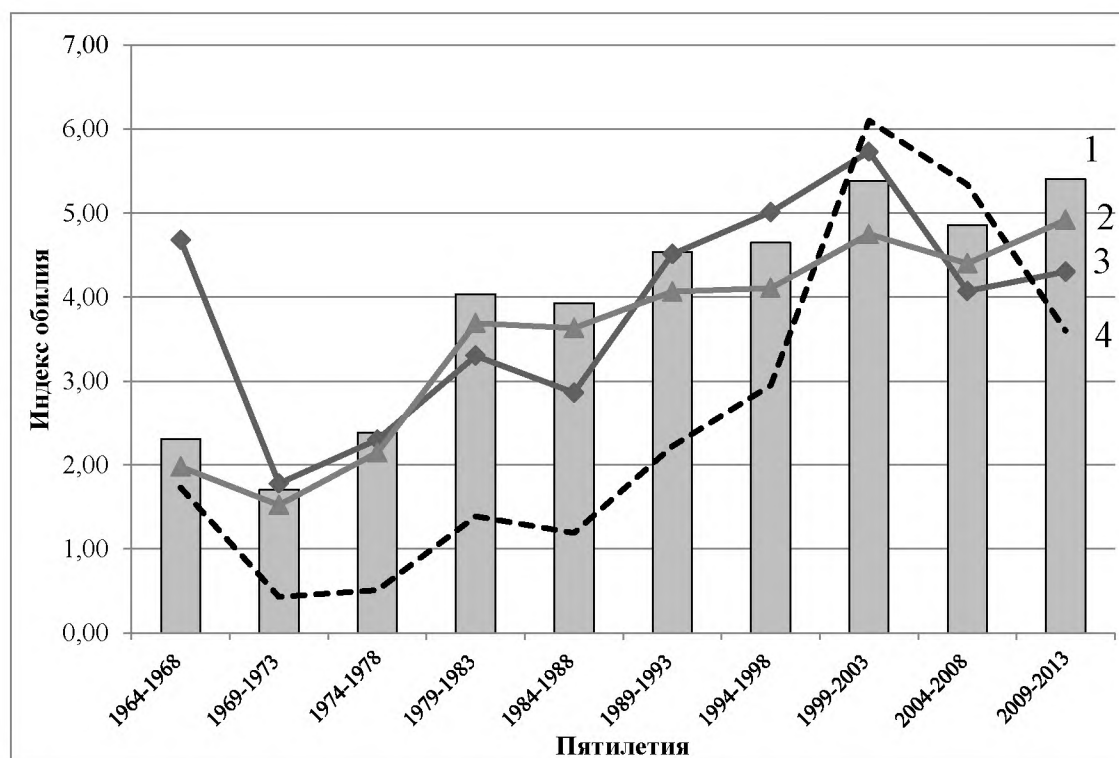


Рис. 5. Динамика общей численности всех видов блох длиннохвостого суслика в долине р. Каргы в 1964–2013 гг. по пятилетиям: 1– ОЗ ($\div 10$); 2 – ИО в гнездах суслика ($\div 10$); 3 – ИО на зверьках; 4 – ИО во входах нор ($\times 10$).

3.2. Изменения таксоценоза блох длиннохвостого суслика в долине р. Каргы

Из первого пятилетия с момента открытия очага в 1964 г. полные данные по видовому составу и количественному соотношению отдельных видов блох в микробиотопе суслика имеются за 1968 г. В этом году вследствие вышеупомянутых обработок численность блох суслика уже значительно снизилась по сравнению с 1964 г. ОЗ в 1968 г. составил 22,0. В микробиотопе суслика доминировал *C. tesquorum* (50,6 % в общем запасе), велика была доля *N. mana* и *F. elatoides* (12,2 и 12,0 %). Доля *R. li* составляла 11,7 %, *F. hetera* – 7,4 %, *F. frontalis baikal* – 2,1 %. На сусликах и во входах нор большое место занимали блохи птиц-норников, а также представители рода *Paradoxopsyllus*.

В 1969–1973 гг., когда спад численности блох суслика был наиболее выражен, на первое место в гнездах и в ОЗ вышла блоха *R. li* (51,2 и 47,2 % соответственно). На зверьках этот вид занял третье место (8,9 %), во входах –

пятое (5,4 %), опередив даже *F. frontalis baikal* (3,5 %). На зверьках и в гнездах возросла доля *O. alaskensis* (9,8 и 17,8 %). Из числа массовых видов исчез *F. elatoides* (его доля в ОЗ снизилась до 0,08 %). На зверьках и во входах нор большое место занимали блохи пищух и горных полевков. Во входах нор *P. scorodumovi* составил 21,0 %, он был на втором месте после *C. tesquorum* (39,8 %).

В следующие три пятилетия (1974–1978, 1979–1983, 1984–1988 гг.) численность блох была выше, в гнездах и в ОЗ блох суслика доминировал *R. li* (37,6–67,2 % в гнездах, 35,5–63,7 % в ОЗ). На зверьках эта блоха занимала второе–третье место (6,6–11,6 %). Численность этого гигрофильного вида достигла пика в 1984–1988 гг. *C. tesquorum* в указанный период преобладал на зверьках (61,1–73,2 %) и во входах нор (53,8–66,5 %); в гнездах он составлял лишь 13,3–32,3 %, в ОЗ – 16,3–36,3 %. Третье–четвертое место по ОЗ занимала блоха *N. mana* (7,3–15,8 %). Доля *O. alaskensis* в ОЗ составляла 6,4–11,6 %, *F. hetera* – 1,0–5,5 %. Эти виды вошли в число пяти доминирующих в ОЗ. Шестым видом в 1974–1978 и 1979–1983 гг. оказалась блоха горных полевков *A. primaris* (0,84 и 2,42 %), а в 1984–1988 гг. – паразит хомячков *Amphipsylla longispina* (0,82 %). *F. elatoides* на зверьках и во входах нор в эти три пятилетия занимал по численности второе–шестое место (1,5–5,4 %), составляя по ОЗ лишь 0,4–2,2 %. Во входах нор велика была доля птичьих блох *F. frontalis baikal* и *C. styx avicitelli*, они составляли в сумме 18,3–31,8 % (первый вид по численности превосходил второй в 3–7 раз). В 1974–1978 гг. заметное место на зверьках и во входах нор занимала блоха пищух и горных полевков *P. scalonae* (1,7 и 2,0 %).

С конца 80-х – начала 90-х гг. прошлого века начался резкий подъем общей численности блох суслика. Скачкообразно возросла численность ксерофильных видов блох (*C. tesquorum* и *F. elatoides*), при этом снизилась численность гигрофильных видов (*R. li* и *O. alaskensis*) и увеличилась миграционная активность всех массовых видов блох. На протяжении пяти пятилетий (1989–2013 гг.) в числе шести доминирующих по ОЗ видов остались только

C. tesquorum (52,2–74,4 %), *R. li* (7,1–30,2), *O. alaskensis* (2,3–10,3 %), *N. mana* (4,1–9,6 %), *F. elatoides* (1,8–8,5 %) и *F. hetera* (0,8–3,2 %). Доля *C. tesquorum* и *F. elatoides* была наиболее высока в 2004–2008 гг., тогда же зарегистрирован самый низкий ИД *R. li* (самый высокий ИД этого вида за данный промежуток времени был в 1994–1998 гг.). Доля *O. alaskensis* была выше всего в 1989–1993 гг., далее началось ее снижение. Самый высокий ИД *N. mana* отмечен в 2009–2013 гг., *F. hetera* – в 1994–1998 гг. Близкие соотношения наблюдались в гнездах.

На зверьках набор доминирующих видов был такой же, лишь в 1989–1993 гг. шестым по численности видом на зверьках оказалась *F. frontalis baikal* (2,2 %), опередив *N. mana* (1,7 %). Доля *C. tesquorum* среди блох на зверьках колебалась в пределах 70,9–76,9 %, *O. alaskensis* – 2,9–8,2 %, *F. elatoides* – 2,7–8,0 % (в 2004–2013 гг. этот вид в сборах блох со зверьков прочно занял второе место), *F. hetera* – 3,7–5,6 %, *N. mana* – 1,7–2,5 %.

Во входах нор ИД *C. tesquorum* варьировал от 75,5 до 85,0 с максимумом в 1999–2003 гг.; *F. elatoides* – 3,8–7,3 (второе место в 1999–2013 гг.), *F. frontalis baikal* – 3,7–10,4, *F. hetera* – 1,4–3,3, *O. alaskensis* – 0,8–2,4 (максимум – в 1989–1993 гг.), *C. styx avicitelli* – 0,7–3,3. *N. mana* не попала в число шести самых многочисленных видов (0,2–0,5 %), другая «гнездовая» блоха – *R. li* – составила 0,6–1,2 %, и в последние два пятилетия была на шестом месте по численности во входах нор.

Стоит также отметить резкое увеличение численности блохи *Neopsylla pleskei orientalis* Ioff et Argiropulo, 1934, (обычного паразита узкочерепной полевки в очаге) в микробиотопе длиннохвостого суслика в конце периода наблюдений. В 1968–1978 гг. этот вид вообще не регистрировался на суслике, в его входах нор и гнездах, на протяжении следующих шести пятилетий его доля в ОЗ блох суслика колебалась в пределах 0,00–0,23 %, но в 2009–2013 гг. она возросла до 1,39 %. ИД в гнездах достиг при этом 1,54.

Таким образом, в микробиотопе длиннохвостого суслика в долине р. Каргы за период наблюдения отмечено 49 видов и подвидов блох, что является следствием богатства фауны рассматриваемого региона и обширных паразитарных контактов суслика с другими мелкими млекопитающими и птицами, обитающими в различных, главным образом, в степных, биотопах.

По пятилетиям в течение рассматриваемого периода наблюдения таксоценоз блох претерпевал как значительные количественные (втрое по общему запасу), так и качественные изменения. В отдельные периоды заметное место среди блох в микробиотопе суслика занимали паразиты птиц-норников, скальных и серых полевков, пищух, хомячков. В целом по всем объектам сбора наиболее многочисленными были 6 видов: *C. tesquorum*, *R. li*, *O. alaskensis*, *N. mana*, *F. elatoides* и *F. hetera*, составившие в сумме, по данным за 1968–2013 гг., – 97,9 %, по учетным данным за 1964–2013 гг. – 96,8 % от общего запаса всех блох. В начальный период наблюдения (1964–1968 гг.) в гнездах суслика и в общем запасе доминировал *C. tesquorum*, затем на протяжении четырех пятилетий (1969–1988 гг.) самым многочисленным видом был *R. li*. С конца 80-х гг. прошлого века начался резкий подъем численности блох суслика, *C. tesquorum* вновь стал доминантом.

ГЛАВА 4. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ МАССОВЫХ ВИДОВ БЛОХ ДЛИННОХВОСТОГО СУСЛИКА В ДОЛИНЕ Р. КАРГЫ

За рассматриваемый период в долине р. Каргы произошли значительные климатические изменения.

По данным ГМС Мугур-Аксы среднегодовая температура воздуха в 1964–1968 гг. была равна $-3,1^{\circ}$, в 1969–1973 – $-3,3^{\circ}$ (минимум), в 1994–1998 – $-1,3^{\circ}$ (максимум), в 2009–2013 – $-2,2^{\circ}$; среднегодовое количество осадков составило в 1966–1968 гг. 202,4 мм (максимум), в 2004–2008 гг. – 89,9 мм (минимум); в 2009–2013 гг. – 139,1 мм. Разница между минимальными и максимальными показателями составила для температуры воздуха $2,0^{\circ}$, для количества осадков – 112,5 мм. На графике показателей среднегодовой температуры воздуха (по пятилетиям), имеется 3 подъема и 3 снижения. В динамике среднегодового количества осадков выражено 3 пика и 2 значительных снижения (рис. 6 А). Температура воздуха за теплый период года (апрель–сентябрь) колебалась по пятилетиям от минимума ($7,4^{\circ}$) в 1969–1973 гг. до максимума ($9,7^{\circ}$) в 1999–2003 гг. (рис. 6 В), разница составила $2,3^{\circ}$.

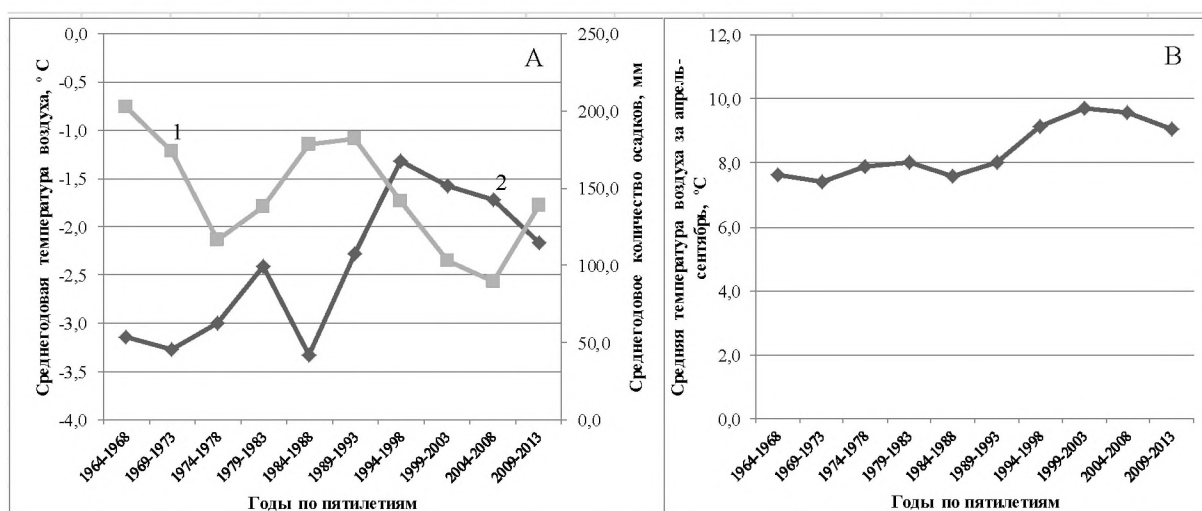


Рис. 6. Изменение среднегодового количества осадков (А1), среднегодовой температуры воздуха (А2) и средней температуры воздуха за апрель–сентябрь (В) в 1964–2013 гг. по данным ГМС Мугур-Аксы (по пятилетиям).

В целом можно заключить, что за рассматриваемый период на территории Юго-Западной Тувы наблюдалась отчетливая аридизация климата.

На ее фоне наблюдалось разнонаправленное изменение численности отдельных видов блох суслика.

4.1. *Citellophilus tesquorum* (Wagner, 1898)

Этот вид в районе работ является самым массовым высокоспецифичным паразитом длиннохвостого суслика (Вержущкий и др., 2009). По учетным данным за 1964–2013 гг. он составляет $69,0 \pm 1,99$ % в сборах со зверьков, $68,5 \pm 4,49$ % – из входов нор, $44,3 \pm 6,56$ % – из гнезд. Границы его популяции в рассматриваемом районе совпадают с границами Каргинской популяции длиннохвостого суслика (Вержущкий, 2005).

C. tesquorum – относительно ксерофильный вид. Наибольшая его численность регистрируется в зоне горных степей, с максимумом на верхней границе горно-степного пояса. Снижение численности в зоне сухих и опустыненных степей вызвано, вероятно, крайне разобщенными и эфемерными поселениями хозяина. В субальпийском поясе, где расположены «ядра» популяции длиннохвостого суслика, в 80-е гг. прошлого столетия отмечалась самая низкая плотность *C. tesquorum*, причиной чего, по всей видимости, являлись малоподходящие для метаморфоза блохи гигротермические условия в гнездах. Миграция блох ко входам нор на больших высотах была выражена очень слабо. Экологический оптимум блохи не совпадал с оптимумом прокормителя, что выражалось в территориальной разобщенности наиболее плотных группировок блохи и ее основного хозяина (Вержущкий, 1985, 1990, 2012; Вержущкий и др., 2009).

На Северном Кавказе, в менее суровых климатических условиях, численность, продолжительность периода размножения и миграции другого подвида *C. tesquorum*, паразита горного суслика, растет с повышением абсолютной высоты над уровнем моря (Лабунец и др., 1974). Оптимум этого под-

вида, по данным Л.И. Белявцевой (2006), находится в субальпийском и альпийском поясе гор.

Жизненный цикл *C. tesquorum altaicus* тесно связан с фенологическими периодами в жизни длиннохвостого суслика. Наиболее активное размножение блох происходит в мае–июне, в период размножения хозяина. *C. tesquorum* концентрируется в выводковых гнездах, что приводит к крайне неравномерному распределению этого вида по территории. Индекс обилия в выводковых гнездах на порядок выше, чем в индивидуальных, процент яйцекладущих самок – выше более чем вдвое. Предполагается, что эти блохи накапливаются в выводковых гнездах, реагируя на гормональный фон крови беременных самок (Вержущкий, 1990; Вержущкий и др., 2009).

В выводковых гнездах развивается большое количество личинок блох, массовый выплод и расселение молодых *C. tesquorum* приурочены к расселению молодняка суслика (июль–август). В этот период возрастает продолжительность пребывания блох в шерсти зверьков, что способствует их разносу по большой территории (явление форезии) (Вержущкий, 1988; Вержущкий и др., 2009).

Осенью, перед зимовкой, одновременно с накоплением жировых запасов у хозяина, наблюдается значительное развитие жирового тела у блох. С резким похолоданием суслик залегает в спячку, а большинство блох впадает в оцепенение (Васильев, 1971). Основная часть сусликов в Юго-Западной Туве уходит в спячку в сентябре (Обухов, 1988).

Блохи *C. tesquorum* в «периферийных» поселениях суслика в Туве, в основном, зимуют в гнездах летнего типа, без хозяина. ИО этого вида в летних гнездах, добытых в холодный период года, на порядок выше, чем в зимовочных (Вержущкий, 1990; Вержущкий и др., 2003, 2009). Ранее И.Л. Крюков (1984) приводил несколько другие сведения: в конце августа–сентябре, когда суслик переселяется в зимние стации, часть *C. tesquorum* вместе с ним осваивает новые биотопы. ИО этого вида в зимних гнездах составил, по его данным, 13,4, в летних – 21,2.

C. tesquorum при низких температурах способен к длительному голоданию. Продолжительность жизни имаго в теплый период года при постоянном контакте с прокормителем не превышает 2–3 месяцев, а в необитаемых гнездах может быть в несколько раз больше. В полевом эксперименте с сентября по май (8 месяцев) выживало 57,6–65,3 % блох; часть особей оставались живыми около года. Смертность на преимагинальных стадиях развития у этого вида в природе достигает 94 %, самый высокий уровень смертности (до 70 %) – на стадии личинки. Выход молодых имаго на 1 размножавшуюся самку не превышает 6,0 особей. Причиной гибели блох на разных фазах развития являются как абиотические факторы (температура, влажность, состояние субстрата), так и биотические. Среди них хищники – обитатели гнезд (жуки-стафилиниды и их личинки, хищные гамазовые клещи), эндопаразиты (нематоды, простейшие), бактерии, грибки, вирусы (Вержуцкий, 2005; Вержуцкий и др., 2009).

Многолетняя динамика численности C. tesquorum в долине р. Каргы

Численность *C. tesquorum* в долине р. Каргы в течение периода наблюдений претерпевала значительные изменения.

Размах колебаний среднесезонных индексов обилия в микробиотопе суслика по годам (1964–2017 гг.) достигал порядковых величин (рис. 7). На зверьках ИО варьировал от 0,65 до 6,78 (в 10,4 раза); во входах нор – от 0,002 до 0,706 (в 353 раза), в гнездах – от 0,20 до 71,1 (в 356 раз). Такая вариабельность по сезонам, особенно в отношении гнезд, зачастую была вызвана не только объективными, но и субъективными причинами (количество и качество добытых гнезд, сроки и места их раскопки зависят от компетентности и ответственности работников, от текущего финансирования, сроков предоставления полевых командировок и др.). Это – основная причина, побудившая нас обобщать имеющиеся материалы именно по пятилетиям.

Индексы доминирования у рассматриваемого вида изменялись не в столь широких пределах, как индексы обилия, но в целом значительно возросли с начала 90-х гг. прошлого века (рис. 8).

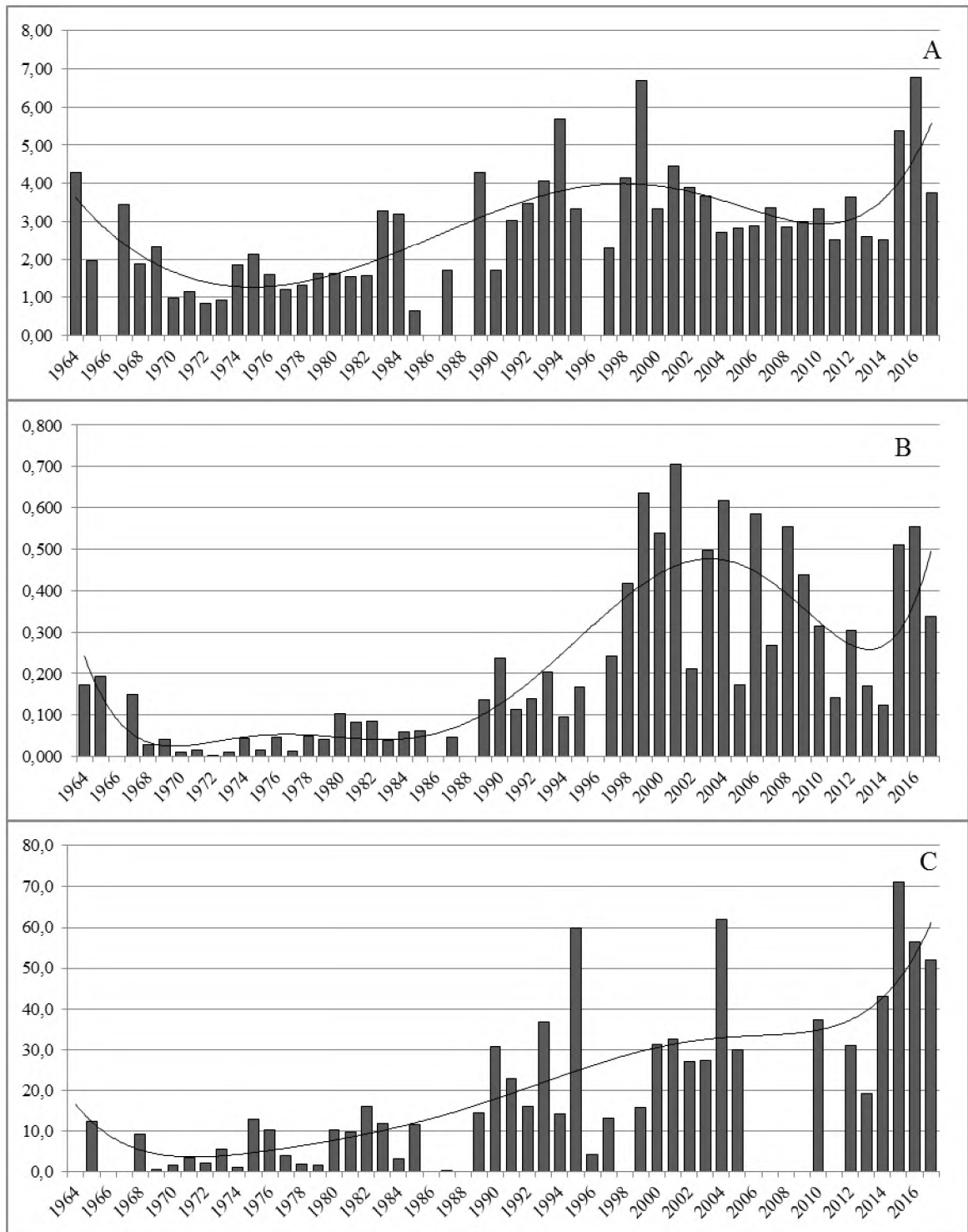


Рис. 7. Изменение индекса обилия *C. tesquorum* в микробиотопе длиннохвостого суслика в долине р. Каргы в 1964–2017 гг. по годам: А – на зверьках; В – во входах нор; С – в гнездах. По оси ординат – индексы обилия, по оси абсцисс – годы.

Размах колебаний среднесезонных ИО *C. tesquorum* на зверьках, сгруппированных по пятилетиям, достигал 3,6 раза, во входах нор – 32,4, в гнездах – 12,6 раза (Приложение 2, табл. 2; рис. 9–11).

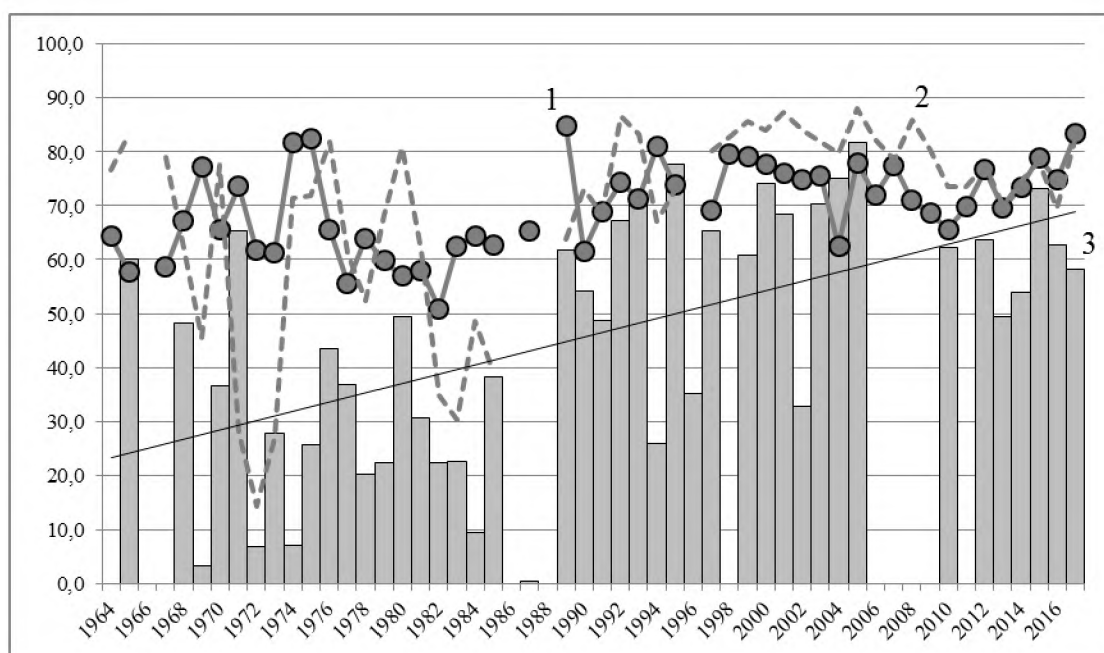


Рис. 8. Изменение индексов доминирования *C. tesquorum* в микробио-топе длиннохвостого суслика в долине р. Каргы в 1964–2017 гг. по годам: 1 – ИД на зверьках; 2 – ИД во входах нор; 3 – ИД в гнездах (с линией тренда). По оси ординат – индексы доминирования, по оси абсцисс – годы.

В целом за 50 лет наблюдалось 3 подъема численности *C. tesquorum* (максимальный – в конце 90-х годов прошлого столетия – начале нулевых годов нового века) и 3 снижения (минимум – в конце 60-х – начале 70-х гг. XX столетия).

Индекс доминирования *C. tesquorum* на сусликах не претерпевал столь значительных колебаний по пятилетиям, как индекс обилия, опустившись ниже уровня 60,0 только в 1979–1983 гг. Максимум ИД наблюдался в 1999–2003 гг. ($76,7 \pm 0,85$). Во входах нор резкое снижение ИД зарегистрировано в начале 70-х г. XX в. ($38,4 \pm 12,24$), устойчивый подъем начался с конца 80-х. Наиболее высокий показатель ($84,6 \pm 1,04$) наблюдался в 1999–2003 гг. В гнездах суслика ИД заметно колебался по годам, что зависело от типа добытых гнезд (выводковые, зимовочные и т.д.), преобладающих в числе расплощенных в том или ином году.

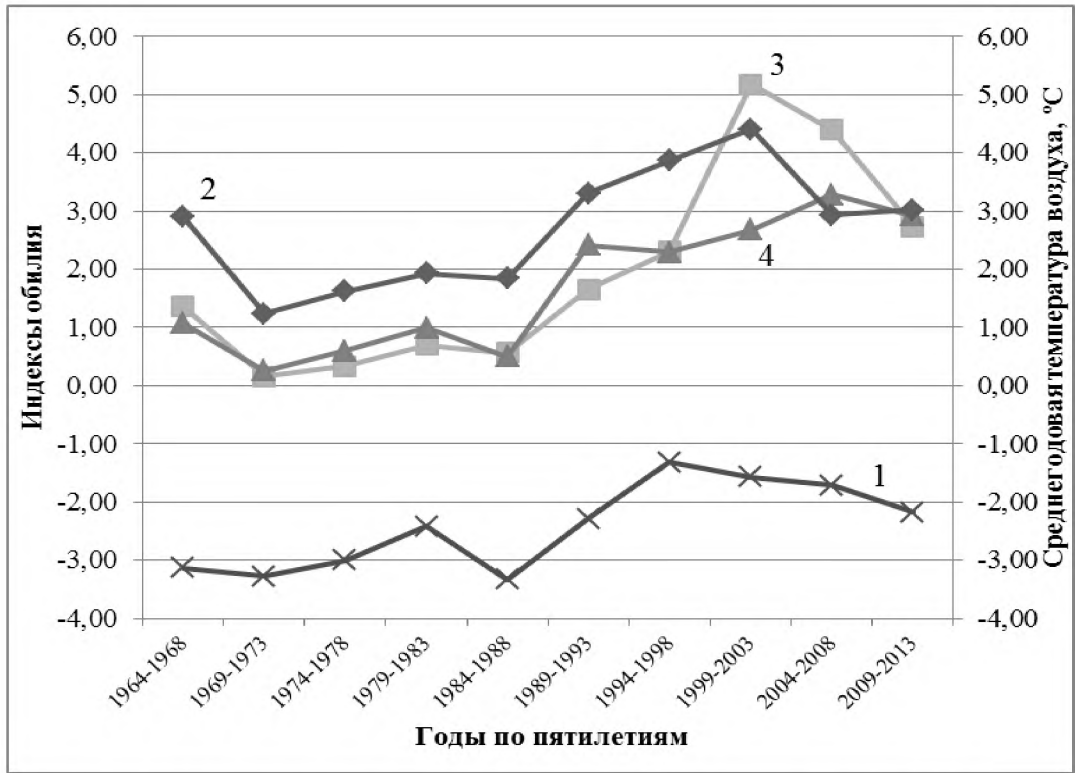


Рис. 9. Изменение среднегодовой температуры воздуха (1) и индексов обилия *C. tesquorum* в микробиотопе длиннохвостого суслика в долине р. Каргы в 1964–2013 гг. (в среднем по пятилетиям): 2 – ИО на зверьках; 3 – ИО во входах нор ($\times 10$); 4 – ИО в гнездах ($\div 10$).

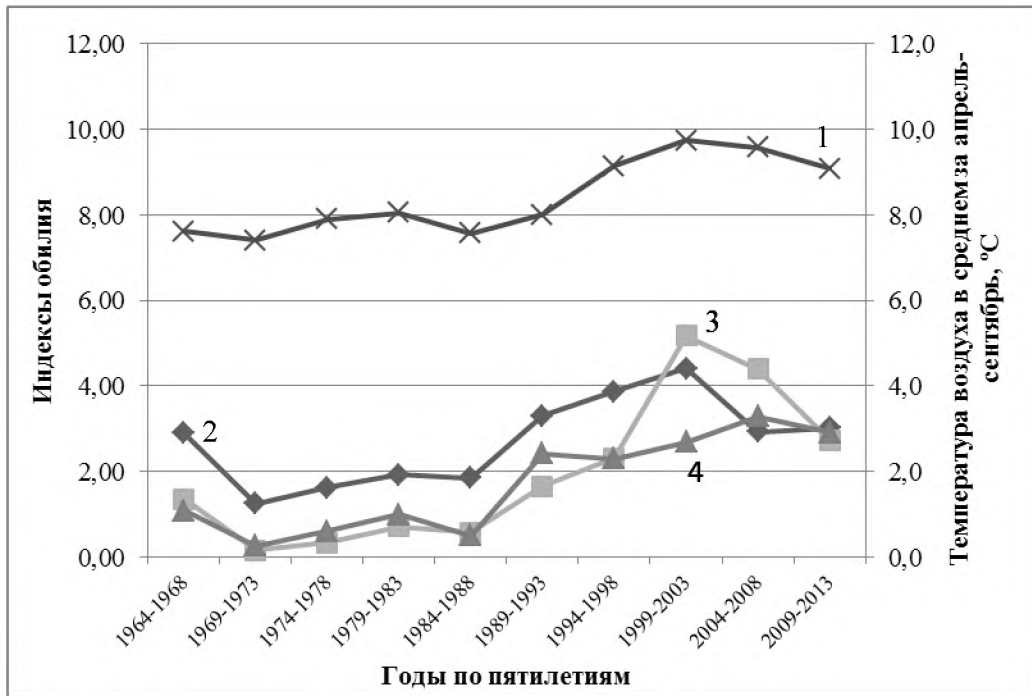


Рис. 10. Изменение средней температуры воздуха за апрель–сентябрь (1) и индексов обилия *C. tesquorum* в микробиотопе длиннохвостого суслика в долине р. Каргы в 1964–2013 гг. (в среднем по пятилетиям): 2 – ИО на зверьках; 3 – ИО во входах нор ($\times 10$); 4 – ИО в гнездах ($\div 10$).

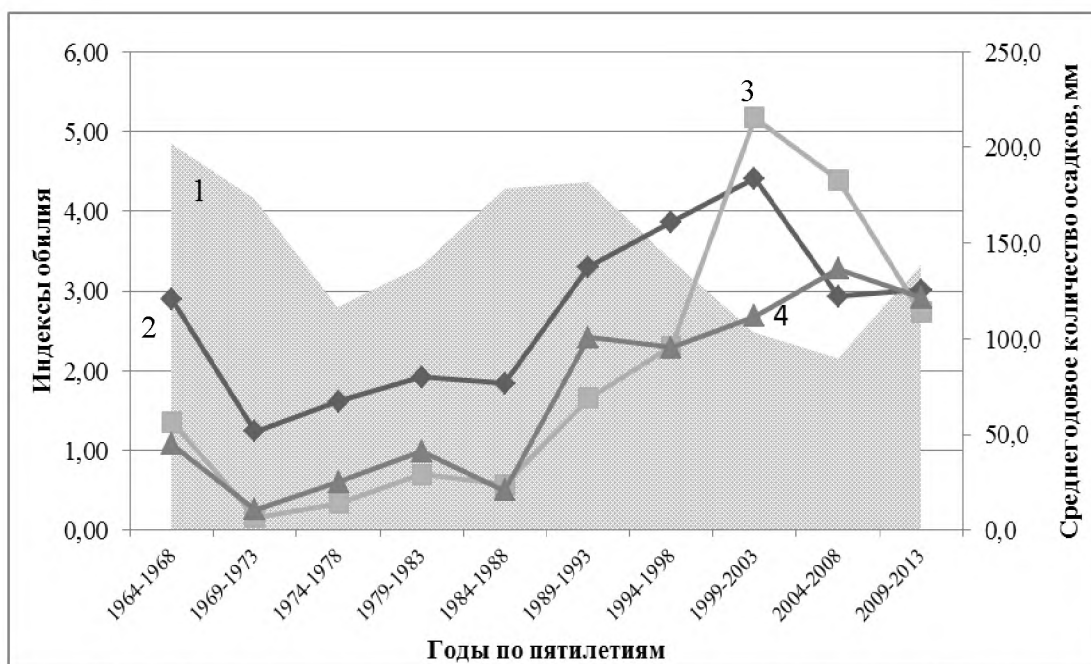


Рис. 11. Изменение среднегодового количества осадков (1) и индексов обилия *C. tesquorum* в микробиотопе длиннохвостого суслика в долине р. Каргы в 1964–2013 гг. (в среднем по пятилетиям): 2 – ИО *C. tesquorum* на зверьках; 3 – ИО во входах нор ($\times 10$); 4 – ИО в гнездах ($\div 10$).

Однако в многолетнем плане наблюдался резкий спад от высокого среднего показателя в 1964–1968 гг. ($54,1 \pm 6,03$) к низкому уровню конца 60-х – конца 80-х гг. XX в. ($28,0 \pm 12,55 - 16,1 \pm 11,43$) и последующий значительный подъем в 90-х гг. прошлого столетия – нулевых годах нового века с максимумом в 2004–2008 гг. ($68,9 \pm 9,68$).

Парный корреляционный анализ динамики климатических показателей и численности *C. tesquorum* по пятилетиям (при $n = 10$ в каждой выборке) показал высокую степень связи ИО во всех частях микробиотопа суслика со среднегодовой температурой воздуха, а также со средней температурой за апрель–сентябрь.

Коэффициенты корреляции Спирмена (r_s) между среднегодовой температурой и индексами обилия на зверьках, во входах нор и в гнездах составили 0,870, 0,858 и 0,803; для средней температуры за апрель–сентябрь – 0,815, 0,918 и 0,870 при $P < 0,01$. По месяцам текущего сезона наиболее тесная связь имеется с температурой мая (r_s 0,824, 0,891 и 0,764) и, особенно, июля (r_s 0,821, 0,930 и 0,924). Значимая связь ИО обнаружена также с температу-

рой октября, ноября, декабря, февраля и марта до начала сезона (r_s 0,648–0,770). В отношении количества осадков значимая отрицательная связь с ним индексов обилия на зверьках, во входах нор и в гнездах установлена для сентября (r_s для сентября предыдущего года составили -0,782, -0,830 и -0,830 при $P < 0,05$). Для ИО блох в гнездах и суммы осадков за апрель–сентябрь предыдущего года показатель r_s составил -0,661 при $P < 0,05$.

Рост численности и резкое повышение миграционной активности *C. tesquorum*, происходящие на фоне аридизации климата, способствовали и продвижению этого вида в субальпийский пояс гор, где расположены «ядра» популяции суслика и где основной переносчик в нулевых гг. текущего столетия смог достичь высокой плотности (Галацевич и др., 2010). Если в 1969–1988 гг. ИО *C. tesquorum* на сусликах в субальпийском поясе составлял 0,084 (Вержущкий и др., 2009), то в среднем за 2008–2011 гг., по нашим данным, он достиг 2,014, то есть вырос в 24 раза.

4.2. *Frontopsylla elatoides* Wagner, 1928

Этот вид в районе работ является высокоспецифичным паразитом длиннохвостого суслика. По учетным данным за 1964–2013 гг., он составляет $4,4 \pm 0,75$ % в сборах со зверьков, $4,9 \pm 0,85$ % – из входов нор, $2,9 \pm 0,83$ % – из гнезд. Это ксерофильный вид, относящийся к экологической группе «блохи шерсти».

Границы распространения этого вида не совпадают с ареалом хозяина. Максимальная численность регистрируется в зоне горных степей. Отсутствует в субальпийском поясе. Жизненный цикл, как и у *C. tesquorum*, тесно связан с фенологическими периодами в жизни хозяина. Наблюдается концентрация и массовое размножение в выводковых гнездах суслика в мае–июне. В выводковых гнездах в этот период размножается более 90 % самок, в индивидуальных гнездах – около 30%. Массовый выплод молодых особей происходит с июля по сентябрь. Виду свойственен высокий уровень форезии на сусликах. Зимует на стадии имаго в летних гнездах, без хозяина. Способен длительно голодать (Вержущкий, 2000; Базанова, Вержущкий, 2009).

Многолетняя динамика численности F. elatoides

Величина ИО этих блох на зверьках по годам (1964–2017 гг.) колебалась от 0,00 до 0,92, во входах нор – от 0,000 до 0,078, в гнездах – от 0,00 до 15,6 (рис. 12). Рост индексов доминирования во всех частях микробиотопа суслика наблюдался с начала 90-х гг. прошлого века (рис. 13).

Разница между максимальными и минимальными ИО *F. elatoides* на зверьках по пятилетиям в целом по долине р. Каргы составила 21,9 раза, во входах нор – 93,0 раза, в гнездах ИО изменялся от 0,00 до $3,78 \pm 2,57$.

Изменение ИО во всех частях микробиотопа суслика шло параллельно. От высокого уровня в 1964–1968 гг. численность резко снизилась в 1969–1973 гг., немного возросла к 1979–1983 гг. и вновь снизилась в 1984–1988 гг. В 90-х–нулевых гг. зарегистрирован многократный рост численности этих блох с пиком в 2004–2008 гг., после чего произошел ее спад (Приложение 2, табл. 3; рис. 14).

Выявлена тесная положительная связь изменений ИО *F. elatoides* на зверьках и во входах нор с динамикой среднегодовой температуры воздуха (r_s 0,670 и 0,839 при $P < 0,05$). По месяцам: значимые коэффициенты корреляции Спирмена для ИО во всех частях микробиотопа суслика получены с температурой воздуха в теплый период года, а также в марте (r_s 0,658 – 0,961). ИО во входах нор наиболее тесно связан с температурой в июле.

Отрицательная связь с количеством осадков для ИО на зверьках и в гнездах выявлена только с сентябрем предшествующего сезона (r_s -0,842 и -0,721), для ИО во входах нор – с июлем и сентябрем (r_s -0,688 и -0,782). Максимум численности этого вида наблюдался в 2004–2008 гг., когда среднегодовая температура воздуха составила - 1,7° С (при средней за 50 лет – - 2,4 °), а количество осадков снизилось до минимума (89,9 мм при среднем за 50 лет – 144,3 мм). В этот период *F. elatoides* проник в несвойственный ему субальпийский пояс гор, где смог достичь высокой численности (Галацевич и др., 2010).

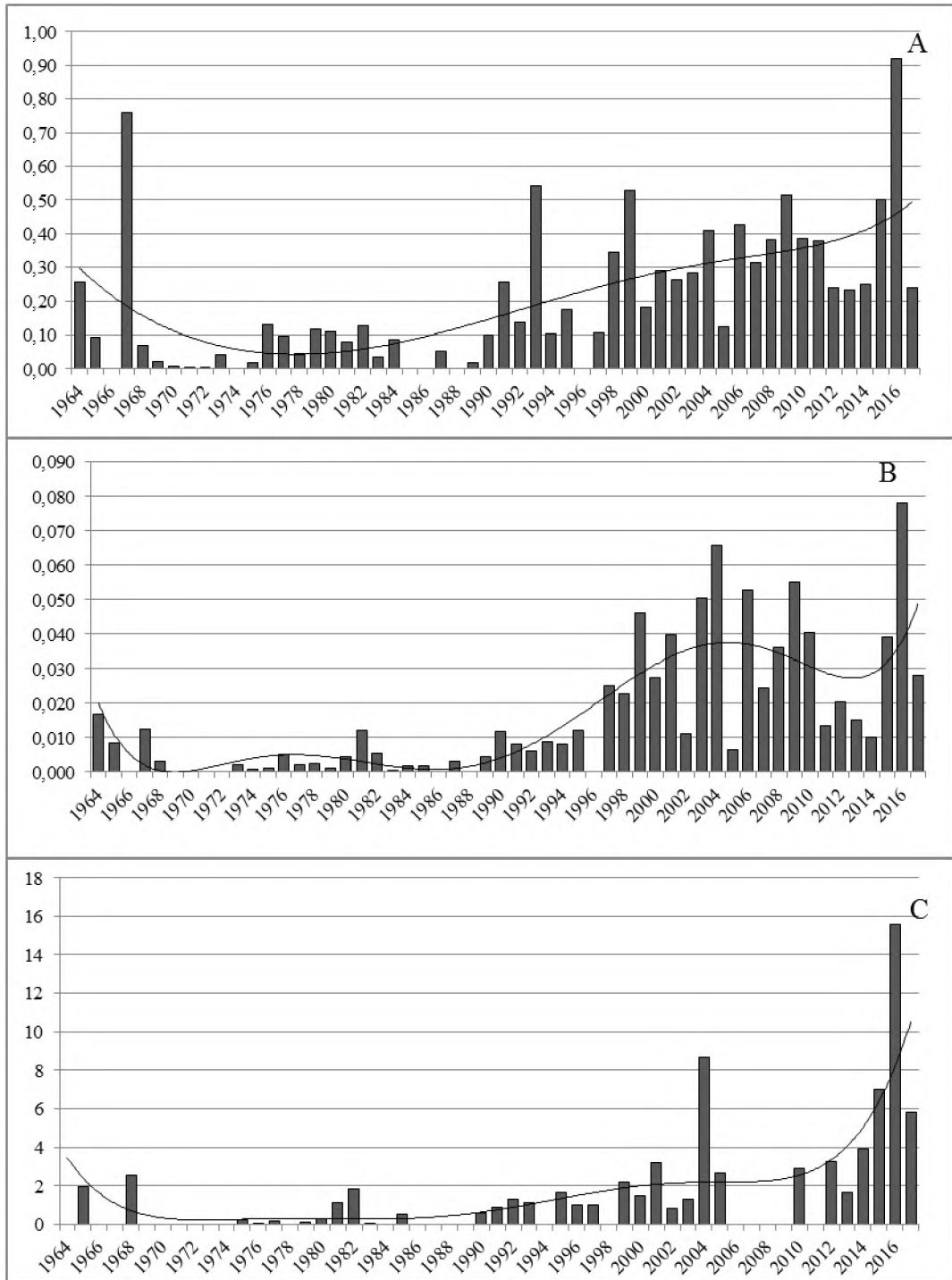


Рис. 12. Изменение индексов обилия *F. elatoides* в микробиотопе длиннохвостого суслика в долине р. Каргы в 1964–2017 гг. по годам: А – ИО на зверьках; В – ИО во входах нор; С – ИО в гнездах. По оси ординат – индексы обилия, по оси абсцисс – годы.

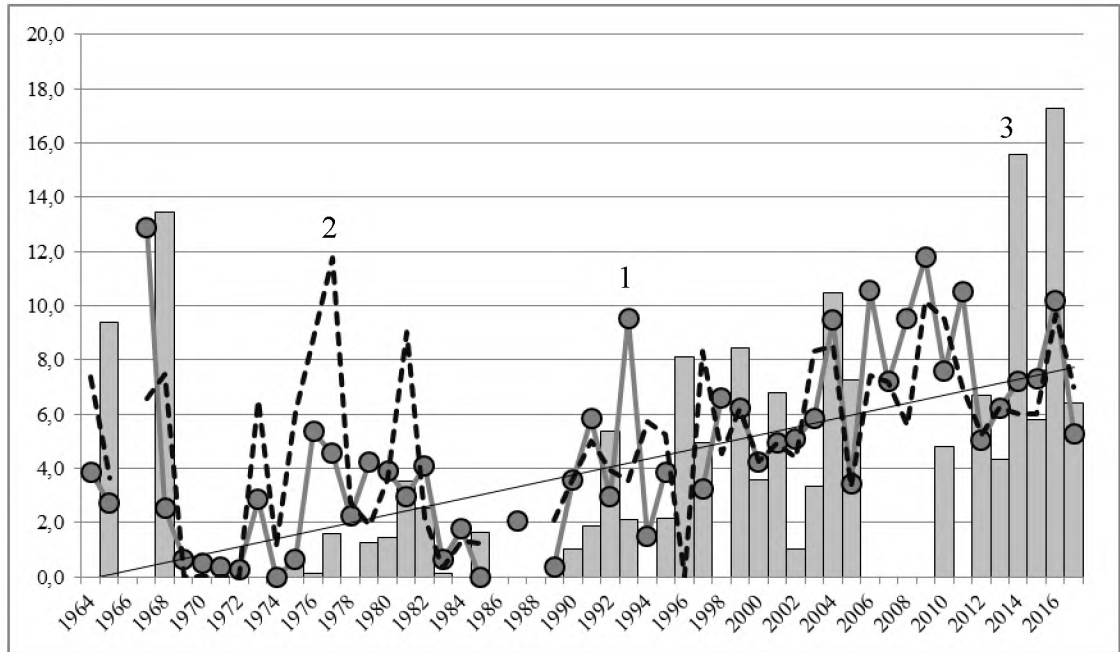


Рис. 13. Индексы доминирования *F. elatoides* в микробиотопе длиннохвостого суслика в долине р. Каргы в 1964–2017 гг.: 1 – ИД на зверьках, 2 – ИД во входах нор, 3 – ИД в гнездах (с линией тренда). По оси ординат – индексы доминирования, по оси абсцисс – годы.

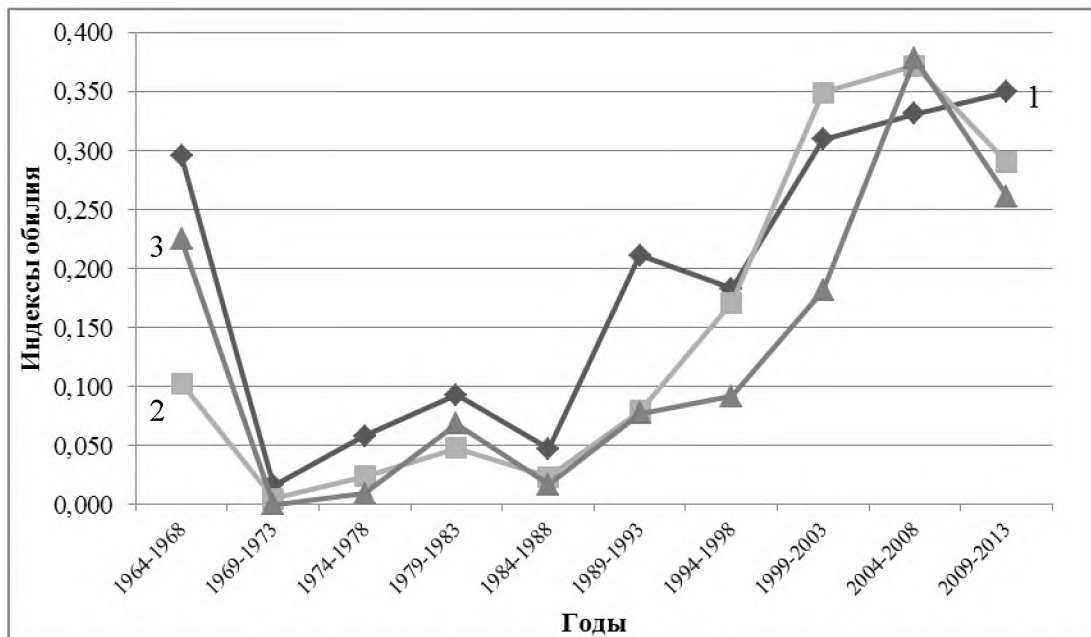


Рис. 14. Изменение индексов обилия *F. elatoides* в микробиотопе длиннохвостого суслика в долине р. Каргы в 1964–2013 гг. (в среднем по пятилетиям): 1 – ИО на зверьках; 2 – ИО во входах нор ($\times 10$); 3 – ИО в гнездах ($\div 10$).

4.3. *Oropsylla alaskensis* (Baker, 1904)

Высокоспецифичный паразит длиннохвостого суслика, его доля, по нашим данным за 1964–2013 гг., составила $6,6 \pm 1,02$ % в сборах со зверьков,

$2,6 \pm 0,90$ % – из входов нор, $7,8 \pm 1,68$ % – из гнезд.

Гигрофильный вид, максимальной численности достигает в субальпийском поясе, в зоне сухих степей отсутствует. Основная часть популяции этого вида сосредоточена в «ядрах» популяции длиннохвостого суслика (Вержущкий, 1990). Другие виды рода *Oropsylla* также предпочитают прохладные и влажные условия, что влияет на их распространение и период паразитирования (Lang, 1996; Белявцева, 2006).

O. alaskensis – единственная блоха длиннохвостого суслика, способная размножаться в холодное время года в зимовочных гнездах на спящем хозяине (Васильев, 1971; Базанова, Вержущкий, 2009). Откладка яиц происходит после залегания суслика в спячку (октябрь–февраль). Яйца откладываются в шерсти суслика, здесь же происходит выплод личинок и частично окукливание. В октябре–январе личинки I возраста концентрируются в массе около рта и во рту суслика, подгрызают слизистую и питаются кровью. Напитавшихся личинок II и III возраста находили чаще всего на спине, крестце и бедрах зверька, куколок – на бедрах и у корня хвоста. Развитие яиц и личинок зимой происходит очень медленно, длится с ноября по март и заканчивается ко времени пробуждения суслика в конце марта–начале апреля. Часть молодых имаго (14,7 %) весной сразу приступает к яйцекладке. В мае доля размножающихся самок увеличивается до 60 % (Васильев, Жовтый, 1971).

Максимальные индексы обилия *O. alaskensis* на сусликах отмечаются в апреле, пока зверьки еще не переселились в летние гнезда. Дальнейшая судьба блох может быть различной. Л.П. Базанова и Д.Б. Вержущкий (2009) отмечают, что *O. alaskensis* активно форезирует на сусликах и не способна к длительному голоданию. В мае наблюдается интенсивная миграция этих блох ко входам нор, что позволяет им переселиться вместе с сусликом и продолжить размножение в гнездах летнего типа. Второй массовый выплод происходит с началом расселения суслика. По данным Г.И. Васильева и И.Ф. Жовтого (1971) в Прибайкалье в июне на сусликах остается лишь 8 % популяции блох этого вида, основная часть проводит лето в зимовочных гнездах в состоянии

диапаузы в фазах куколки и имаго. В сентябре, с возвращением хозяина, эти блохи начинают питаться и размножаться.

Летнее размножение этого вида в долине р. Каргы по усредненным данным за 1990–2013 гг. происходило достаточно активно в течение всего теплого сезона года (57,6–97,9 % самок с яйцами в гнездах, 25,0–63,0 % – на зверьках, 14,7–49,3 % – во входах нор). Наибольшее число яйцекладущих самок регистрируется в гнездах в мае (97,9 %), второй подъем отмечен в июле (71,2 % самок с яйцами в гнездах, 63,0 % – на зверьках, 49,3 % – во входах нор). В течение сезона самая высокая численность на зверьках наблюдается в апреле, пока зверьки еще живут в зимних гнездах; во входах нор и в гнездах – в мае.

В инсектарии Тувинской ПЧС молодые имаго появлялись в среднем на 37-й день от закладки садка, в массе – на 59-й день. Средний выход составил 3,7 молодых на 1 самку. В зимнее время выход был выше как на суслике, так и на золотистом хомячке (в среднем 5,8).

*Многолетняя динамика численности *O. alaskensis**

Наибольшая разница величин ИО этих блох на суслике по годам составила 5,6 раза (0,08–0,45); во входах нор она колебалась от 0,000 до 0,0212, в гнездах – от 0,00 до 9,53 (рис. 15). Наблюдалось резкое снижение доли этого вида среди блох в микробиотопе длиннохвостого суслика в конце 90-х гг. – начале нулевых гг. (рис. 16).

По пятилетиям разница между максимальными и минимальными ИО *O. alaskensis* на зверьках составила 2,3 раза, во входах нор – 7,6 раза, в гнездах – 110,9 раз (Приложение 2, табл. 4; рис. 17).

При сравнении динамики численности этого вида в разных частях микробиотопа суслика коррелировали между собой только ИО на зверьках и в гнездах. Подъем численности *O. alaskensis* на сусликах начался в конце 70-х гг. прошлого века, пик пришелся на конец 80-х – начало 90-х гг., затем наступил резкий спад (1999–2003 гг.), после чего ИО вновь начал расти.

ИО во входах нор, за исключением резкого снижения в 1969–1978 гг. и подъема в 1979–1983 гг., был относительно стабильным, постепенно возрастающая к концу рассматриваемого периода наблюдений.

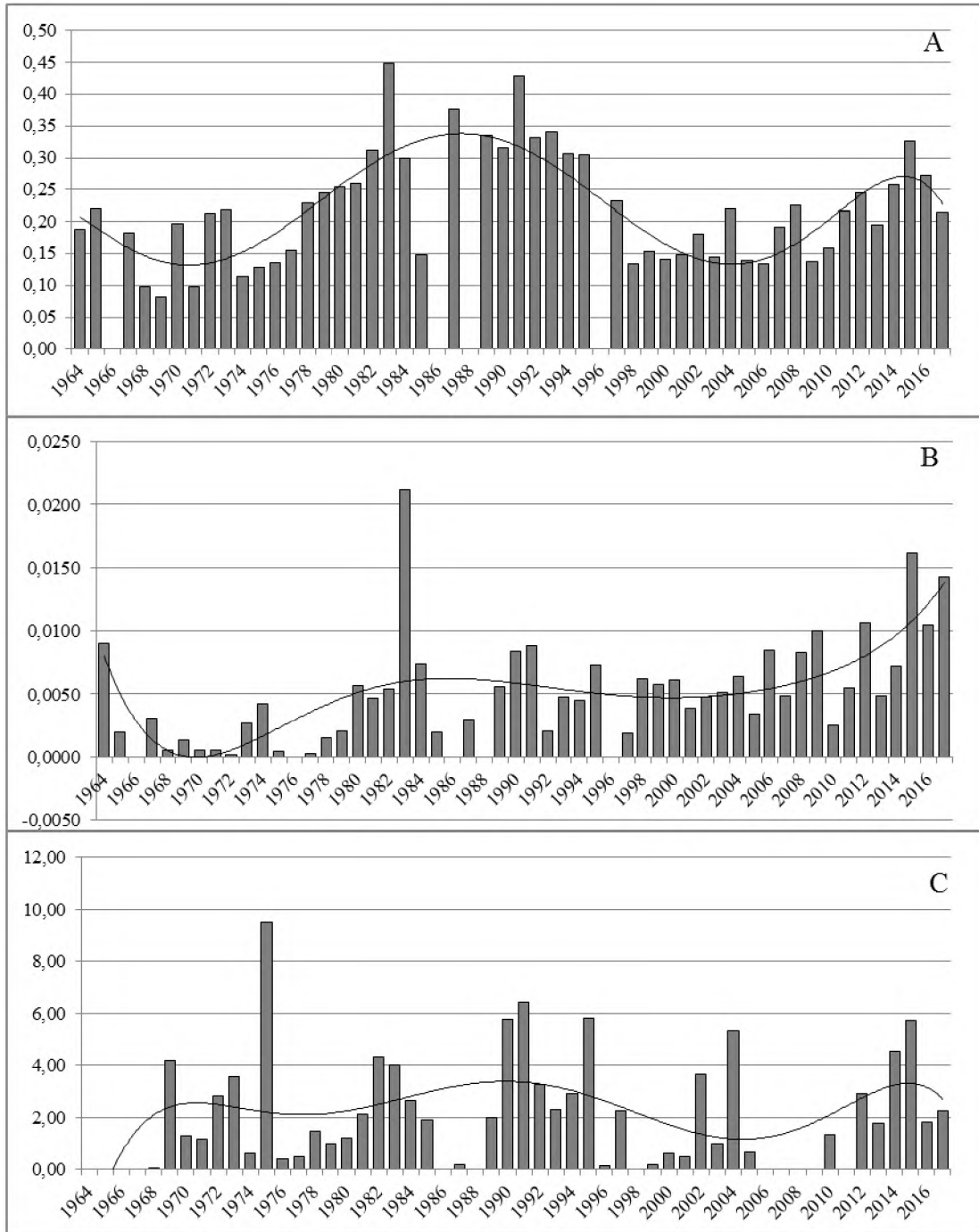


Рис. 15. Изменение индексов обилия *O. alaskensis* в микробиотопе длиннохвостого суслика в долине р. Каргы в 1964–2017 гг. по годам: А – ИО на зверьках; В– ИО во входах нор; С– ИО в гнездах. По оси ординат – индексы обилия, по оси абсцисс – годы.

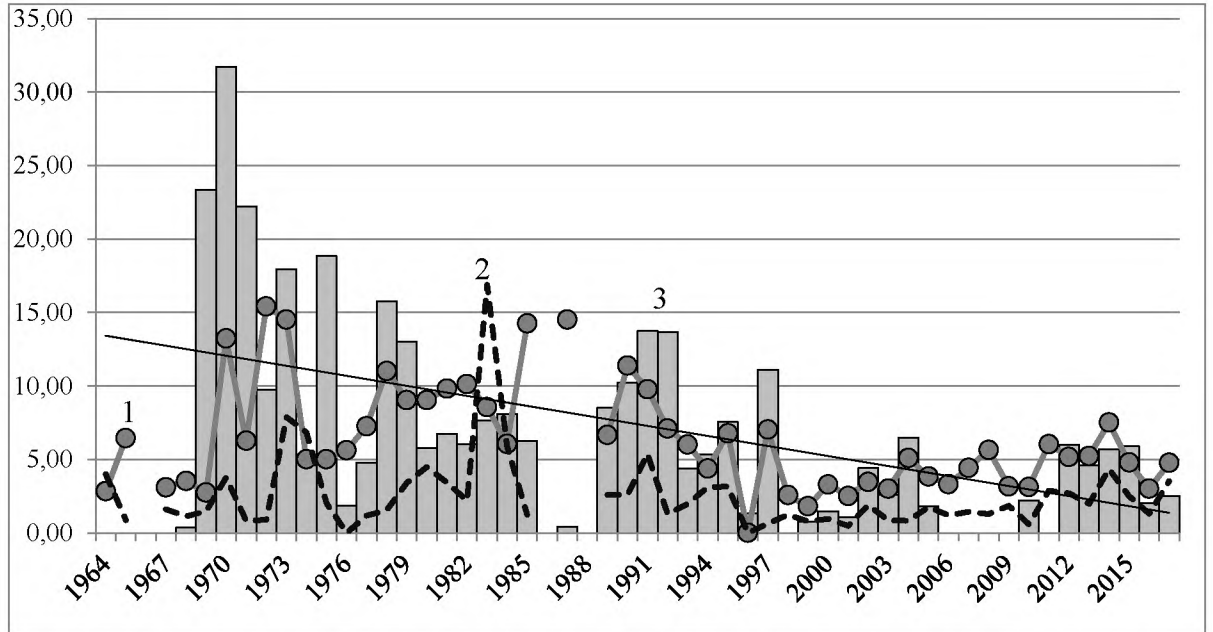


Рис. 16. Индексы доминирования *O. alaskensis* в микробиоте длиннохвостого суслика в долине р. Каргы в 1964–2017 гг.: 1 – ИД на зверьках; 2 – ИД во входах нор; 3 – ИД в гнездах (с линией тренда). По оси ординат – индексы доминирования, по оси абсцисс – годы.

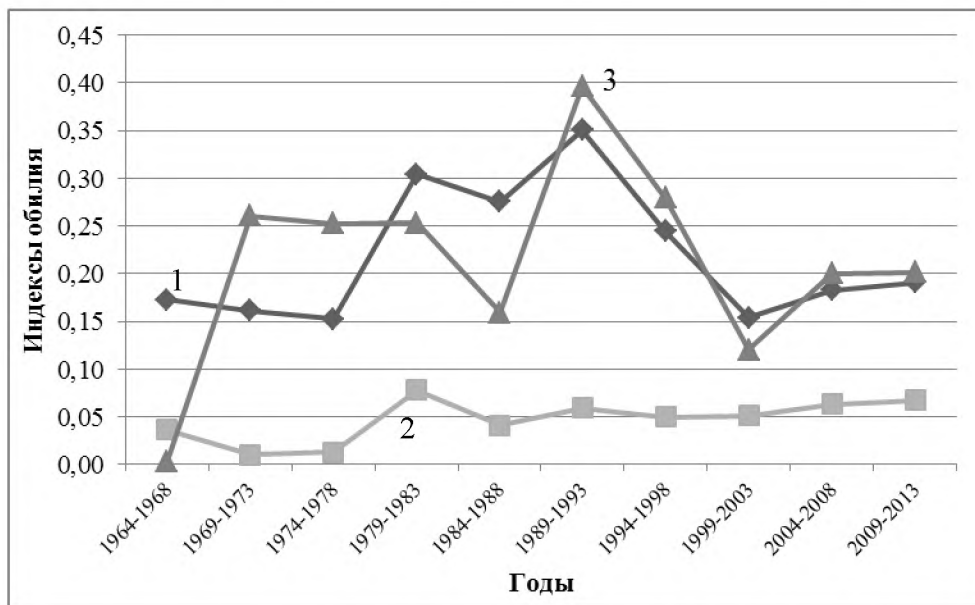


Рис. 17. Изменение индексов обилия *O. alaskensis* в микробиоте длиннохвостого суслика в долине р. Каргы в 1964–2013 гг. (в среднем по пятилетиям): 1 – ИО на зверьках; 2 – ИО во входах нор ($\times 10$); 3 – ИО в гнездах ($\div 10$).

Значение ИО *O. alaskensis* в гнездах в большой степени зависит от их типа и высотного пояса, где они были добыты. В 1964–1968 гг. эти блохи в гнездах отмечены единично. Зарегистрировано 2 подъема ИО: в 1969–1973

гг. и, максимум, – в 1989–1993 гг. Затем шло резкое снижение к 1999–2003 гг. и небольшой рост к 2009–2013 гг.

При сравнении динамики численности вида с климатическими показателями по месяцам обнаружена положительная связь ИО во входах нор с температурой воздуха в теплый сезон года, а также в октябре предшествующего года (r_s 0,652–0,770 при $P < 0,05$.).

Найдена положительная связь между ИО на зверьках и количеством осадков в декабре предыдущего года (r_s 0,721) и июне текущего сезона (r_s 0,673) и отрицательная – между ИО во входах нор и осадками в сентябре предыдущего и текущего сезона (r_s -0,661 и -0,697). Отмечена отрицательная корреляция ИО в гнездах с осадками в апреле предыдущего года и положительная – с осадками в декабре (r_s 0,758).

Наибольшая численность этих блох в микробиотопе суслика отмечена в 1989–1993 гг., когда среднегодовое количество осадков достигло вершины 2-го пика (182,5 мм), а температура была близка к среднему уровню (-2,3°).

4.4. *Rhadinopsylla li* Argiropulo, 1941

Этот вид не является специфичным паразитом длиннохвостого суслика, так как паразитирует на многих видах грызунов и зайцеобразных, но в рассматриваемом регионе он наиболее тесно связан с сусликом (Вержуцкий, 1990). Его доля, по учетным данным за 1964–2013 гг., составила $7,5 \pm 1,20$ % в сборах со зверьков, $2,4 \pm 1,41$ % – из входов нор, $30,2 \pm 7,27$ % – из гнезд.

Гигрофильный вид, достигает высокой численности в горно-степном, средней – в субальпийском поясе, в зоне сухих степей встречается крайне редко. Эта блоха не проявляет склонности концентрироваться в каком-либо типе гнезд суслика, как в период размножения хозяина, так и в период его зимовки. Самая высокая численность этих блох и самая высокая доля яйцекладущих самок в Каргинской популяции наблюдаются в сентябре. В течение года развиваются две генерации с выплодом молодых весной и осенью (Базанова, Вержуцкий, 2009).

По нашим наблюдениям за 1990–2013 гг. самки *R. li* с яйцами на разных стадиях развития в микробиотопе суслика встречаются с апреля по сентябрь. На зверьках наибольший процент самок с яйцами отмечен в мае (46,2 %), затем идет спад до августа (25,3 %) и подъем в сентябре (28,6 %). Но самая высокая доля самок с крупными яйцами (14,3%) была, тем не менее, в августе. В гнездах суслика наибольший процент самок с яйцами (57,8–68,1 %) зарегистрирован в мае–июле и сентябре, минимум – в августе (41,4 %). Максимум самок с крупными яйцами в гнездах отмечен в июле (36,8 %).

R. li – ярко выраженный представитель экологической группы «блохи гнезда». Этому виду свойственна слабая миграционная активность и невысокий уровень форезии на сусликах, что объясняется низкой алиментарной активностью. Наиболее активная миграция ко входам нор и форезия на суслике наблюдается в августе–сентябре. Находясь в нежилых гнездах, блохи могут голодать длительное время.

Многолетняя динамика численности R. li

Размах колебаний ИО этого вида на зверьках по годам за период 1964–2017 гг. составил 8,6 раза (0,08–0,69), во входах нор – 50,0 раз (0,0002–0,0100), в гнездах – 216 раз (0,20–43,20). На графиках многолетнего изменения ИО на зверьках и во входах нор заметны подъемы в 60-х, начале 80-х гг. прошлого века и в нулевых–10-х гг. текущего столетия. ИО в гнездах был наиболее высок в 80-х гг. – рис. 18.

Наблюдалось снижение индексов доминирования этого вида во второй половине периода наблюдений (рис. 19).

Колебания ИО *R. li* на зверьках по пятилетиям достигали 2,8 раза, во входах нор – 5,1 раза, в гнездах – 14,1 раза (Приложение 2, табл. 5; рис. 20).

Динамика ИО этих блох на сусликах коррелировала только с изменением их численности во входах нор. Связь ИО *R. li* с динамикой среднегодовой температуры воздуха и количества осадков не обнаружена.

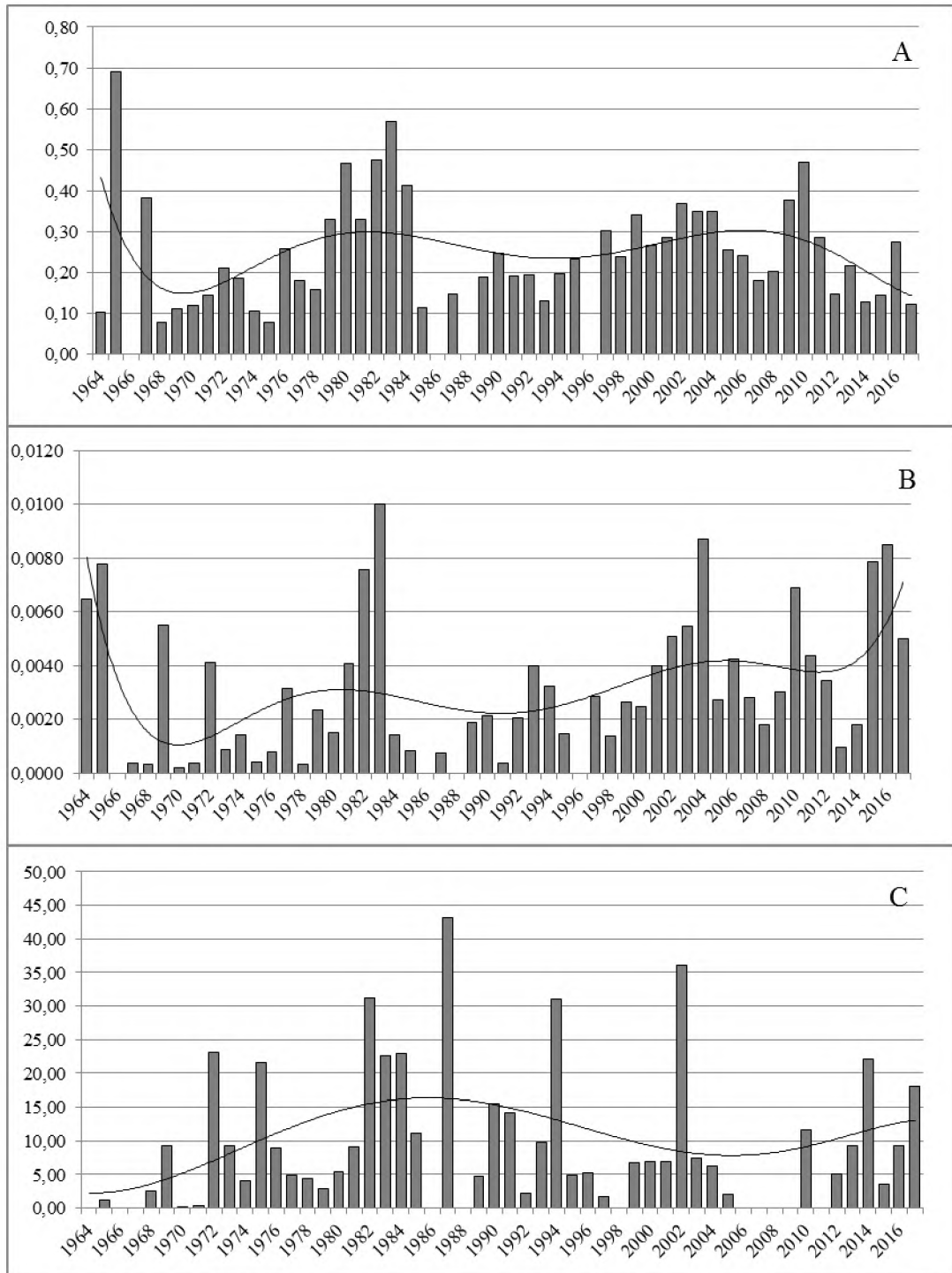


Рис. 18. Изменение индексов обилия *R. li* в микробиотопе длиннохвостого суслика в долине р. Каргы в 1964–2017 гг. по годам: А – ИО на зверьках; В – ИО во входах нор; С – ИО в гнездах. По оси ординат – индексы обилия, по оси абсцисс – годы.

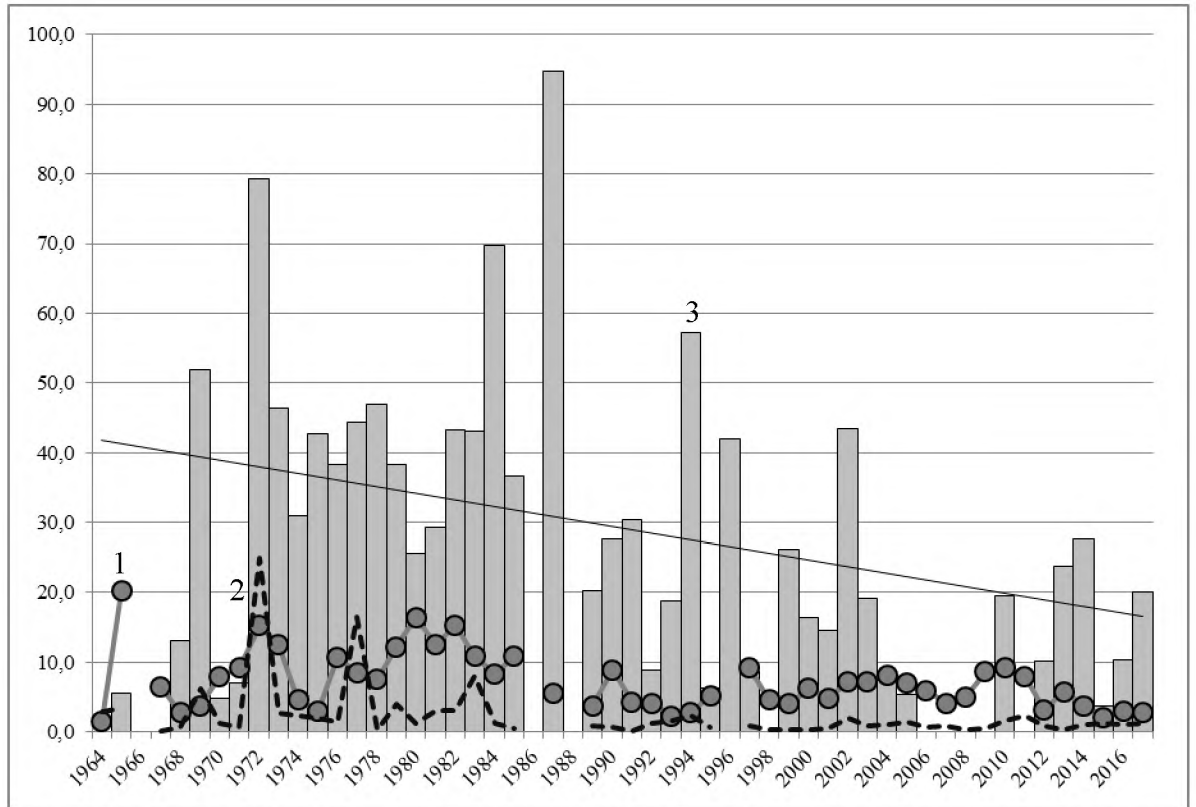


Рис. 19. Индексы доминирования *R. li* в микробиоте длиннохвостого суслика в долине р. Каргы в 1964–2017 гг.: 1 – ИД на зверьках; 2 – ИД во входах нор; 3 – ИД в гнездах (с линией тренда). По оси ординат – индексы доминирования, по оси абсцисс – годы.

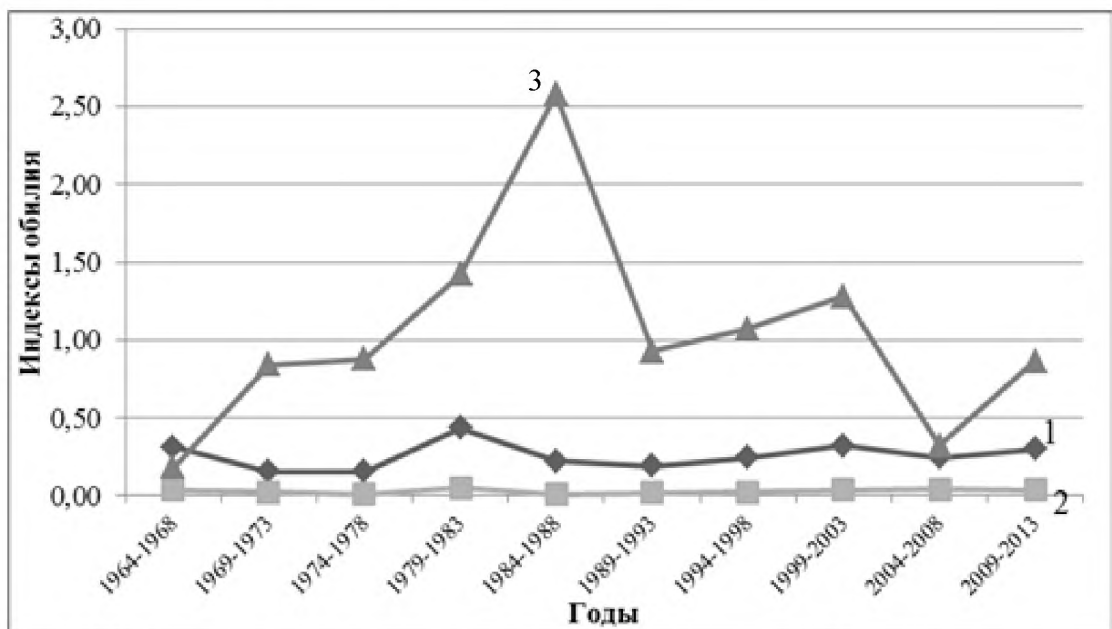


Рис. 20. Изменение индексов обилия *R. li* в микробиоте длиннохвостого суслика в долине р. Каргы в 1964–2013 гг. (в среднем по пятилетиям): 1 – ИО на зверьках; 2 – ИО во входах нор ($\times 10$); 3 – ИО в гнездах ($\div 10$).

По месяцам: найдена положительная связь между ИО на зверьках и температурой воздуха в мае (r_s 0,727); между ИО во входах нор и температурой за теплый период предыдущего и текущего сезона, максимум – с температурой в июне предыдущего года (r_s 0,733 при $P < 0,05$), а также отрицательная связь осадками в сентябре предыдущего года (r_s -0,709).

Пик численности *R. li* в долине р. Каргы пришелся на середину 80-х гг. прошлого века, когда среднегодовая температура воздуха снизилась до минимума (-3,3°), а количество осадков увеличилось до 178,7 мм. Резкое снижение произошло к 2004–2008 гг., в наиболее засушливый и теплый период.

4.5. *Neopsylla mana* Wagner, 1927

Эта блоха паразитирует на широком круге мелких млекопитающих, но наибольшей численности достигает в микробиотопе длиннохвостого суслика. Как и предыдущий вид, относится к экологической группе «блохи гнезд». По нашим данным за 1964–2013 гг., ее доля в сборах со зверьков составила $2,1 \pm 0,27$ %, во входах нор – $0,5 \pm 0,19$ %, в гнездах – $9,0 \pm 2,44$ %. Это относительно ксерофильный вид.

N. mana в рассматриваемом районе достигает наибольшей численности в поясе горных степей и луговостепей, встречается в сухих степях; в субальпике отсутствует. Этот вид относительно равномерно распределяется по территории, встречаясь в разных типах гнезд суслика, хотя процент размножающихся самок в выводковых гнездах выше, чем в индивидуальных. Зимует по большей части в летних гнездах, без хозяина (Вержуцкий, 1990). Блохи способны активно форезировать на суслике и длительно голодать (Базанова, Вержуцкий, 2009).

По результатам просмотра блох без вскрытия за 1990–2013 гг., самки с яйцами отмечались с мая по сентябрь. Но в августе–сентябре популяция представлена, в основном, молодыми особями и особями, прервавшими размножение, у всех блох наблюдается высокая степень развития жирового тела. Наибольшее количество размножающихся самок отмечено в мае и июне. В мае на сусликах доля самок *N. mana* с крупными яйцами составила 30,8 %. В

июне процент самок с яйцами среди блох на зверьках достигал 51,1 %, в том числе с крупными – 24,4 %, в гнездах, соответственно, 71,9 и 17,5 %.

По наблюдениям в инсектарии Тувинской ПЧС, развитие преимагинальных фаз этого вида проходило относительно долго. Молодые имаго появлялись в среднем на 52 день от закладки садка, в массе – на 63-й день. В садке с прокормителем-сусликом выход молодых составил 4,8, с белой мышью – 3,1; в среднем по 5 садкам с золотистыми хомячками – 26,9 на 1 самку.

В естественных условиях в отдельные сезоны мы наблюдали выплод молодых имаго этого вида в гнездах суслика в сентябре.

*Многолетняя динамика численности *N. tana**

В 1964–2017 гг. ИО этого вида на зверьках по годам колебался от 0,01 до 0,23 (в 23 раза), во входах нор ИО изменялся от 0,0000 до 0,0040, в гнездах – от 0,00 до 14,67. Наблюдалось возрастание показателей во второй половине рассматриваемого периода (рис. 21).

Индексы доминирования на зверьках и во входах нор в течение всего периода наблюдений были невысоки, в то время как ИД в гнездах колебались в широких пределах. В целом наблюдается тенденция к снижению доли этого вида в общем запасе блох длиннохвостого суслика (рис. 22).

Размах колебаний ИО этой блохи на зверьках по пятилетиям составил 6,6 раза, во входах нор – 24,6, в гнездах – 5,2 раза (Приложение 2, табл.6; рис. 23).

Между ИО этой блохи в разных частях микробиотопа суслика значимые коэффициенты корреляции получены для показателей по зверькам и входам нор, а также по зверькам и гнездам. Подъемы ИО на зверьках зарегистрированы в 1964–1968, 1979–1983 и 1999–2003 (максимум); снижения – в 1969–1978, 1984–1988 и 2004–2008 гг. Заметный рост ИО во входах нор ИО наблюдался с конца 90-х гг. В гнездах наиболее высокая численность отмечена в 1979–1983 гг., меньшие по величине подъемы – в 1999–2003 и 2009–2013 гг. При сравнении динамики численности *N. tana* со среднегодовыми

климатическими показателями положительная связь выявлена только для ИО на зверьках и температуры воздуха (r_s 0,712 при $P < 0,05$).

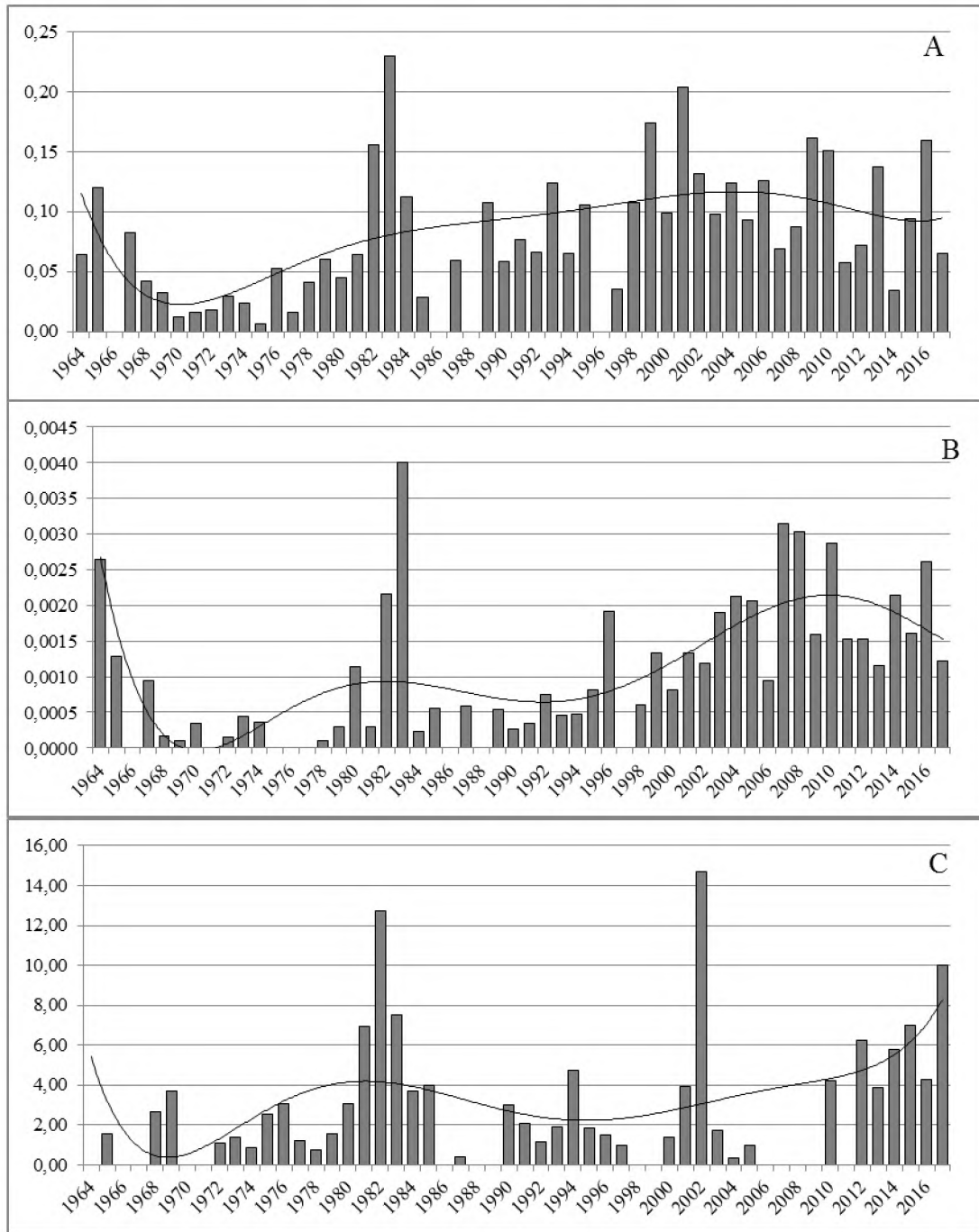


Рис. 21. Изменение индексов обилия *N. tana* в микробиотопе длиннохвостого суслика в долине р. Каргы в 1964–2017 гг. по годам: А – ИО на зверьках; В – ИО во входах нор; С – ИО в гнездах. По оси ординат – индексы обилия, по оси абсцисс – годы.

По месяцам: значимые коэффициенты корреляции получены для ИО на зверьках и температуры воздуха в апреле – сентябре предыдущего года (r_s

0,670–0,952) и теплого сезона текущего года, максимум – с температурой в мае. Для входов нор найдена связь (r_s 0,655–0,785) с температурой воздуха в теплом сезоне (максимум – в мае). Для гнезд значимой связи не обнаружено.

ИО на зверьках и во входах нор отрицательно коррелируют с количеством осадков в сентябре предыдущего года (r_s -0,721 и -0,664). Для гнезд найдена положительная связь с осадками в ноябре (r_s 0,685) и отрицательная – с осадками в феврале до сезона (r_s -0,830).

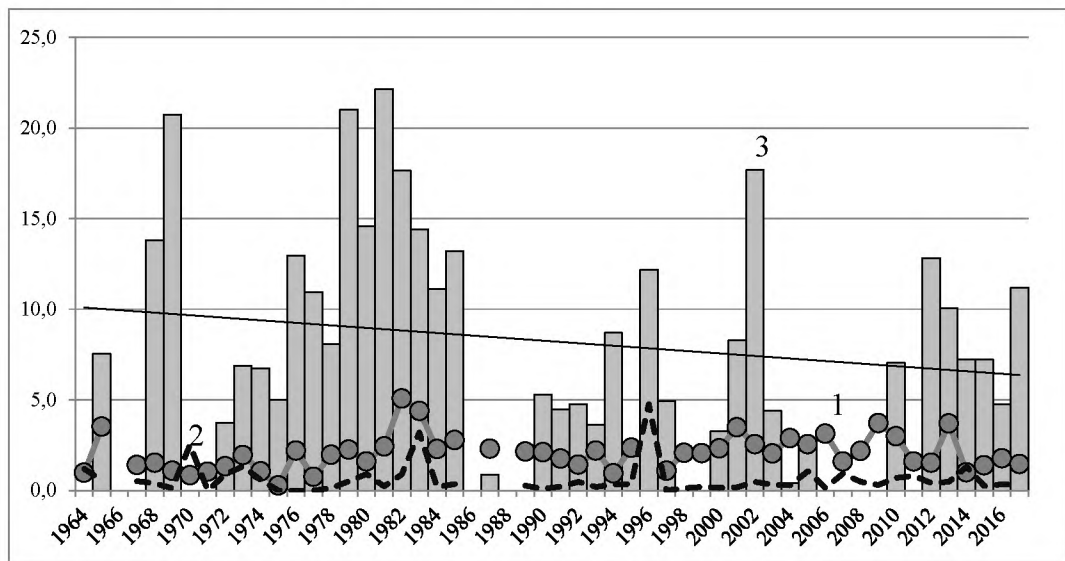


Рис. 22. Индексы доминирования *N. tanax* в микробиотопе длиннохвостого суслика в долине р. Каргы в 1964–2017 гг.: 1 – ИД на зверьках, 2 – ИД во входах нор, 3 – ИД в гнездах (с линией тренда). По оси ординат – индексы доминирования, по оси абсцисс – годы.

В 1979–1983 гг., когда зарегистрирован пик численности этих блох в гнездах суслика, среднегодовая температура воздуха поднялась до $-2,4^{\circ}$ (средний уровень), а количество осадков составило 138,3 (ниже среднего). В 2008–2009 гг., при минимуме осадков, *N. tanax* встречалась в значительном количестве на несвойственных ей субальпийских участках в долине р. Каргы.

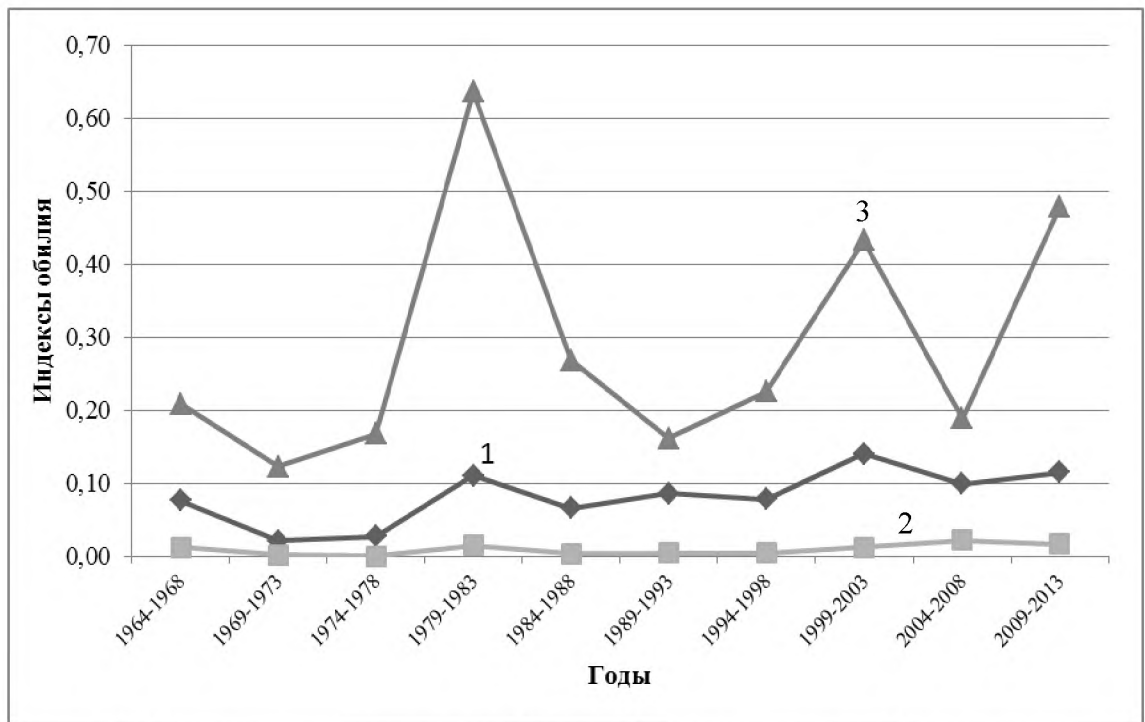


Рис. 23. Изменение индексов обилия *N. tanai* в микробиотопе длиннохвостого суслика в долине р. Каргы в 1964–2013 гг. (в среднем по пятилетиям): 1 – ИО на зверьках; 2 – ИО во входах нор ($\times 10$); 3 – ИО в гнездах ($\div 10$).

4.6. *Frontopsylla hetera* Wagner, 1933

Этот вид блох отличается высокой экологической пластичностью. Паразитирует на широком круге хозяев, чаще всего – на пищухах, даурской и монгольской, при отсутствии других прокормителей может существовать за счет плоскочерепной полевки. Обычный паразит длиннохвостого суслика Каргинской популяции (Базанова, Вержуцкий, 2009; Галацевич, Чульдун, 2015б). Относится к экологической группе «блох шерсти». По нашим данным за 1964–2013 гг., ее доля в сборах с сусликов составила $4,5 \pm 0,52$ %, во входах нор – $3,9 \pm 1,19$ %, в гнездах – $2,3 \pm 0,92$ %. Ксерофильный вид, в субальпийском поясе не отмечен – возможно, из-за отсутствия там основных хозяев, монгольской и даурской пищух. Распределение *F. hetera* по гнездам суслика очень неравномерное, индекс встречаемости за 1990–2016 гг. составил лишь 25,9. По всей вероятности, на заселение микробиотопа суслика этой блохой влияет близость расположения колоний пищух и уровень паразитарного контакта между сусликом и пищухами. Этот вид блох активно форезирует на суслике. Интенсивность размножения *F. hetera* в микробиотопе сус-

лика невысока. По наблюдениям за 1990–2013 гг. наибольший процент самок с яйцами на зверьках (июль) достигает лишь 29,8 % (с крупными яйцами – 7,4 %), во входах нор и в гнездах в июле, соответственно, 12,6 % (3,3 %) и 4,5 % (4,5 %). Молодые блохи появляются в значительном количестве во входах нор в июле, августе и, особенно, в сентябре.

В инсектарии Тувинской ПЧС 13.09.1990 г. был заложен 1 садок с *F. hetera* (15♀ 20♂) на золотистом хомячке. Начало выплода имаго отмечено на 28 день от закладки, массовый выплод – на 49 день, конец – на 65-й день. Всего было собрано 160 молодых блох (10,7 на 1 самку).

Многолетняя динамика численности F. hetera

Разница между среднесезонными ИО этих блох на суслике за период 1964–2017 гг. достигала 52,0 раза (0,01–0,52); во входах нор ИО варьировал от 0,000 до 0,025; в гнездах – от 0,00 до 4,47 (рис. 24).

При значительном возрастании ИО во входах нор в нулевых гг. наблюдалась тенденция к снижению доли этого вида в таксоценозе блох длиннохвостого суслика к концу периода наблюдений (рис. 25).

По пятилетиям разница между минимальным и максимальным ИО на зверьках составила 4,9 раза, по входам нор – 7,4, по гнездам – 13,3 раза (Приложение 2, табл. 7; рис. 26).

При сравнении динамики ИО *F. hetera* в разных частях микробиотопа суслика значимые коэффициенты корреляции получены только для показателей по зверькам и входам нор. В конце наблюдения показатель по гнездам ($0,73 \pm 0,418$), в отличие от других частей микробиотопа суслика, оказался ниже, чем в начале ($1,06 \pm 0,369$). В Горно-Алтайском очаге наблюдается снижение ИО *F. hetera* на монгольских пищухах от 1972–1981 гг. к 2002–2013 гг. (Ярыгина и др., 2014).

С изменением среднегодовой температуры воздуха коррелирует динамика ИО этих блох на сусликах ($r_s 0,742$ при $P < 0,05$).

По месяцам – для ИО в гнездах не найдено связи ни с температурой, ни с осадками. Для ИО на зверьках обнаружена тесная положительная связь с

температурой воздуха в апреле–сентябре текущего и предыдущего сезонов (r_s 0,694–0,927), максимум – в мае текущего сезона. Найдена также отрицательная связь с количеством осадков в июле текущего года (r_s -0,748). По

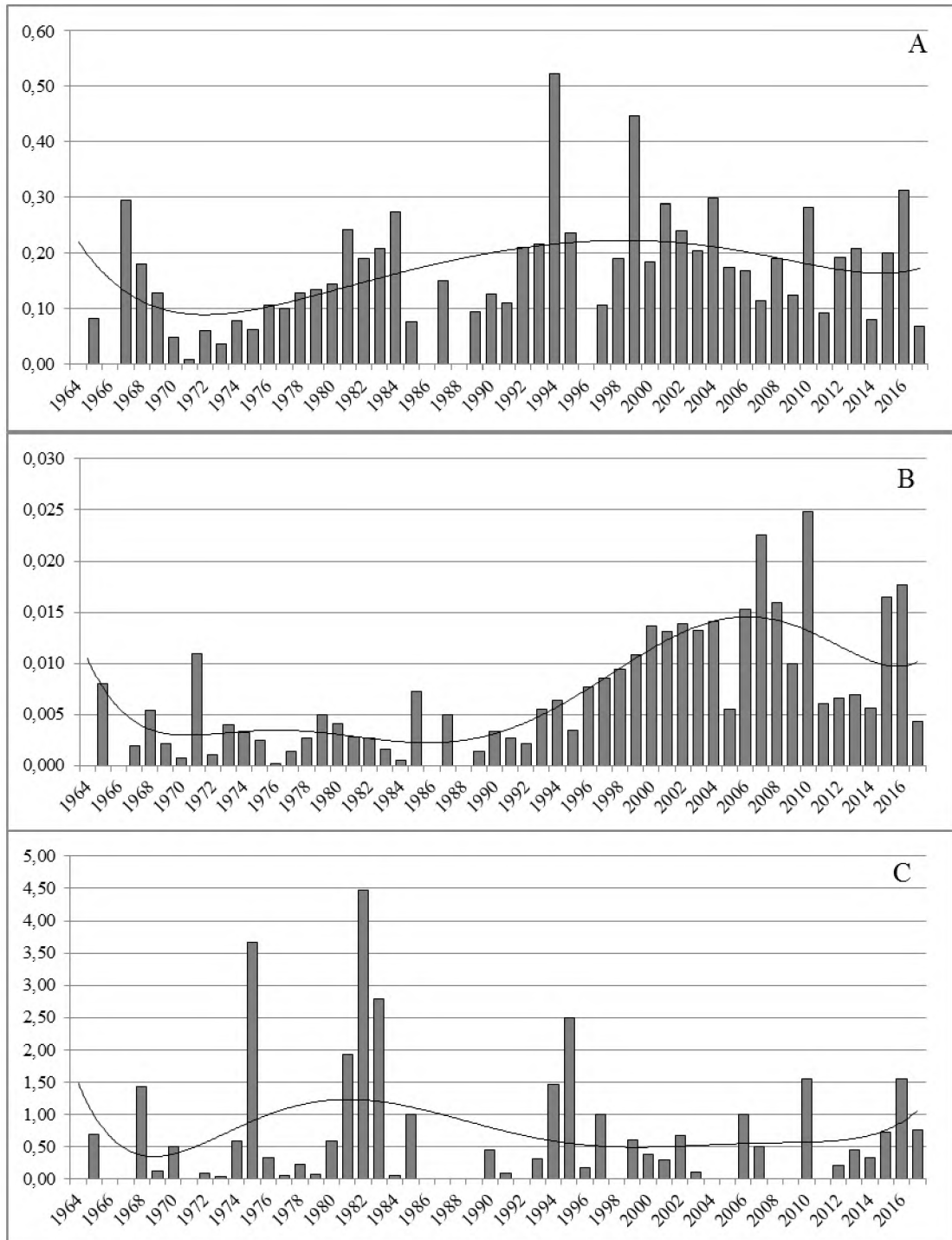


Рис. 24. Изменение индексов обилия *F. hetera* в микробиотопе длиннохвостого суслика в долине р. Каргы в 1964–2017 гг. по годам: А – ИО на зверьках, В– ИО во входах нор, С– ИО в гнездах. По оси ординат – индексы обилия, по оси абсцисс – годы.

входам нор значимые положительные коэффициенты корреляции получены с температурой теплого сезона предыдущего и текущего года (r_s 0,670–0,733). Обнаружена также отрицательная связь с количеством осадков за июль текущего сезона (r_s -0,658).

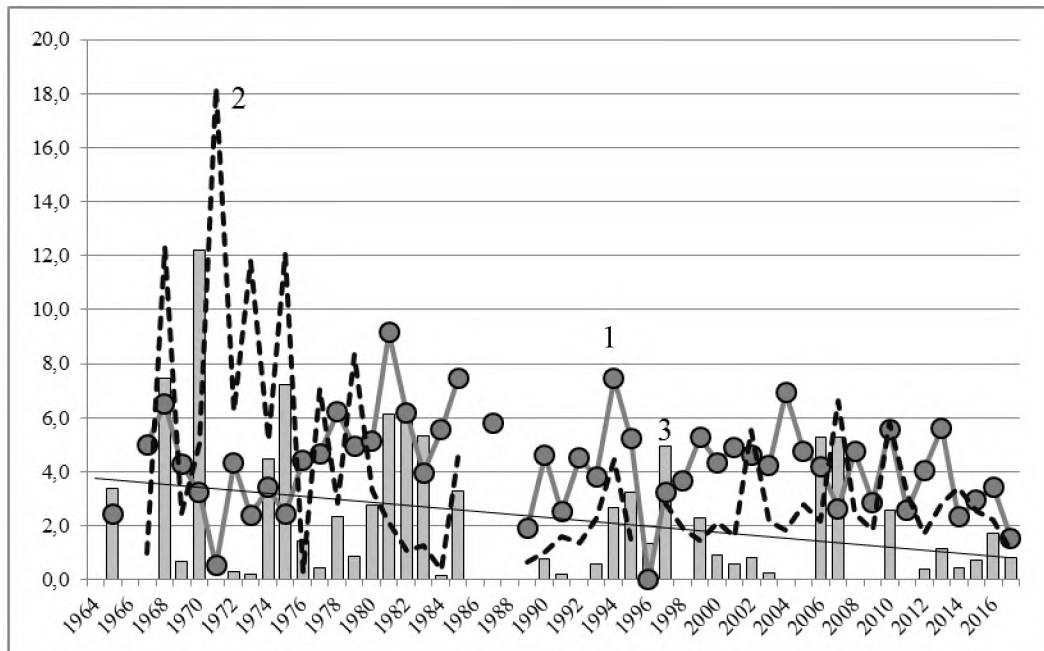


Рис. 25. Индексы доминирования *F. hetera* в микробиоте длиннохвостого суслика в долине р. Каргы в 1964–2017 гг.: 1 – ИД на зверьках, 2 – ИД во входах нор, 3 – ИД в гнездах (с линией тренда). По оси ординат – индексы доминирования, по оси абсцисс – годы.

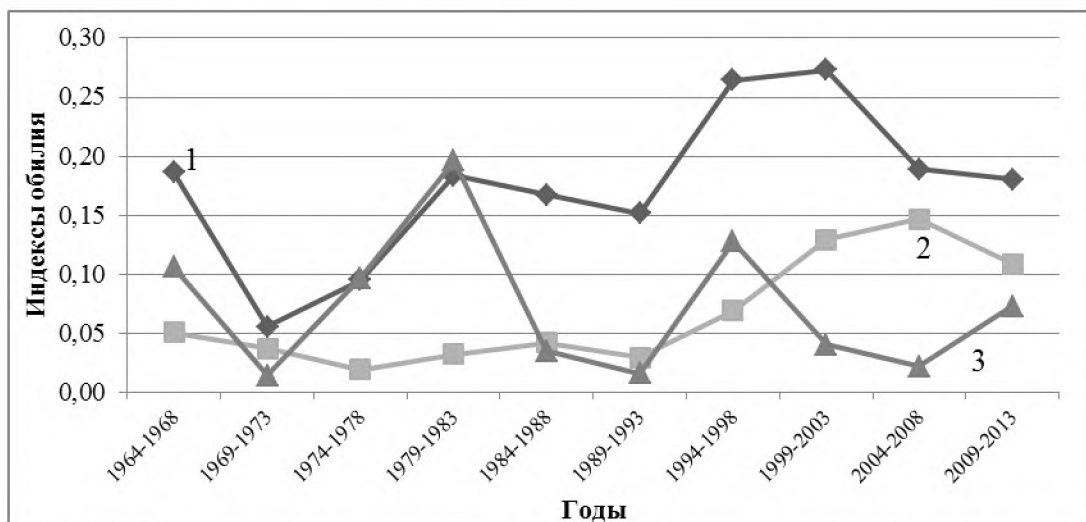


Рис. 26. Изменение индексов обилия *F. hetera* в микробиоте длиннохвостого суслика в долине р. Каргы в 1964–2013 гг. (в среднем по пятилетиям): 1 – ИО на зверьках; 2 – ИО во входах нор ($\times 10$); 3 – ИО в гнездах ($\div 10$).

Таким образом, за рассматриваемый период наиболее заметное снижение численности массовых видов блох длиннохвостого суслика в долине р. Каргы наблюдалось в 1969–1973 гг., при проведении дератизационных и дезинсекционных обработок в мезоочаге.

Для ксерофильных видов блох, специфичных паразитов суслика (*C. tesquorum* и *F. elatoides*), выявлена высокая степень положительной корреляционной связи динамики численности с изменением среднегодовой температуры воздуха, а также с температурой теплого сезона года (апрель–сентябрь) и отрицательная связь – с количеством осадков в сентябре предшествующего года. С начала 90-х гг. прошлого века численность этих блох резко возросла, достигнув максимума в 1999–2008 гг., в наиболее сухой и теплый период. Подобным образом изменялись ИО *N. mana* и *F. hetera* (относительно ксерофильные виды) на зверьках и во входах нор, но пик численности этих видов в гнездах суслика отмечен в другой промежуток времени (1979–1983 гг.).

Самый высокий запас гигрофильной блохи *R. li* зарегистрирован в наиболее влажный и прохладный период (1984–1988 гг.). Для *O. alaskensis* выявлена положительная связь ИО на зверьках и в гнездах с количеством осадков в декабре, пик численности вида отмечен в 1989–1993 гг., когда данный показатель достиг максимума. В то же время ИО этих двух гигрофильных видов блох по входам нор положительно коррелировали с температурой воздуха в теплый сезон года и отрицательно – с количеством осадков в предыдущем сентябре. Их миграционная активность возросла в условиях аридизации климата, как и у всех остальных массовых видов блох суслика.

В 2008–2009 гг. ксерофильные виды (*C. tesquorum*, *F. elatoides*, *N. mana*) достигли высокой численности на несвойственных им субальпийских участках в долине р. Каргы, где расположены ядра популяции суслика.

ГЛАВА 5. ФАКТОРЫ И МЕХАНИЗМЫ ИЗМЕНЕНИЙ ЧИСЛЕННОСТИ МАССОВЫХ ВИДОВ БЛОХ ДЛИННОХВОСТОГО СУСЛИКА В ДОЛИНЕ Р. КАРГЫ

Численность блох в природе зависит, главным образом, от нескольких основных факторов. В первую очередь, это уровень численности их прокормителей, во вторую – особенности погодных (в многолетнем плане – климатических) условий, оказывающих влияние на состояние среды обитания имаго и преимагинальных стадий развития этих насекомых. Из антропогенных факторов особое значение имеют полевые дезинсекционные обработки и качество их выполнения.

В 1964 г., когда был открыт Тувинский природный очаг чумы, численность длиннохвостого суслика и его блох в долине р. Каргы была очень высока. По данным Г.С. Летова из отчета Монгун-Тайгинского эпидотряда за 1964 г. плотность зверьков на 1 га в июле–августе колебалась от 4,0 в опустыненных степях до 38–52 – на участках злаково-разнотравных лугов и в пойме р. Каргы. Общий ИО блох на сусликах достигал 6,64, во входах нор – 0,23 (ИО *S. tesquorum* – 4,27 и 0,17). В 1965 г. плотность суслика составляла 28–32 особей на 1 га, были развернуты масштабные дератизационные обработки. В 1966 г. средняя численность зверьков упала до 8,8 зверьков на 1 га (Крюков, 1971), и отсутствие прокормителей привело к резкому росту миграции блох ко входам нор (ИО достиг 0,33). К дератизационным обработкам добавились дезинсекционные, и к началу 70-х годов численность блох снизилась до минимума: ИО блох на зверьках в отдельные годы этого периода составлял лишь 1,38, во входах нор – 0,01, в гнездах – 4,1.

Эффективность дезинсекции в долине р. Каргы по данным И.Л. Крюкова (1987) сохранялась в течение 5–6 лет. В Саглинском мезоочаге сплошные дезинсекционные обработки, проведенные в 1981–1985 гг. на всей территории популяции суслика, привели к резкому снижению численности блох, которая не восстановилась полностью и через 30 лет. Это вызвало элиминацию возбудителя чумы, эпизоотии в долине реки Саглы не регистрируются с

1985 г. (Вержущкий и др., 2014). В долине р. Каргы обработки не были сплошными. На участках, обработанных в 60-х гг. прошлого столетия, к концу 70-х гг. влияние дезинсекционных мероприятий, вероятно, закончилось, началось восстановление численности блох. Скорость восстановления зависела от обработанной площади и степени изолированности поселений суслика на этом участке. С конца 70-х гг. плотность суслика по данным весенних учетов стабилизировалась на уровне 3–4 зверька на 1 га. Основным фактором, влияющим на численность блох, стало, по-видимому, изменение климата.

C. tesquorum

Предполагается (Васильев, 1971; Вержущкий и др., 2009), что у *C. tesquorum* в сибирских очагах в течение года развивается только одна генерация, при этом смена поколений происходит в середине лета. Но в Кавказских очагах чумы необходимым условием существования в природе паразитов горного и малого сусликов *C. tesquorum elbrusensis* и *C. tesquorum circaucasicus* считается наличие двух сменяющих друг друга генераций. Суммарная продолжительность развития преимагинальных фаз и срока жизни физиологически активных имаго только одной генерации недостаточна для полного годового цикла, особенно в степных и полупустынных местообитаниях. Выплод имаго первого поколения происходит в июле – августе в гнездах, где зверьки жили в мае–июне. Развитие второй генерации приурочено к гнездам, где зверьки жили во второй половине лета, выплод имаго начинается в сентябре, часть зимует в коконах и выплывается в апреле.

В условиях высокогорья более массовой является вторая генерация, так как развитие преимагинальных фаз проходит при более оптимальном соотношении температуры–влажности во второй половине лета. В степных и полупустынных районах более благоприятные гидротермические условия складываются в первой половине лета, здесь многочисленнее 1-я генерация (Белявцева, 2006, 2012). Вероятно, в Юго-Западной Туве в 70–80-е гг. прошлого века, в условиях прохладного и влажного климата хватало одной гене-

рации *C. tesquorum* для поддержания существования вида в течение года. Можно также предположить, что в отдельные благоприятные сезоны часть блох летнего выплода вступала в размножение. Под влиянием наблюдающейся в последние десятилетия аридизации климата эти исключения стали правилом.

Цикл развития многих видов блох от откладки яиц до выплода имаго в благоприятных условиях проходит за короткое время. При наиболее благоприятном соотношении температуры и влажности в лаборатории цикл развития блох суслика может завершиться за 29–33 дня (Васильев, 1971). Для *Nosopsyllus laeviceps kuzenkovi* указывается минимальный срок развития 21–23 дня (Amin et al., 1993). По нашим наблюдениям в условиях инсектария, после подсадки блох к прокормителю первые молодые имаго *C. tesquorum* появляются в среднем на 25–26 день, массовый выплод происходит на 40–45 день, молодые блохи сразу включаются в размножение. То есть, при благоприятных условиях цикл «от яйца до яйца» занимает не более 1,5 месяцев.

В природе в теплую весну *C. tesquorum* могут начать яйцекладку уже в апреле, что мы наблюдали в 2014 г. Массовое размножение происходит в выводковых гнездах в мае–начале июня. Но размножение в присутствии хозяина продолжается и дальше, в отдельные годы вплоть до сентября. В среднем за 1990–2013 гг., при просмотре блох без вскрытия, в июле доля самок с яйцами в сборах со зверьков составила 72,7 %, из входов нор – 43,9 %, из гнезд – 46,1%. Даже в августе на зверьках зарегистрировано 59,8, во входах нор – 32,2, в гнездах – 23,1 % самок с яйцами на разных стадиях развития.

Наиболее высокие ИО этих блох во всех частях микробиотопа суслика в среднем за 1990–2013 гг. наблюдались в мае–июне (рис. 27). Обращает на себя внимание плавное снижение ИО на сусликах от июля к августу, практически одинаковые показатели по входам нор в эти месяцы. По данным Д.Б. Вержуцкого (1990), в 1982–1984 гг. на Каргинском участке наблюдалось резкое снижение ИО *C. tesquorum* на зверьках и во входах нор от июля к августу.

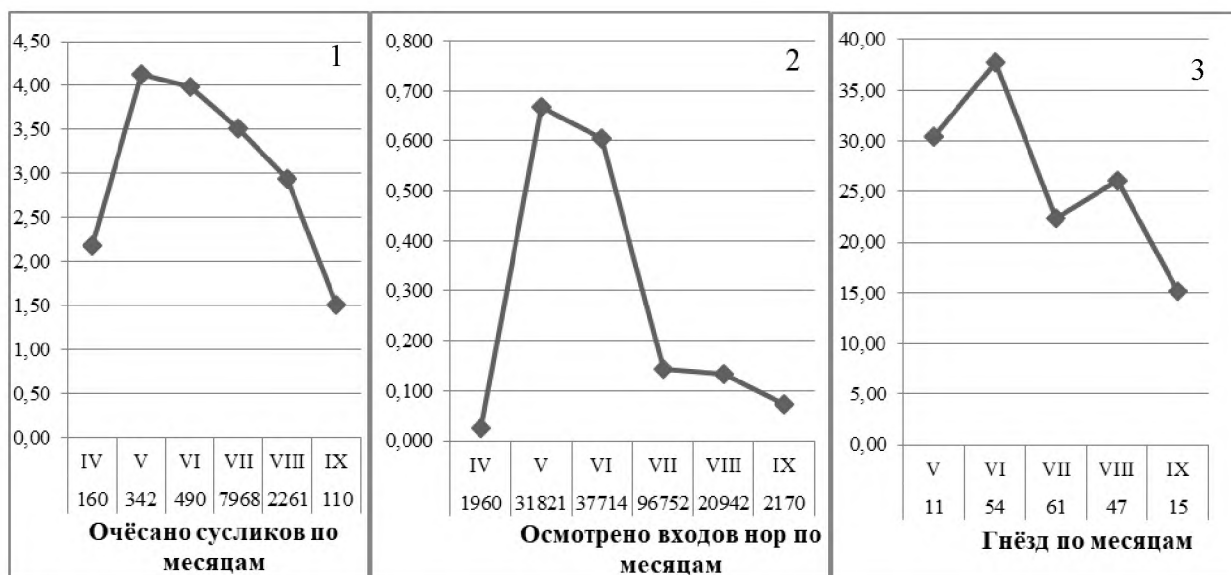


Рис. 27. Сезонное изменение индексов обилия *C. tesquorum* в микро-биотопе длиннохвостого суслика в долине р. Каргы в среднем за 1990–2013 гг. По оси ординат – индексы обилия: 1 – ИО на зверьках; 2 – ИО во входах нор; 3 – ИО в гнездах.

Интересен опыт разбора 4 гнезд суслика, добытых в июле 2015 г. на левом берегу р. Каргы (урочища Кок-Доргун и Кургак). Все гнезда были обитаемыми в текущем году, одно, предположительно, – зимовочно-выводковое, 2 – выводковые летние; 1 гнездо из ур. Кургак – летнее индивидуальное. При первом разборе в 3 гнездах из ур. Кок-Доргун собрано 120 блох, в том числе 78 *C. tesquorum*, а также учтено более 3400 личинок блох. В гнезде из ур. Кургак (№ 4) было собрано 95 блох, в том числе 40 *C. tesquorum* и найдено 3 личинки блох. Был добавлен корм для личинок, в течение месяца повторные разборы проводились раз в 10 дней, в дальнейшем – раз в месяц.

Несмотря на отсутствие нормальных условий для хранения гнезд, за 9 месяцев выбрано 1595 имаго *C. tesquorum* (из них из гнезда № 4 – лишь 2 экз.). Личинки в массе отмечались до середины сентября, единичные – до 03.12. Массовый выплод имаго отмечен в сентябре–октябре, еще один подъем зарегистрирован в феврале (рис. 28). Мы предполагаем, что в гнезде № 4 на момент его раскопки суслик не жил, поэтому блохи летнего выплода не размножались. В остальных гнездах блохи имели возможность питаться и размножаться, отсюда снижение численности имаго и огромное число личи-

нок. К осени в этих гнездах премагинальные фазы завершили развитие, образовался очень высокий запас молодых блох (в естественных условиях имаго выплодятся бы, по всей вероятности, в сентябре и апреле–мае).

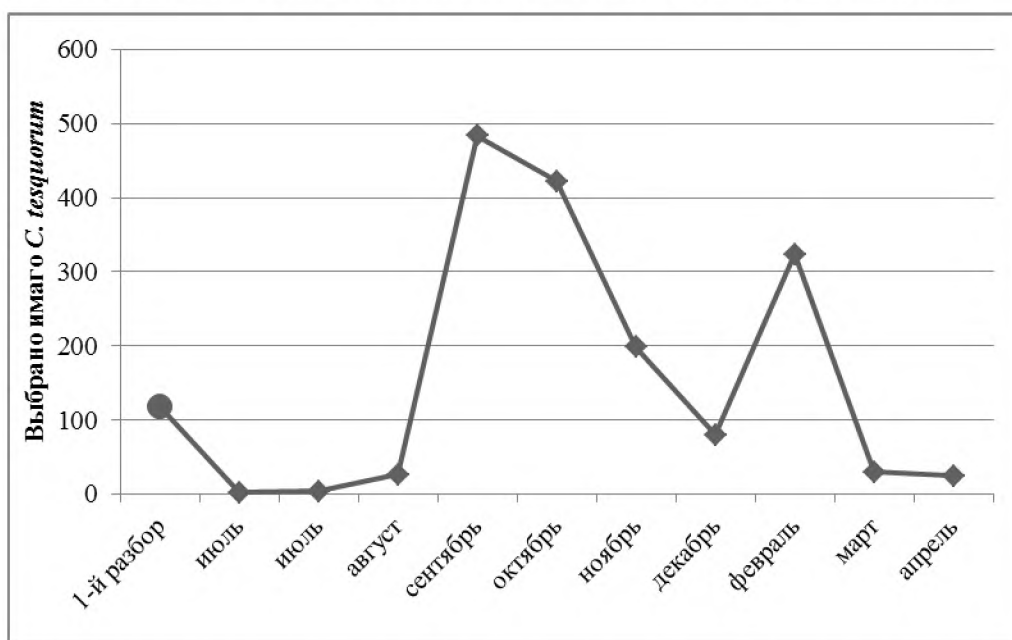


Рис. 28. Выплод имаго *C. tesquorum* в 4 гнездах длиннохвостого суслика, добытых 5–10.07.2015 г. в урочищах Кок-Доргун и Кургак (левобережье р. Каргы). Первые 3 разбора гнезд – в июле с интервалом 10 дней, последующие – раз в месяц.

Наращение численности *C. tesquorum* во входах нор с начала 90-х гг. прошлого века шло, в основном, за счет весенне-раннелетних показателей (рис. 29). Проведено сравнение численности блох во входах нор в среднем за 1990–2013 гг. в мае–июне (обследовано 69535 входов) и в июле (96732 входа). ИО *C. tesquorum* во входах нор в среднем за май–июнь (0,753) в 5,2 раза превысил средний за июль (0,145), выборка весенних (май–июнь) индексов по пятилетиям значительно отличается от выборки июльских индексов. Критерий Манна-Уитни (U) равен 0, разница значима при уровне значимости $\leq 0,01$. По пятилетиям (за период 1990–2013 гг.) весенний ИО возрос в 5,2 раза, а летний – в 3,9 раза (рис. 30).

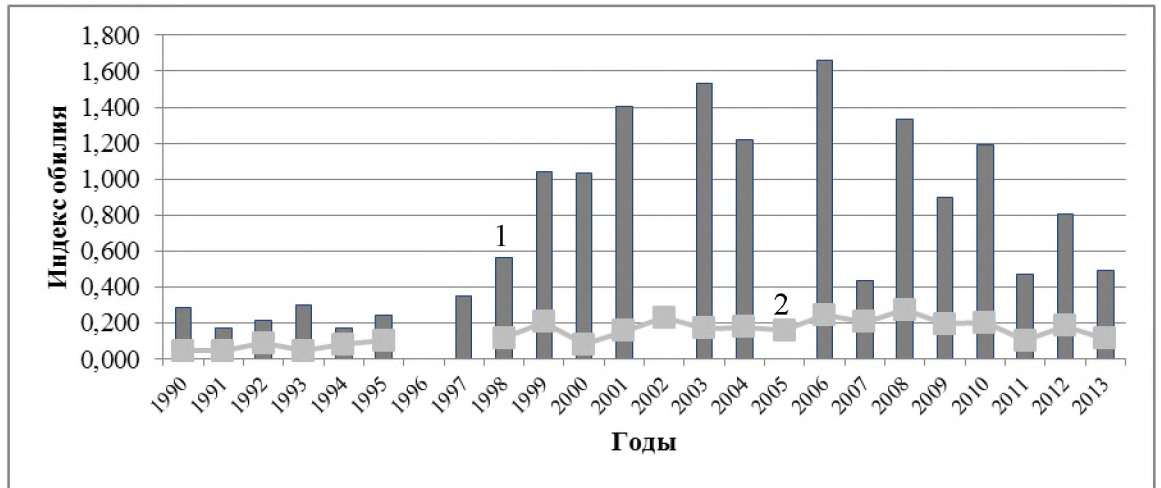


Рис. 29. Индексы обилия *C. tesquorum* во входах нор длиннохвостого суслика в долине р. Каргы в мае–июне (1) и июле (2) в 1990–2013 гг. (по годам).

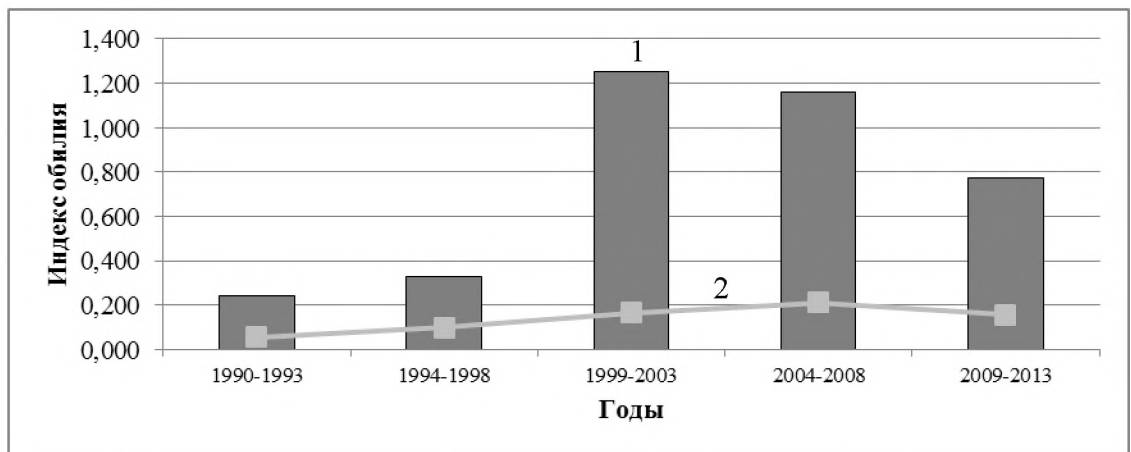


Рис. 30. Индексы обилия *C. tesquorum* во входах нор длиннохвостого суслика в долине р. Каргы в мае–июне (1) и июле (2) в 1990–2013 гг. (по пятилетиям).

Вероятно, в условиях наблюдающегося потепления климата значительная часть блох, вылупившихся в гнездах в июне–начале июля, успевает отложить яйца, из которых к сентябрю выходит новое поколение (или зимует в коконах). Нарастание численности *C. tesquorum* в последние десятилетия объясняется развитием более чем одного поколения блох в течение года, хотя бы для части популяции (блохи, имеющие постоянный доступ к прокормителю).

F. elatoides

Движение индексов обилия этого вида по пятилетиям во всех частях микробиотопа суслика проявляет большое сходство с динамикой численности *C. tesquorum*.

Л.П. Базанова и Д.Б. Вержуцкий (2009) отмечают такую особенность биологии вида как отсутствие кладки яиц у самок выплода текущего года. По нашим наблюдениям в инсектарии, выплод молодых имаго в теплый период года начинается в среднем на 41 день от закладки садка, массовый выплод – на 58-й. То есть из яиц, отложенных в середине мая, новое поколение может выйти в середине июля. В естественных условиях наиболее интенсивное размножение происходит в мае в выводковых гнездах суслика. По нашим данным, в среднем за 1990–2013 гг. в мае в гнездах у 68,8 % самок отмечены яйца, у 34,4 % – крупные. Эти показатели постепенно снижаются до августа (20,0 % самок с яйцами, 6,7 % – с крупными). Но на зверьках в июле и августе доля самок с развивающимися яйцами (57,1 % и 45,9 %) была выше, чем в гнездах (48,5 и 20,0 %). Во входах нор в июле самок с яйцами было 35,1 %, в августе – 18,8 %.

Сезонный ход численности представлен по левобережью р. Каргы: на зверьках в среднем за 2007–2013 гг., во входах нор – за 2001–2013 гг., в гнездах – за 2001–2015 гг. (рис. 31). Наиболее высокие ИО во всех частях микробиотопа суслика отмечаются в мае. В гнездах имеется еще один летний подъем, втрое меньше весеннего. Графики сезонного хода численности этой блохи резко отличаются от графиков, приведенных Д.Б. Вержуцким (1990) для Каргинской популяции суслика в 1982–1984 гг., более соответствуя ходу численности в Барлыкской популяции в 1985–1987 гг. Отличием нашего графика явилось лишь снижение ИО в гнездах в сентябре (в Барлыкской популяции был отмечен рост ИО в этом месяце). Но в отдельные годы в долине р. Каргы в сентябре наблюдается массовый выплод молодых *F. elatoides*.

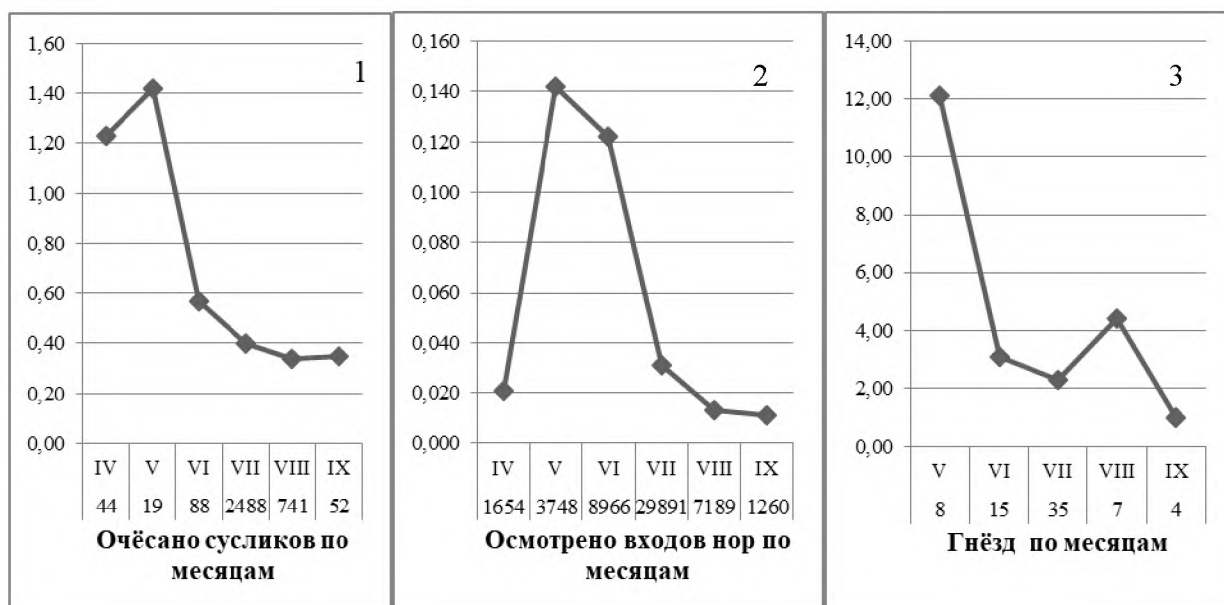


Рис. 31. Сезонное изменение индексов обилия *F. elatoides* в микробиотопе длиннохвостого суслика на левобережье р. Каргы. 1 – на зверьках (в среднем за 2007–2013 гг.); 2 – во входах нор (в среднем за 2001–2013 гг.); 3 – в гнездах (в среднем за 2001 – 2015 гг.). По оси ординат – индексы обилия.

На рис. 32 представлены результаты разборов 4 гнезд суслика, добытых 5–10.07 2015 г. (см. выше). При первом разборе из этих гнезд собрано лишь 10 экз. *F. elatoides*, при повторных разборах – 378 экз. Массовый выплод молодых имаго происходил в сентябре–ноябре, еще один пик зарегистрирован в феврале. График выплода *F. elatoides* практически такой же, как у *C. tesquorum* (рис. 27).

В природных условиях выход имаго из коконов в этих гнездах произошел бы в сентябре и апреле–мае. ИО *F. elatoides* во входах нор за май–июнь в среднем за 1990–2013 гг. (0,057) в 4,1 раза превысил средний за июль (0,014) – рис. 33. При сравнении выборок весенних (май–июнь) и июльских индексов по пятилетиям критерий Манна-Уитни оказался в зоне неопределенности при уровне значимости между 0,01 и 0,05 ($U = 2$).

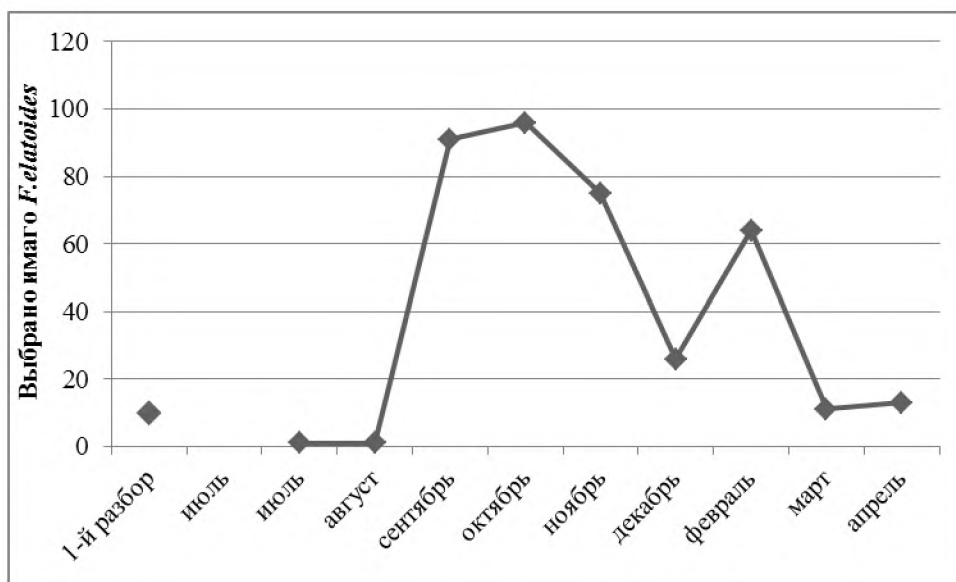


Рис. 32. Выплод имаго *F. elatoides* в 4 гнездах длиннохвостого суслика, добытых 5–10.07.2015 г. в урочищах Кок-Доргун и Кургак (левобережье р. Каргы). Первые 3 разбора гнезд – в июле с интервалом 10 дней, последующие – раз в месяц.

Нарастание среднесезонных ИО во входах шло, как и у *C. tesquorum*, в основном, за счет весенних показателей. По пятилетиям (за период 1990–2013 гг.) весенний ИО возрос в 8,8 раз, а летний – в 4,4 раза (рис. 34).

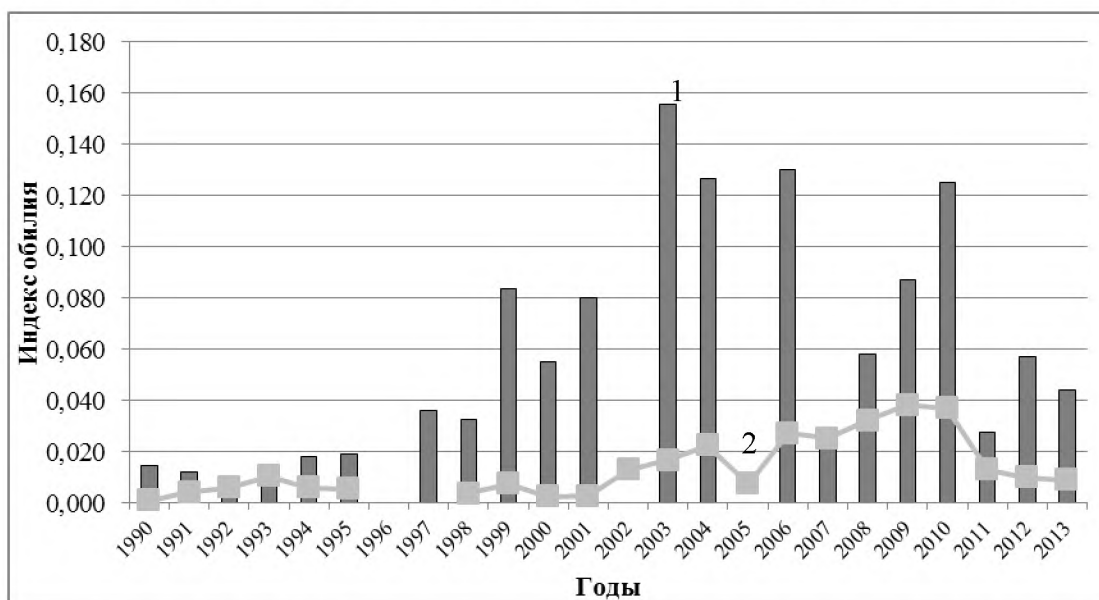


Рис. 33. Индексы обилия *F. elatoides* во входах нор длиннохвостого суслика в долине р. Каргы в мае–июне (1) и июле (2) в 1990–2013 гг. (по годам).

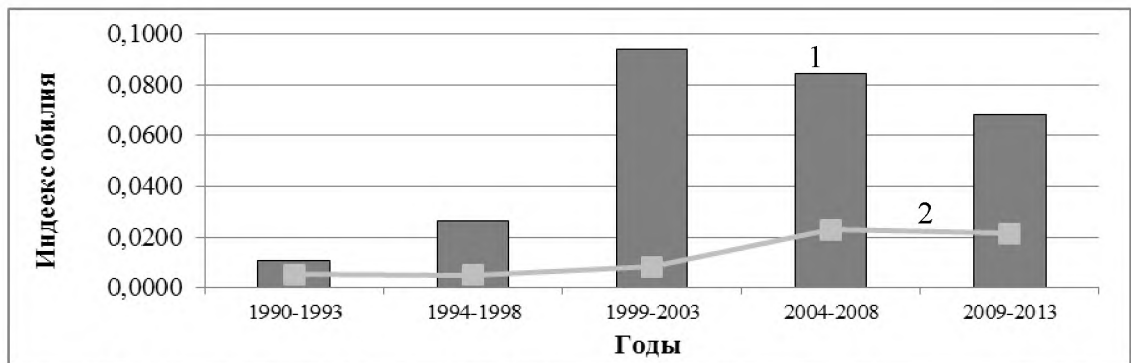


Рис. 34. Индексы обилия *F. elatoides* во входах нор длиннохвостого суслика в долине р. Каргы в мае–июне (1) и июле (2) в 1990–2013 гг. (по пятилетиям).

Вероятно, в условиях аридизации климата молодые блохи включаются в размножение в том же году; в сентябре–апреле происходит выплод второй генерации, чем и объясняется скачок численности *F. elatoides* в последние десятилетия.

O. alaskensis

Графики сезонного хода численности за 1990–2013 гг. (рис. 35) сильно отличаются от данных за 1982–1984 гг. Д.Б. Вержуцкого (1990). Отсутствует резкий подъем численности на зверьках в сентябре; во входах нор и гнездах – в августе (но при повторных разборах июльских гнезд в 2015 г. наиболее активный выплод молодых *O. alaskensis* происходил именно в августе – рис. 36). При первом разборе в трех гнездах из урочища Кок-Доргун собрано 19 особей *O. alaskensis*, при повторных разборах – 131 молодых имаго, из них 65 – в августе.

ИО этих блох во входах нор за май–июнь в среднем за 1990–2013 гг. (0,0089) превысил июльский (0,0049) в 1,8 раза (рис. 37). Разница между выборками по пятилетиям (рис. 38) достоверна, критерий Манна-Уитни значим при $P \leq 0,05$ ($U = 1$). Весенний показатель увеличился от минимума в 1994–1998 до максимума в 2009–2013 гг. в 2,1 раза, летний возрос от минимума в 1999–2003 гг. до максимума в 2009–2013 гг. в 2,8 раза.

O. alaskensis – единственная блоха суслика, способная размножаться не только летом, но и зимой, на спящем хозяине. Это дает ей преимущество,

позволяя избегать конкуренции с другими, более многочисленными видами. Положительная корреляция численности этого вида с количеством осадков в декабре, видимо, не случайна – для этих блох благоприятны условия, препятствующие глубокому промерзанию почвы.

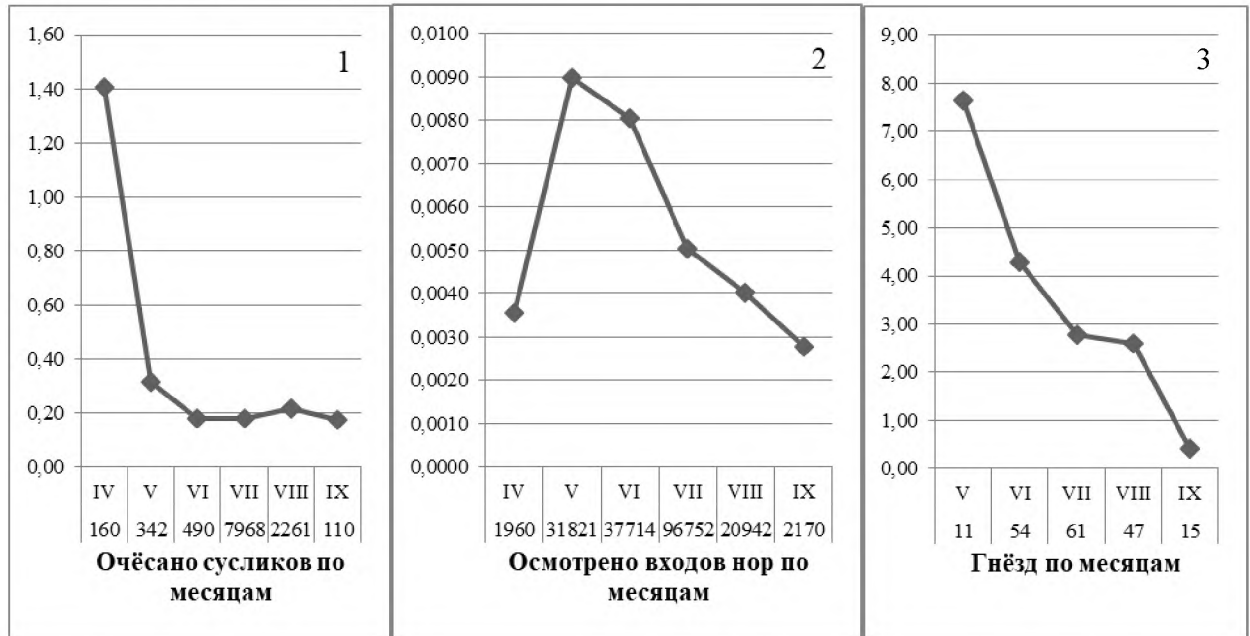


Рис. 35. Сезонное изменение индексов обилия *O. alaskensis* в микробиоте длиннохвостого суслика в долине р. Каргы в среднем за 1990–2013 гг. По оси ординат – индексы обилия: 1 – ИО на зверьках; 2 – ИО во входах нор; 3 – ИО в гнездах.

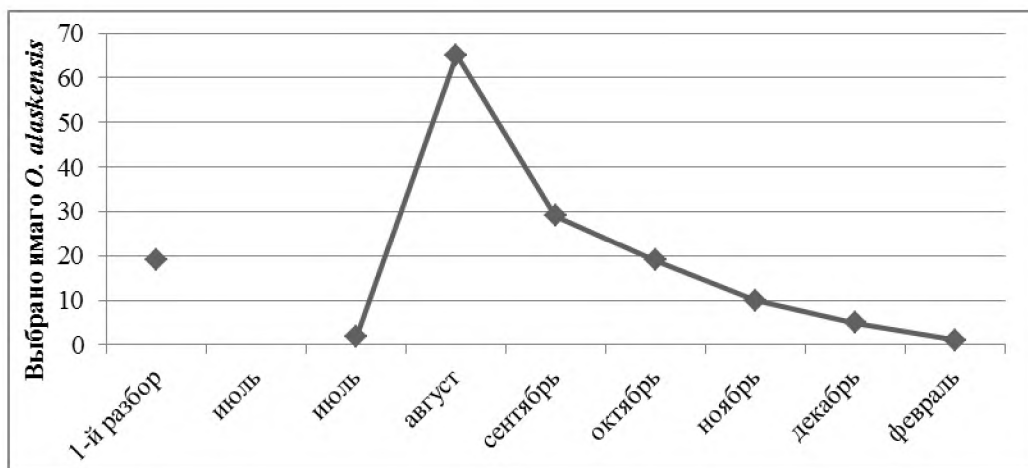


Рис. 36. Выплод имаго *O. alaskensis* в 3 гнездах длиннохвостого суслика, добытых 5–10.07.2015 г. в урочище Кок-Доргун (левобережье р. Каргы). Первые 3 разбора гнезд – в июле с интервалом 10 дней, последующие – раз в месяц.

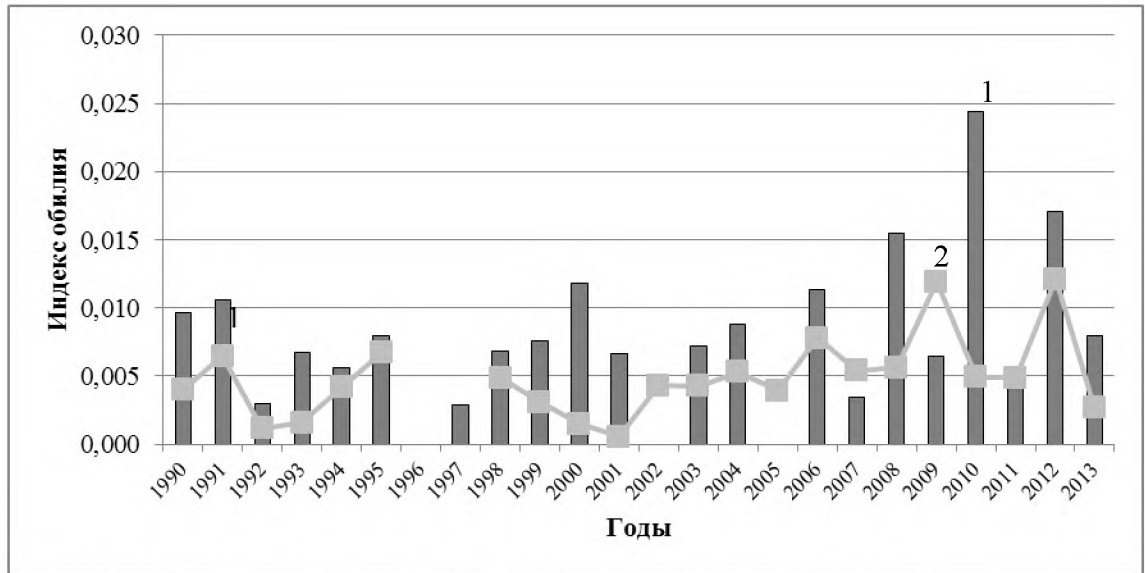


Рис. 37. Индексы обилия *O. alaskensis* во входах нор длиннохвостого суслика в долине р. Каргы в мае–июне (1) и июле (2) в 1990–2013 гг. (по годам).

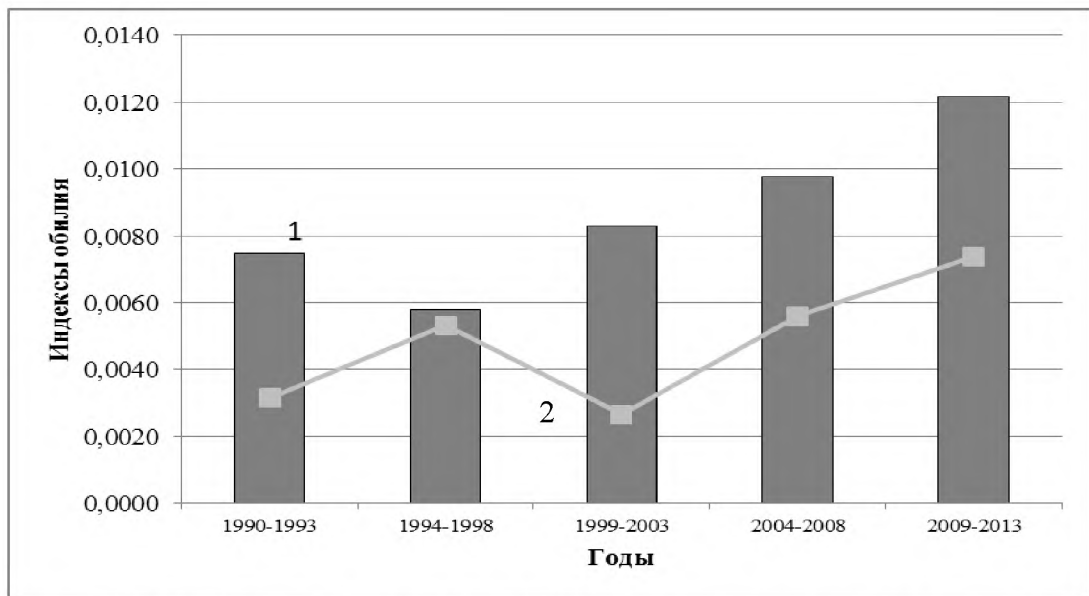


Рис. 38. Индексы обилия *O. alaskensis* во входах нор длиннохвостого суслика в долине р. Каргы в мае–июне (1) и июле (2) в 1990–2013 гг. (по пятилетиям).

Несмотря на активное размножение, численность этого вида в последние десятилетия снижается, хотя ИО блох во входах нор даже возрос. Причиной снижения запаса этого вида мы предполагаем усиление конкуренции с ксерофильными видами, в первую очередь, с *C. tesquorum* в период летнего размножения. Вероятно и прямое отрицательное воздействие аридизации

климата, обуславливающей снижение влажности в гнездах на этих самых гигрофильных блох суслика.

R. li

Низкий ИО этой блохи в гнездах в 1964–1968 гг. ($1,83 \pm 0,675$ – посчитан по 27 гнездам) не соответствует высоким показателям на зверьках и во входах нор за этот период. Скорее всего, гнезда были добыты не в оптимальных для *R. li* местообитаниях. Надо учесть очень высокую степень привязанности данного вида к гнездам. За 1968–2013 гг. (9 пятилетий) доля ИО этих блох в гнездах в общем запасе ни разу не опускалась ниже 91 %, составив в среднем $97,2 \pm 0,71$ %, поэтому показатель 83,3 % в 1964–1968 вызывает сомнения. В 1969–1983, 1989–1988 гг. он превысил 98 %, в 1984–1988 гг. (при подъеме количества осадков) – достиг 99,4 %.

Таким образом, реальное значение ИО *R. li* в гнездах суслика для 1964–1968 гг. должно быть не менее 20,0, и численность данного вида в гнездах снизилась к концу наблюдений примерно в 2,5 раза по сравнению с началом. Разница между максимальным (в 1984–1988 гг.) и минимальным (в 2004–2008 гг.) значением ИО составила 7,0 раз. Динамика ИО блохи в гнездах с такой поправкой положительно коррелирует со среднегодовым количеством осадков, с осадками в январе, мае и июне, а также отрицательно коррелирует с температурой воздуха в теплый сезон года.

Изменение численности *R. li* за последние 50 лет (подъем в середине 80-х гг. прошлого века, в наиболее прохладный и влажный период, и резкое снижение в середине нулевых гг., в наиболее теплый и засушливый период) наблюдалось не только в Туве. В Горно-Алтайском очаге чумы данный вид блох в 70–80-х гг. XX века был обычным в популяции монгольской пищухи, а с 2003 г. вообще не регистрируется в очаге, что объясняется климатическими изменениями (Корзун, 2013; Ярыгина и др., 2014).

По всей вероятности, *R. li* испытывает значительное конкурентное давление со стороны *C. tesquorum*. По нашим наблюдениям, при низкой числен-

ности основного переносчика *R. li* вполне благополучно живет и активно размножается в выводковых гнездах суслика. В выводковых гнездах с большим количеством размножающихся *C. tesquorum* *R. li* представлены малым числом особей. Нам приходилось разбирать индивидуальные гнезда, где *C. tesquorum* присутствовали, но не размножались. В таких гнездах размножение *R. li*, а также *N.mana*, проходило активно.

Сезонный ход численности в микробиотопе длиннохвостого суслика по данным за 1990–2013 гг. показан на рис. 39. В 1982–1984 гг. не только запас этих блох был гораздо выше, особенно в гнездах, но и графики сезонного хода численности существенно отличались. На зверьках было 2 подъема ИО (небольшой в июне и максимальный в августе, за которым следовал спад в сентябре). Самый низкий ИО отмечен в июле. Во входах нор ИО круто возрастал от мая до августа, а затем снижался в сентябре. Максимум в гнездах приходился на август–сентябрь (Вержуцкий, 1990).

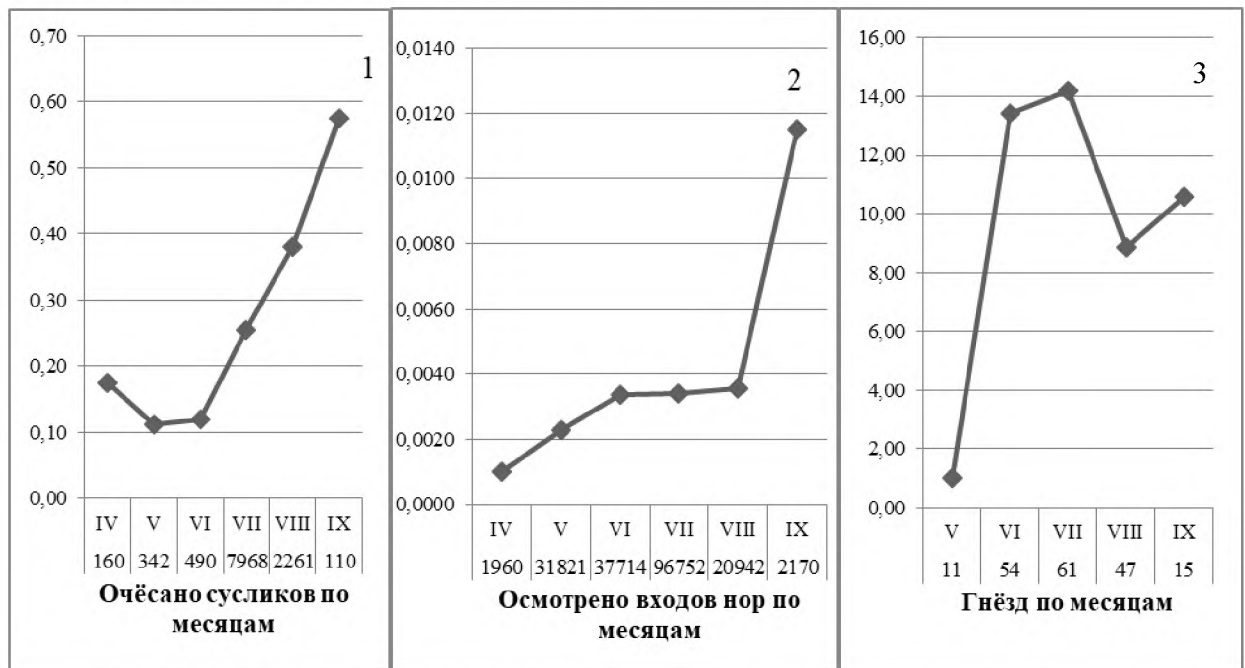


Рис. 39. Сезонное изменение индексов обилия *R. li* в микробиотопе длиннохвостого суслика в долине р. Каргы в среднем за 1990–2013 гг. По оси ординат – индексы обилия: 1 – ИО на зверьках; 2 – ИО во входах нор; 3 – ИО в гнездах.

При первом разборе 4 гнезд суслика, добытых в июле 2015 г. (см. выше) среди 215 собранных блох было лишь 6 экз. *R. li* (в 3 выводковых гнездах найдено 2 особи, в 1 индивидуальном – 4). При повторных разборах выплота молодых имаго не отмечено. В природе мы наблюдали преобладание молодых блох среди собранных *R. li* в отдельных гнездах в мае и во входах нор в сентябре (около 60 % просмотренных самок).

Индексы обилия *R. li* во входах нор в мае–июне и в июле в среднем за 1990–2013 гг. практически не различались (0,0031 и 0,0033) – рис. 40.

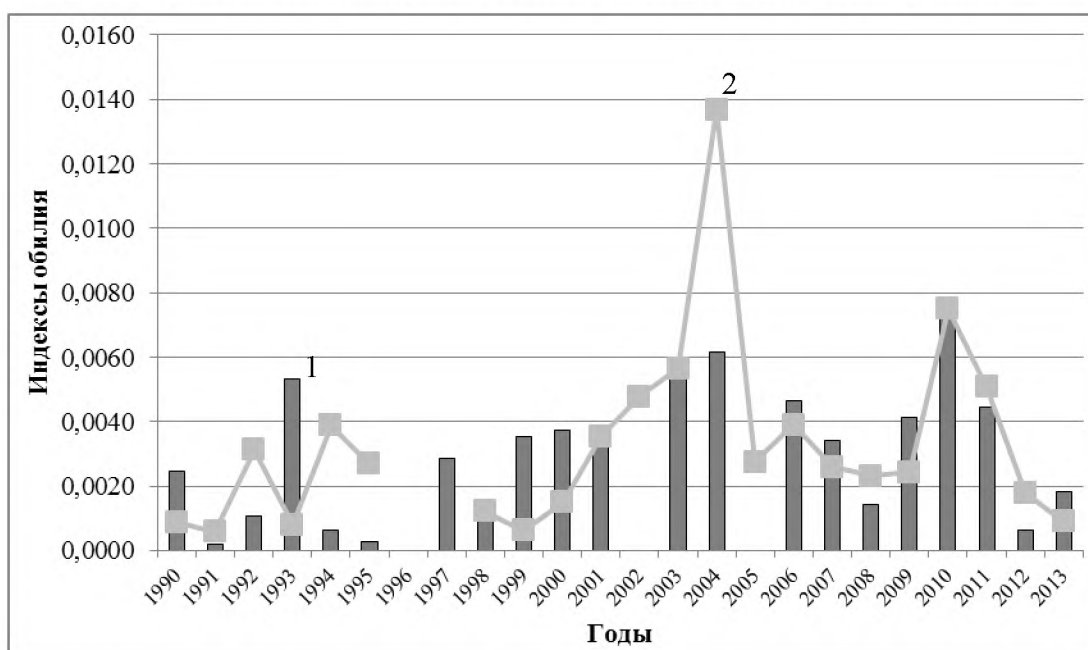


Рис. 40. Индексы обилия *R. li* во входах нор длиннохвостого суслика в долине р. Каргы в мае–июне (1) и в июле (2) в 1990–2013 гг. (по годам).

Сравнение выборок средних по пятилетиям ИО *R. li* за май–июнь и июль 1990–2013 гг. не выявило различий, критерий Манна-Уитни находится в зоне незначимости при уровне значимости $\leq 0,05$ ($U = 12$).

Разница между минимумом и максимумом по пятилетиям для ИО за май–июнь составила 3,2 раза, за июль – 3,7 р. оба показателя значительно увеличились в нулевых годах прошлого века (рис. 41).

R. li относится к экологической группе «блохи гнезда», а режим влажности и температуры в гнездах – наиболее постоянный в микробиотопе суслика. Тем не менее, внешние климатические изменения могли оказать прямое

воздействие на этот вид блох (происходит ухудшение условий для развития преимагинальных фаз в гнездах, но эти же условия благоприятны для миграции блох ко входам нор).

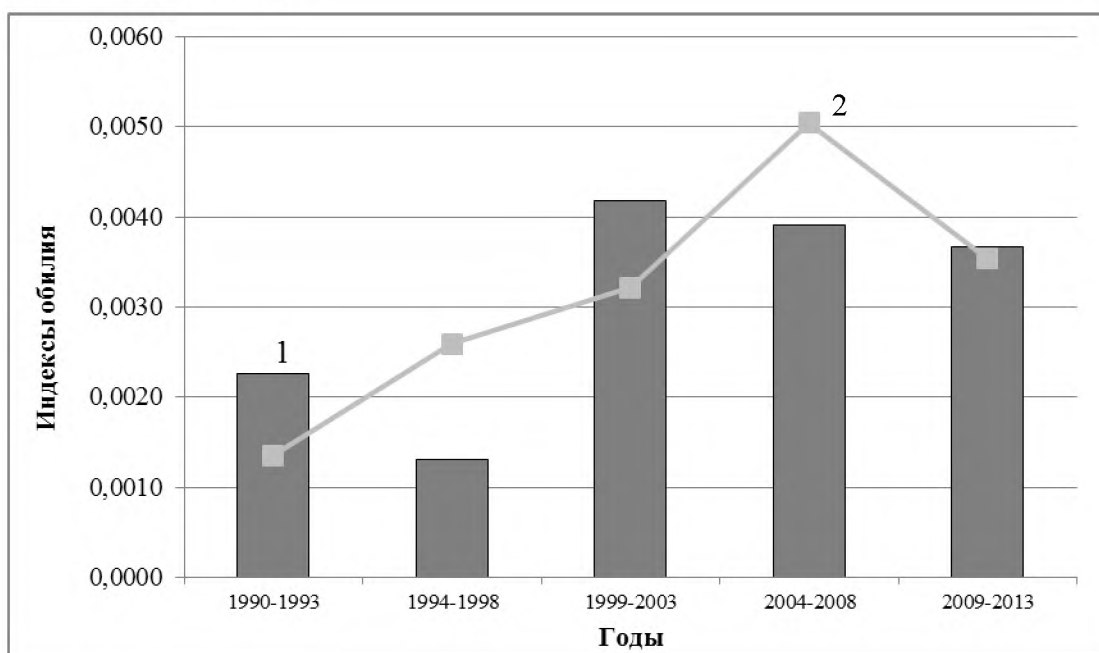


Рис. 41. Индексы обилия *R. li* во входах нор длиннохвостого суслика в долине р. Каргы в мае-июне (1) и июле (2) в 1990–2013 гг. (по пятилетиям).

Основной причиной снижения численности *R. li* в последние десятилетия нам представляется усиление конкуренции с ксерофильными видами блох, в первую очередь, с *C. tesquorum* и, главным образом, – на личиночной стадии развития.

N. mana

Сезонный ход ИО этих блох в микробиотопе длиннохвостого суслика в среднем за 1990–2013 гг. отражен на рис. 42. Кривые резко отличаются от графиков за 1982–1984 гг., представленных Д.Б. Вержуцким (1990). По его данным, минимальные ИО на зверьках отмечались в июле и сентябре, подъемы – в июне и августе, максимум во входах приходился на июль, в гнездах – на май и сентябрь, со снижением в июле-августе.

ИО во входах нор в среднем за май-июнь, как и за июль 1990–2013 гг., составил 0,0014. Происходило нарастание обоих показателей с начала 90-х гг. прошлого века (рис. 43). При сравнении выборок весенних и июльских

индексов по пятилетиям критерий Манна-Уитни находится в зоне незначимости при уровне значимости $\leq 0,05$ ($U = 11,5$). ИО за май–июнь по пятилетиям увеличился от минимума до максимума в 2004–2008 гг. в 5,2 раза, ИО за июль вырос в 4,4 раза (рис. 44).

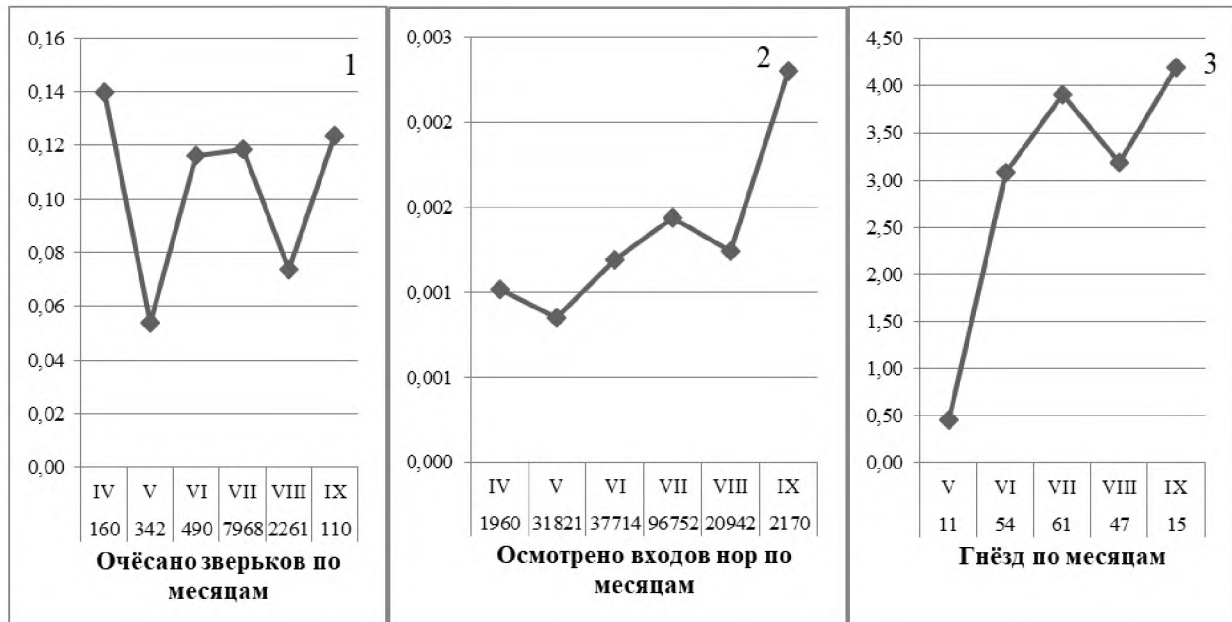


Рис. 42. Сезонное изменение индексов обилия *N. tana* в микробиотопе длиннохвостого суслика в долине р. Каргы в среднем за 1990–2013 гг. По оси ординат – индексы обилия: 1 – ИО на зверьках; 2 – ИО во входах нор; 3 – ИО в гнездах.

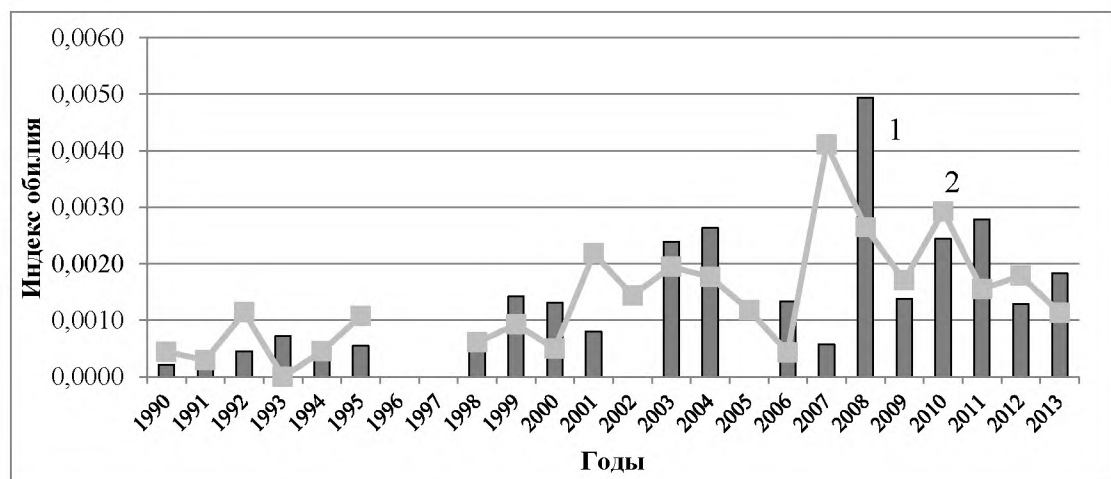


Рис. 43. Индексы обилия *N. tana* во вѣходах нор длиннохвостого суслика в долине р. Каргы в мае–июне (1) и июле (2) в 1990–2013 гг. (по годам).

Так как *N. tana* – неспецифичный паразит суслика и относится к экологической группе «блохи гнезда», первостепенным фактором, влияющим на

уровень численности этого вида в микробиотопе длиннохвостого суслика, как и в случае *R. li*, вероятно, является конкуренция с массовыми ксерофильными видами блох суслика, в основном, на стадии личинки. Аридизация климата, как таковая, не явилась неблагоприятным фактором для этого вида, она позволила *N. tana* распространиться и в субальпийском поясе гор.

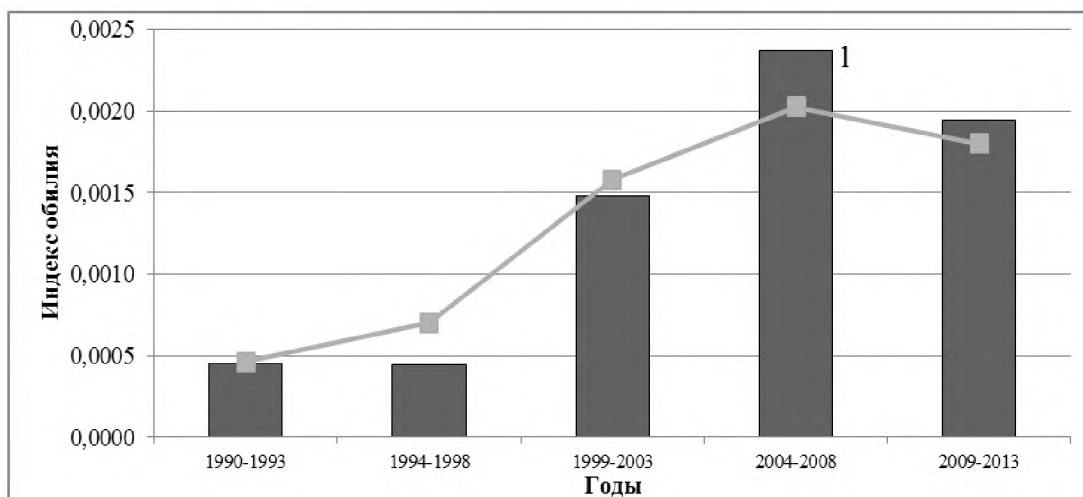


Рис. 44. Индексы обилия *N. tana* во входах нор длиннохвостого суслика в долине р. Каргы в мае-июне (1) и июле (2) в 1990–2013 гг. (по пятилетиям).

F. hetera

Сезонный ход численности *F. hetera* в микробиотопе длиннохвостого суслика по данным за 1990–2013 гг. представлен на рис. 45.

Наибольшая численность этих блох в микробиотопе суслика наблюдается во второй половине лета.

Средний ИО во входах нор за май-июнь 1990–2013 гг. (0,0112) был в 1,2 раза выше июльского (0,0096). Оба показателя росли с начала 90-х гг. (рис. 46).

Сравнение выборок ИО *F. hetera* во входах нор за май-июнь и июль по пятилетиям не выявило различий. Критерий Манна-Уитни находится в зоне незначимости при уровне значимости $\leq 0,05$ ($U = 10$). ИО за май-июнь по пятилетиям увеличился от минимума в 1990–1993 до максимума в 1999–2003 гг. в 6,5 раз, ИО за июль вырос в 4,5 раза, достигнув наибольшего значения в 2004–2008 гг. (рис. 47).

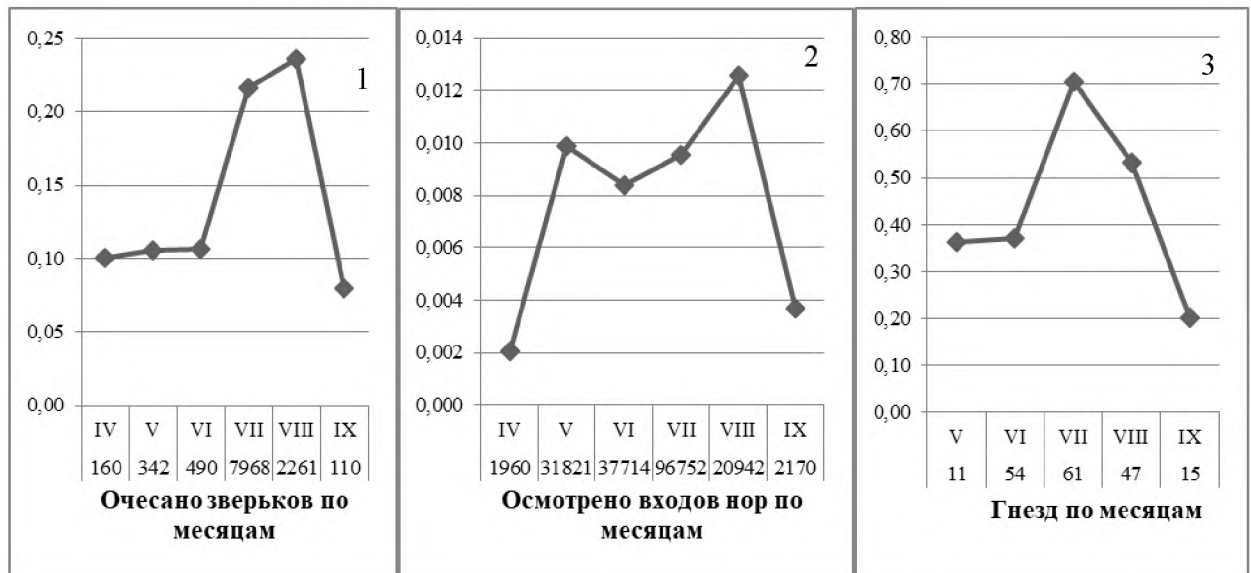


Рис. 45. Сезонное изменение индексов обилия *F. hetera* в микробиотопе длиннохвостого суслика в долине р. Каргы в среднем за 1990–2013 гг. По оси ординат – индексы обилия: 1 – ИО на зверьках; 2 – ИО во входах нор; 3 – ИО в гнездах.

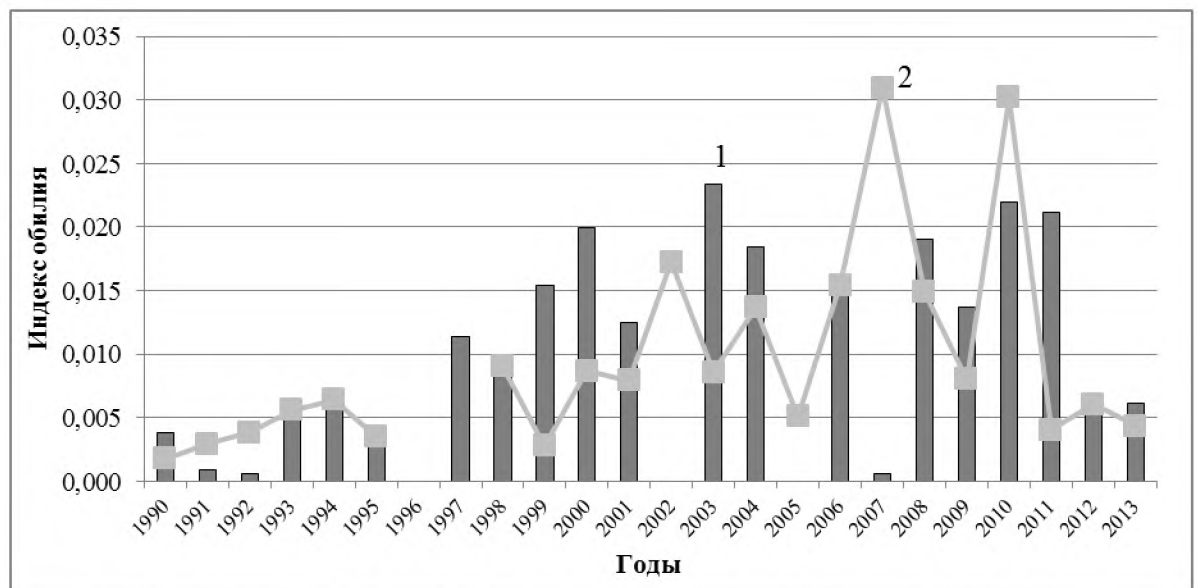


Рис. 46. Индексы обилия *F. hetera* во входах нор длиннохвостого суслика в долине р. Каргы в мае–июне (1) и июле (2) в 1990–2013 гг. (по годам).

Для *F. hetera*, кроме влияния климатических факторов, большое значение имеет численность основного хозяина. По нашим наблюдениям, в долине р. Каргы резкий подъем численности этих блох в микробиотопе суслика обычно наблюдается при спаде численности пищух, если депрессия продолжается, численность *F. hetera* снижается по всем объектам сбора.

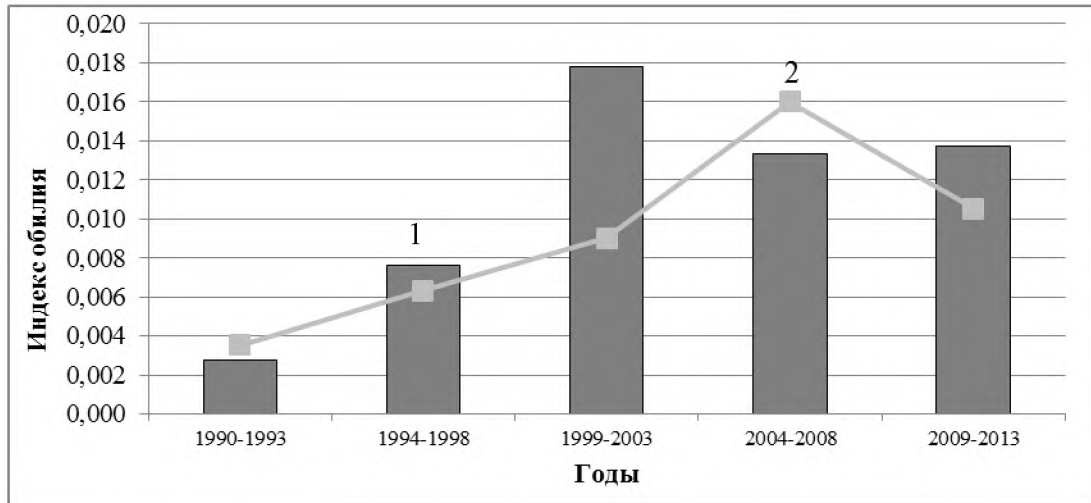


Рис. 47. Индексы обилия *F. hetera* во входах нор длиннохвостого суслика в долине р. Каргы в мае–июне (1) и июле (2) в 1990–2013 гг. (по пятилетиям).

Таким образом, сезонный ход численности массовых видов блох длиннохвостого суслика в 1990–2013 гг. существенно отличался от сезонного изменения их численности в 1982–1984 гг.

Вероятно, в условиях наблюдающегося потепления климата значительная часть молодых *C. tesquorum* и *F. elatoides*, вылупившихся в гнездах в июне–начале июля, успевает отложить яйца, из которых к сентябрю выходит новое поколение (или зимует в коконах). Развитие более чем одного поколения в течение года, хотя бы для части популяции (блохи, имеющие постоянный доступ к прокормителю) объясняет накопление большого запаса имаго этих видов к весне и общий резкий подъем их численности в последние десятилетия.

O. alaskensis – единственная блоха суслика, способная размножаться не только летом, но и зимой, на спящем хозяине. Положительная корреляция численности этого вида с количеством осадков в декабре, видимо, не случайна – для этих блох благоприятны условия, препятствующие глубокому промерзанию почвы. При летнем размножении не исключена конкуренция с *C. tesquorum* в гнездах.

Основной причиной снижения численности гнездовой блохи *R. li* в последние десятилетия нам представляется усиление конкуренции с ксеро-

фильными видами блох, в первую очередь, с *C. tesquorum* и, главным образом – на личиночной стадии развития.

Аридизация климата, вероятно, оказывает прямое негативное воздействие на гигрофильные виды блох (*O. alaskensis* и *R. li*), ухудшая условия развития преимагинальных фаз. В то же время эти же условия стимулируют миграционную активность обоих видов.

N. mana – неспецифичный паразит суслика, тоже относится к экологической группе «блохи гнезда», первостепенным фактором, влияющим на уровень численности этого вида, как и в случае *R. li*, вероятно, является конкуренция с *C. tesquorum* на стадии личинки. Доля *N. mana* в микробиоте суслика снижается. Произошедшие изменения климата способствовали распространению этого ксерофильного вида в субальпийский пояс гор.

Для *F. hetera*, кроме влияния климатических факторов, большое значение имеет численность основного хозяина. В долине р. Каргы увеличение ОЗ этих блох в микробиоте суслика обычно наблюдается при спаде численности пищух, если депрессия продолжается, численность *F. hetera* снижается по всем объектам сбора.

Основной причиной резкого спада численности массовых видов блох длиннохвостого суслика стали полевые дератизационные и дезинсекционные обработки в очаге чумы в долине р. Каргы в 60-х–начале 70-х гг. прошлого века. Климатические условия этого периода: снижение среднегодовой температуры воздуха до минимума ($-3,3^{\circ}$) при повышенном среднегодовом количестве осадков (173,9 мм), вероятно, послужили дополнительной причиной уменьшения численности ксерофильных видов и ИО блох во входах нор.

ГЛАВА 6. СВЯЗЬ ДИНАМИКИ ЭПИЗООТИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ КАРГИНСКОГО МЕЗООЧАГА ЧУМЫ С ИЗМЕНЕНИЯМИ ЧИСЛЕННОСТИ БЛОХ ДЛИННОХВОСТОГО СУСЛИКА

За 1964–2017 гг. на Каргинском участке очаговости чумы выделено 1243 культуры возбудителя этой инфекции, подавляющее число их получено от длиннохвостого суслика и эктопаразитов из его микробиотопа – 1203 (96,8 %). Доля культур от эктопаразитов (блох и клещей), собранных во входах нор, составила 36,8 %.

От блох изолировано 893 штамма (71,8 %), в том числе 848 (68,2 %) – от 6 рассматриваемых массовых паразитов суслика.

По объектам сбора: 399 культур (44,7 % культур от блох) получено от этих паразитов, счесанных со всех видов носителей, 456 (51,1 %) – собранных во входах нор, 38 (4,3 %) – из гнезд носителей. Соотношение блох в сборах было несколько иным: со зверьков – 44,2 %, из входов нор – 46,9 %, из гнезд – 8,9 %. Стоит отметить, что по данным некоторых исследователей в США (Engelthaler et al., 2000), процент зараженных блох из гнезд гораздо ниже, чем среди блох, собранных с грызунов, но количество бактерий, приходящееся на 1 блоху из гнезда, гораздо выше.

По месяцам: культуры чумного микроба выделялись на этой территории с февраля по сентябрь, но наибольшее их число – 856 (68,9) получено в июле. Июльский пик наблюдается по всем объектам сбора и исследования. В 2013 и 2016 гг. выделены первые за все годы обследования очага апрельские культуры чумного микроба (от блох). В 2015–2016 гг. после долгого перерыва (с 1980 г.) положительные результаты бактериологического исследования отмечены в сентябре.

По пятилетиям: наибольшее число культур выделено в первые годы после открытия очага (рис. 48). За 1964–1968 гг. изолировано 428 штаммов (36,1 % от 1185, их общего числа за 50 лет). По нашему мнению, это свидетельство недавнего проникновения возбудителя чумы в долину р. Каргы. Та-

кие резкие вспышки эпизоотийной активности мы наблюдали в 1983 г. в долине р. Барлык; в 2008 г. – в верховье р. Каргы (субальпийские участки, где расположены ядра популяции суслика) – и также объясняем их недавним попаданием возбудителя на эти участки.

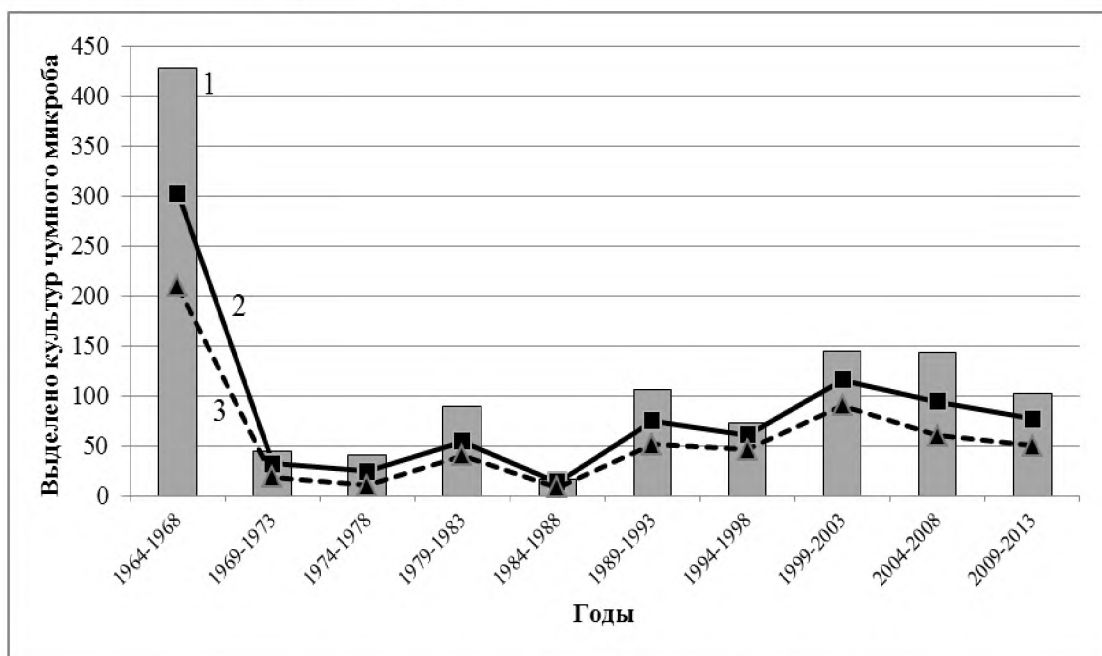


Рис. 48. Выделение культур чумного микроба на Каргинском участке очаговости в 1964–2013 гг. (по пятилетиям): 1 – общее число культур; 2 – культуры от блох; 3 – культуры от *C. tesquorum*.

Г.С. Летов (1966) считает Тувинский природный очаг чумы северо-западной окраиной Монгольского очага. Обследование долины Каргы проводилось с 50-х гг. прошлого века, но эпизоотии были выявлены только в 1964 г. Возможно, это «пульсация» границы ареала возбудителя чумы.

После проведения дератизационных и дезинсекционных мероприятий в очаге в 60–70-х гг. прошлого века активность эпизоотий резко снизилась. Заметный рост числа выделяемых культур вновь зарегистрирован с начала 90-х гг. В 1999–2003 гг. количество изолятов за пятилетие достигло 144, в 2004–2008 гг. – 143.

Некоторые авторы уже указывали на повышенную результативность обследования входов нор для выявления эпизоотийных участков (Летов и др., 1972; Равдоникас, 1985). По нашим данным, зараженные блохи активнее

мигрируют во входы нор. Наиболее вероятными представляются две причины этой миграции. Блохи мелких грызунов в короткие сроки покидают погибшего хозяина (Емельянова, Хростовская, 1954). Если зверек погиб от чумы, то среди покинувших его и скопившихся у устья норы блох может быть много зараженных. Кроме того, в литературе неоднократно описаны случаи необычного поведения животных, зараженных каким-либо паразитом (Бигон и др., 1989, с. 598). Такое изменение поведения хозяина иногда совершенно необходимо для существования вида-паразита, оно выработалось в процессе эволюции.

Следует отметить, что экспериментальные исследования не всегда подтверждают наличие «поведенческой лихорадки» у зараженных чумой блох, при которой насекомые ищут более высокую окружающую температуру (Thomas et. al., 1993). Тем не менее, по наблюдениям в Тувинском природном очаге чумы, процент культур от блох из входов нор выше доли блох из входов в общем сборе из микробиотопа суслика. Мы присоединяемся к мнению авторов, считающих сбор эктопаразитов из входов нор перспективным методом обследования очага. В настоящее время, с резким усилением миграционной активности блох, этот метод должен стать приоритетным, так как он является наиболее экономичным и эффективным, позволяет в короткие сроки обследовать большие территории, не нанося большого ущерба природе.

Нами во время обследовательских работ 2003 г. в долине р. Каргы были выявлены визуальные признаки, позволяющие паразитологу в полевой лаборатории с большой вероятностью отметить блох, зараженных чумой (речь не идет о картине «классического» блока с черным преджелудком и алой струйкой крови в пищеводе, такие особи в полевых условиях встречаются чрезвычайно редко). В июле–августе 2003 г. от «подозрительных» блох с более выраженными изменениями в пищеварительном тракте (отмечено 23 посева) выделено 16 культур чумного микроба (бактериологическое подтверждение в 69,6 % случаев), от блох с менее выраженными изменениями (32 посева) выделено 6 культур (18,7 %). От остальных посевов блох (1421), не

отмеченных паразитологом, изолировано 34 штамма (2,4 % от числа посевов). Изменения отмечались у блох 8 видов, в том числе у 6 массовых паразитов суслика. Выявленные признаки описаны в статье (Галацевич и др., 2004), эти данные постоянно используются в практике паразитологов, помогая направленному поиску эпизоотийных очажков.

От *C. tesquorum* за 1964–2017 гг. изолировано 615 штаммов возбудителя чумы (49,5 % от их общего числа на Каргинском участке очаговости и 68,9 % культур от всех видов блох при доле *C. tesquorum* в общем сборе блох суслика 71,1 %). Следует учесть, что среднее количество этих блох в посевах было в 2,5–5,3 раз больше, чем других массовых видов. От блох с суслика (очес) получено 43,9 % культур, 54,0 % – из входов нор, 2,1 % – из гнезд (процентное соотношение количества исследованных блох по названным частям микробиотопа суслика: 43,4, 51,4, 5,1). Зараженные *C. tesquorum* регистрировались с февраля по сентябрь, 71,9 % штаммов изолировано в июле. Культуры в феврале и марте 1983 г. выделены от блох этого вида из летних гнезд суслика, где они зимовали без хозяина (Вержущкий и др., 2003). Апрельские культуры возбудителя чумы в очаге впервые выделены в 2013 г. (от *C. tesquorum* с суслика и *F. frontalis baikal* из входов нор). Еще одна культура получена от *C. tesquorum* из входов нор в апреле 2016 г. До этого самые ранние бактериологические находки (не считая результатов зимних раскопок гнезд) были в мае.

Появление в последние годы зараженных блох в ранневесеннее и осеннее время, видимо, связано с большим количеством активно питающихся и размножающихся *C. tesquorum* летнего выплода, многие из которых могут сохранить возбудителя чумы до осени и до весны следующего года. Кроме того, наблюдается более ранняя массовая активизация *C. tesquorum* весной (апрель).

В Тувинском природном очаге чумы наиболее благоприятные условия для циркуляции возбудителя складываются в поселениях суслика на верхней границе горно-степного пояса, где накапливаются высокие плотности основ-

ного переносчика и хранителя инфекции – *C. tesquorum altaicus* (Вержущий, 2005). Этот вид по всем критериям соответствует роли основного переносчика. Это наиболее многочисленная блоха, специфичный паразит суслика, с высокой миграционной и алиментарной активностью, эффективный переносчик чумы. В то же время *C. tesquorum* может долгое время (до двух лет) выжить в гнезде без хозяина, сохраняя при этом возбудителя чумы, и способность впоследствии заразить другого зверька (Базанова, 2009). Частота блокирования *C. tesquorum* может достигать 21,7 %, чаще блокируются молодые блохи. Самцы активнее передают возбудителя в период разгара эпизоотии, самки, благодаря большей продолжительности жизни, выступают в роли хранителей инфекции (Базанова и др., 2000, 2010). Неблокированные *C. tesquorum* при массовом питании также могут вызвать генерализованную форму инфекции у суслика. Укусы единичных зараженных неблокированных блох более чем в 50 % случаев вызывают иммуноаллергическую перестройку организма зверька (Базанова и др., 2000).

Наибольшее число отмеченных паразитологами Тувинской противочумной станции «подозрительных» на зараженность чумой особей блох, как и наиболее частое бактериологическое подтверждение отмеченных посевов, относится к основному переносчику. Средняя доля подтверждений у этого вида составила 54,3 %; среди особей с более выраженными изменениями – 83,3 % (данные 2003 г.).

И.М. Устюжина с соавт. (1975) считают, что динамика активности Тувинского очага чумы напрямую зависит от уровня численности основного переносчика. Об этом говорят и наши данные. Несмотря на неравноценность обследования в разные годы, вызванную рядом объективных и субъективных причин, количество выделяемых культур положительно коррелирует с изменением численности основного переносчика. Коэффициент корреляции Спирмена превышает критический при уровне значимости ($P \leq 0,05$) для 11 из 12 сравниваемых пар выборок (r_s 0,648–0,758). Сравнение проведено для выборок общего числа культур в мезоочаге по пятилетиям за 50 лет, общего

числа культур от блох и числа культур от *C. tesquorum* с выборками индексов обилия этой блохи на зверьках, во входах нор, гнездах и общего запаса. Коэффициент r_s ниже критического уровня получен только при сравнении изменения общего числа культур и ИО *C. tesquorum* на зверьках.

Доказательством значения уровня численности этой блохи в очаге послужило выявление в 2008–2009 гг. активных эпизоотий на субальпийских участках в верховьях р. Каргы, где расположены ядра популяции суслика (Галацевич и др., 2010, Холин, 2013). В 80-е годы прошлого века в этом высотном поясе численность основного переносчика и миграционная активность блох была очень низкой (Вержущкий, 1990; Паспорт..., 2000). С усилением аридизации климата *C. tesquorum* получил возможность достичь высокого уровня численности и здесь. Большой запас основного переносчика и активизация миграции блох ко входам нор в плотных поселениях суслика при попадании возбудителя на эту территорию послужили необходимым условием для возникновения интенсивных вспышек эпизоотии чумы.

От *F. elatoides* за 1964–2017 гг. выделено 48 культур чумного микроба (3,9 % от общего числа культур и 5,4 % культур от всех видов блох при доле этого вида в общем сборе блох суслика 5,4 %).

От блох с сусликов получено 33,3 % культур, из входов нор – 64,6 %, из гнезд – 2,1 % (при соотношении в сборах: со зверьков – 42,5 %, из входов нор – 52,5 %, из гнезд – 5,0 %). Культуры от *F. elatoides* выделялись с мая по август, 70,8 % штаммов изолировано в июле.

F. elatoides – специфичный паразит суслика с высокой миграционной и алиментарной активностью; блокируется и передает возбудителя длиннохвостому суслику в эксперименте. Ограничивающим фактором для этого вида как переносчика чумы служит повышенная смертность при инфицировании чумой (Базанова, 2009).

Так как изменение численности *F. elatoides* шло параллельно с изменением численности *C. tesquorum*, то при сравнении 12 пар выборок между количеством выделяемых в мезоочаге культур и численностью *F. elatoides* все

коэффициенты корреляции Спирмена оказались значимыми (r_s 0,688–0,842) при $P \leq 0,05$.

Благодаря своей высокой алиментарной и миграционной активности *F. elatoides* может играть заметную роль в период активизации эпизоотического процесса.

От *O. alaskensis* за 1964–2017 гг. выделено 58 культур возбудителя чумы (4,7 % от их общего количества и 6,5 % культур от блох, доля этого вида в общем сборе блох суслика составила 4,0 %). От блох с очеса зверьков получено 58,6 % культур, из входов нор – 37,9 %, из гнезд – 3,4 % (соотношение в сборах – 61,4, 21,5 и 17,1 %). Культуры выделялись с июня по сентябрь, 79,3 % штаммов изолировано в июле.

В экспериментальных условиях у *O. alaskensis* отмечено блокообразование и передача инфекции длиннохвостому суслику (Базанова, 2009). Значительная алиментарная активность этих блох повышает их роль как переносчиков возбудителя чумы.

При сравнении количества выделяемых в мезоочаге культур чумного микроба и численности этого вида коэффициенты корреляции Спирмена не достигли критических значений.

От *R. li* за 1964–2017 гг. получено 85 культур чумного микроба (6,8 % всех и 9,5 % культур от блох при доле этого вида в общем сборе блох суслика – 6,5 %). Несмотря на то, что *R. li* относится к экологической группе «блохи гнезда», слабо форезирует и очень слабо мигрирует ко входам нор, 55,3 % культур получено от блох со зверьков, 28,2 – из входов нор и только 16,5 % – из гнезд (соотношение в сборах: 45,4, 8,9 и 45,7 %). Разница между процентом культур от блох этого вида из входов нор и долей блох из входов в общем сборе составляет 3,2 раза. Вероятно, зараженные *R. li* активно ищут прокормителя. На *R. li* приходится основная часть (38,9 %) от общего количества «гнездовых» культур от блох, при этом в сборе из гнезд этот вид составляет 33,6 %.

В течение сезона возбудитель чумы от этого паразита выделялся с мая по сентябрь, чаще всего – в июле (52,9 %). Особенностью является высокая доля штаммов, изолированных от этой блохи в августе (28,2 %) и сентябре (12,9 %). В течение всего сезона, учитывая разницу в индексах доминирования на зверьках и во входах нор (по данным за 1990–2013 гг.) и количество выделенных культур, естественная зараженность этих блох была выше, чем у основного переносчика. В августе и сентябре, зараженность *R. li*, счесанных со зверьков, превысила зараженность *C. tesquorum* в 3,7 и 2,8 раза, из входов нор – в 5,2 и 6,3 раза. Наименьшая разница отмечена в июле: в 1,6 раза среди блох с очеса и 2,1 раза – из входов нор.

R. li имеют в целом невысокую алиментарную активность и очень медленно переваривают кровь. Эта особенность, а также высокая численность, обуславливают их важную роль как хранителей возбудителя чумы.

Зараженные блохи в нежилом гнезде суслика могут сохранять его, предположительно, от одного эпизоотического сезона до другого. Так, 8 июня 1992 г. из старого нежилого гнезда суслика в урочище Узун-Хем было выбрано 3 блохи *R. li*, предположительно сохранившихся в гнезде с осени предыдущего года. От группового посева этих насекомых изолирована культура чумы (*Yersinia pestis* 676 – по картотеке выделенных культур Тувинской ПЧС). Из гнезда суслика, раскопанного 25 июля 2012 г. в урочище Чалыяш, выбрано 17 экз. давно питавшихся *R. li*, их разделили на 9 пулов для посева, от которых в 7 случаях изолированы культуры чумного микроба (*Y. pestis* 2243-2249). Нельзя исключить, что эти блохи также инфицировались возбудителем чумы в предыдущий эпизоотический сезон.

Л.П. Базановой с соавт. (Базанова, Вержуцкий, 2001, 2009; Базанова, Климов, 2008) в экспериментальных условиях установлено, что эта блоха способна к инфицированию, блокообразованию и передаче возбудителя длиннохвостому суслику, хотя и уступает по алиментарной активности, способности образовывать «глыбки» чумного микроба и выживаемости зара-

женных блох другим видам. Авторы также отмечают высокую естественную зараженность этих блох.

Являясь полигостальным паразитом, *R. li* может передавать возбудителя чумы от суслика другим видам носителей.

При сравнении количества выделяемых в мезоочаге культур чумного микроба и численности этого вида получен значимый положительный коэффициент корреляции Спирмена между общим количеством культур в очаге и численностью *R. li* во входах нор (r_s 0,648) и, кроме того, значимые отрицательные коэффициенты между количеством культур от этих блох и их численностью в гнездах, а также с общим запасом (r_s -0,776 и -0,776). Этот факт понятен, так как активность очага определяется численностью основного переносчика, а снижение общего запаса ксерофильного *C. tesquorum* совпало с максимумом ОЗ гигрофильного *R. li* (в 1984–1988 гг.).

От *N. mana* в 1964–2017 гг. получена 21 культура чумного микроба (1,7 % от общего числа культур и 2,4 % культур от блох, доля этого вида в общем сборе блох суслика – 1,9 %).

От блох со зверьков получено 47,6 % культур, из входов нор – 33,3 %, из гнезд – 19,1 % (соотношение в сборах: 44,9, 9,9, 45,2 %). Разница между процентом культур от *N. mana* из входов нор и долей этих блох в общем сборе из входов достигает 3,4 раза. Зараженные особи отмечены с июля по сентябрь, 85,7 % культур выделено в июле.

У этих блох в эксперименте отмечали активное формирование глыбок чумного микроба, но они уступали *C. tesquorum* в алиментарной активности. Доказана способность данного вида к трансмиссивной передаче возбудителя чумы, а также к сохранению его в течение длительного времени – до 380 дней (Базанова, Хабаров, 1993; Базанова, Вержуцкий, 2009).

При сравнении числа выделяемых в мезоочаге культур возбудителя чумы и численности этого вида получен только один значимый коэффициент корреляции Спирмена: между количеством культур от *N. mana* и ИО блохи во входах нор (r_s 0,645).

Благодаря своей численности, *N. tana* в отдельные годы может играть заметную роль как дополнительный переносчик возбудителя чумы, способный передавать его от суслика другим видам носителей, а также как хранитель возбудителя.

От *F. hetera* за период 1964–2017 гг. выделена 21 культура возбудителя чумы (1,7 % от общего числа культур и 2,4 % культур от блох, доля этого вида в общем сборе блох суслика – 3,1 %). 28,6 % культур получено от блох со зверьков, 61,9 % – из входов нор, 9,5 % – из гнезд суслика (соотношение в сборах: 56,5, 36,2, 7,4 %). Зараженные блохи встречались в июне–сентябре, 66,7 % – в июле.

Некоторые авторы (Воронова, 1984; Воронова, Базанова, 2004) по результатам экспериментальных исследований пришли к выводу, что *F. hetera* не способна к блокообразованию и передаче возбудителя чумы при укусе, но может сохранять микроб до 78 дней (срок наблюдения). Тем не менее, ранее В.Н. Якуба с соавт., (1978) регистрировали у этих блох образование блока и, в отдельных случаях, передачу возбудителя монгольской чумы.

При сравнении числа выделяемых в мезоочаге культур чумного микроба и численности этого вида получен только один значимый коэффициент корреляции Спирмена: между количеством культур от блох и ИО *F. hetera* на зверьках (r_s 0,661).

F. hetera имеет значение как дополнительный переносчик возбудителя чумы, который в отдельных случаях может передать его от суслика другим видам носителей.

Подводя итоги, можно сказать, что эпизоотическая активность Тувинского природного очага чумы тесно связана с фенологией основного носителя – длиннохвостого суслика и основного переносчика – *C. tesquorum*. Резкое повышение активности эпизоотического процесса в течение сезона приурочено к периоду расселения молодняка суслика и массовому выплоду молодых блох.

В период пика эпизоотии определенную роль играют и другие массовые виды блох. *R. li* и *N. mana* способны длительно сохранять микроб в своем организме. Кроме того, эти виды, а также *F. hetera*, являясь неспецифичными паразитами длиннохвостого суслика, могут осуществлять трансмиссию возбудителя от основного носителя другим видам млекопитающих. Высокая численность и высокая естественная зараженность блохи *R. li*, особенно в конце лета – осенью, повышенная миграционная активность зараженных особей, замедленное переваривание крови позволяют ей играть важную роль на поздних стадиях развития сезонного эпизоотического цикла.

Активизация очага чумы в долине р. Каргы с начала 90-х гг. прошлого века напрямую связана с ростом численности *C. tesquorum*, а также с усилением миграционной активности всех массовых видов блох. Нарастание численности основного переносчика, а также других ксерофильных видов блох в субальпийском поясе гор явилось необходимым условием для развития интенсивных вспышек эпизоотии в ядрах популяции длиннохвостого суслика.

Появление ранневесенних и осенних культур в последние годы, видимо, связано с большим количеством активно питающихся и размножающихся блох *C. tesquorum* летнего вышлота, многие из которых, в случае заражения возбудителем чумы, могут сохранить его до осени и до весны следующего года. Этому способствует и более ранняя активизация *C. tesquorum* весной.

Рост миграционной активности блох в последние десятилетия, повышенный процент зараженных особей во входах нор позволяют рекомендовать метод поиска эпизоотий чумы путем сбора и исследования блох из входов нор как приоритетный. Это наименее трудоемкий, эффективный и, что важно, наиболее щадящий для природы метод обследования, позволяющий за короткое время охватить большие территории.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проблема изменения климата, глобального потепления и его влияния на природные экосистемы вызывает повышенный интерес исследователей в последние десятилетия. Природные очаги чумы не являются исключением. Их активизация на фоне климатических изменений связана, главным образом, с ростом численности блох – переносчиков возбудителя (Корзун, 2013).

Целью нашей работы было получение общей характеристики таксоценоза блох длиннохвостого суслика (основного носителя чумы в Тувинском очаге) в бассейне р. Каргы, выявление основных тенденций его изменений за 50 лет (1964–2013 гг.) и определение степени влияния этих изменений на эпизоотическую активность Каргинского участка очаговости чумы. Был поставлен ряд задач, решение которых должно было раскрыть основные моменты рассматриваемой проблемы.

Объект исследования – таксоценоз блох длиннохвостого суслика. Проанализированы среднесезонные (апрель–сентябрь) показатели численности блох суслика в долине р. Каргы за период с 1964 г. на фоне климатических изменений в регионе. Это ИО и ИД в трех частях микробиотопа блох длиннохвостого суслика (зверьки, входы нор, гнезда) и ОЗ. Рассмотрены среднемесячные данные по численности и размножению массовых видов блох суслика в долине р. Каргы за 1990–2013 гг., результаты наблюдений за жизнедеятельностью массовых видов блох длиннохвостого суслика в инсектарии Тувинской ПЧС в 1987–1992 гг. а также данные бактериологического исследования материала по Каргинскому мезоочагу чумы.

Проведен корреляционный анализ динамики численности шести массовых видов блох суслика по пятилетиям с климатическими показателями (температура воздуха и количество осадков) за 1964–2013 гг. и с количеством выделенных культур чумного микроба за тот же период.

В составе таксоценоза блох длиннохвостого суслика в долине р. Каргы отмечено 49 видов и подвидов блох, принадлежащих к 5 семействам

(Pulicidae, Ceratophyllidae, Leptopsyllidae, Ctenophthalmidae, Vermipsyllidae), 19 родам. По данным за 1968–2013 гг. (за эти годы имеются сведения по полному видовому составу блох суслика) основу таксоценоза – 97,9 % от ОЗ блох составили шесть видов: *C. tesquorum altaicus* (Ioff, 1936), *O. alaskensis* (Baker, 1904), *F. elatoides elatoides* Wagner, 1928, *R. li transbaikalica* Ioff et Tiflov, 1947, *N. mana* Wagner, 1927, *F. hetera* Wagner, 1933.

По учетным данным за 1964–2013 гг. они составили в сумме 96,8 % от ОЗ блох: *C. tesquorum* – $47,2 \pm 5,90$ %, *O. alaskensis* – $7,5 \pm 1,44$ %, *F. elatoides* – $3,1 \pm 0,73$ %, *R. li* – $28,4 \pm 6,73$ %, *N. mana* – $8,1 \pm 2,04$ %, *F. hetera* – $2,5 \pm 0,77$ %. Первые три вида – специфичные блохи суслика, остальные могут паразитировать на широком круге хозяев в степных биотопах, из них четвертый и пятый предпочитают в качестве прокормителя суслика, шестой является массовым паразитом пищух и обычным паразитом суслика.

По данным за 1968–2013 гг. в таксоценозе блох длиннохвостого суслика в долине р. Каргы преобладают паразиты степных грызунов и пищух (26 видов, 98,4 % от ОЗ всех блох); регулярно встречаются блохи грызунов и пищух – обитателей скальных и каменистых биотопов (8 видов, 1,25 % ОЗ) и паразиты птиц, в основном, птиц-норников (6 видов, 0,30 % ОЗ); в небольшом количестве отмечаются блохи мелких млекопитающих, населяющих лесные, луголесные и переувлажненные биотопы (7 видов, 0,027 % ОЗ) и хищников (2 вида, 0,002 % ОЗ всех блох). Богатый видовой состав свидетельствует о достаточно интенсивных паразитарных контактах длиннохвостого суслика с мелкими млекопитающими и птицами, обитающими в различных биотопах долины р. Каргы.

В течение 50 лет таксоценоз блох претерпевал как значительные количественные (втрое по общему запасу), так и качественные изменения. В начальный период наблюдения (1964–1968 гг.) в гнездах суслика и в ОЗ доминировал *C. tesquorum*, затем на протяжении четырех пятилетий (1969–1988 гг.) его место занимал *R. li*. С конца 80-х гг. прошлого века начался резкий подъем численности блох, *C. tesquorum* вновь стал доминантом. В отдельные

периоды заметное место среди блох в микробиотопе суслика занимали паразиты птиц-норников, скальных и серых полевок, пищух, хомячков.

За рассматриваемый период наиболее заметное снижение численности всех массовых видов блох длиннохвостого суслика в долине р. Каргы наблюдалось в 1969–1973 гг. в результате проведения на этой территории масштабных полевых дератизационных и дезинсекционных обработок с целью профилактики чумы.

Метод корреляционного анализа позволил выявить высокую степень положительной связи динамики численности ксерофильных видов блох, специфичных паразитов суслика (*C. tesquorum* и *F. elatoides*), с изменением среднегодовой температуры воздуха, а также с температурой теплого сезона года (апрель–сентябрь) и отрицательную связь – с количеством осадков в сентябре предшествующего года. С начала 90-х гг. прошлого века численность этих блох резко возросла, достигнув максимума в 1999–2008 гг., в наиболее сухой и теплый период. Подобным образом изменялись ИО *N. mana* и *F. hetera* (относительно ксерофильные виды) на зверьках и во входах нор, но пик численности этих видов в гнездах суслика отмечен в другой промежуток времени (1979–1983 гг.).

Самый высокий запас гигрофильной блохи *R. li* зарегистрирован в наиболее влажный и прохладный период (1984–1988 гг.). Для *O. alaskensis* выявлена положительная связь ИО на зверьках и в гнездах с количеством осадков в декабре, пик численности вида отмечен в 1989–1993 гг., когда данный показатель достиг максимума. В то же время ИО этих двух гигрофильных видов блох по входам нор положительно коррелировали с температурой воздуха в теплый сезон года и отрицательно – с количеством осадков в предыдущем сентябре. Их миграционная активность возросла в условиях аридизации климата, как и у всех остальных массовых видов блох суслика.

В 2008–2009 гг. ксерофильные виды (*C. tesquorum*, *F. elatoides*, *N. mana*) достигли высокой численности на несвойственных им субальпийских участках в долине р. Каргы, где расположены ядра популяции суслика.

Сезонный ход численности *F. elatoides*, *O. alaskensis*, *R. li* и *N. mana* в 1990–2013 гг. сильно отличается от сезонного изменения численности этих видов в Каргинской популяции длиннохвостого суслика в 1982–1984 гг. (Вержуцкий, 1990). Отличия имеются и в ходе численности *C. tesquorum*.

Предполагалось, что у *C. tesquorum* и *F. elatoides* в сибирских очагах развивается только одно поколение в течение года (Васильев, 1971; Базанова, Вержуцкий, 2009). Видимо, это соответствовало действительности в условиях прохладного и влажного климата. Но результаты наблюдений за последние два десятилетия показывают, что ситуация изменилась. Цикл развития этих видов в благоприятных условиях в среднем не превышает 1,5–2 месяцев (данные инсектария Тувинской ПЧС). Размножение в природе в теплую весну иногда начинается уже в апреле. В июле–августе отмечается высокий процент самок с яйцами, особенно среди блох, собранных со зверьков. С начала 90-х гг. прошлого века наблюдается резкое нарастание весенней численности этих блох во входах нор. Вероятно, в условиях наблюдающегося потепления климата значительная часть молодых *C. tesquorum* и *F. elatoides*, вылупившихся в гнездах в июне–начале июля, успевает отложить яйца, из которых к сентябрю выходит новое поколение (или зимует в коконах). Развитие более чем одного поколения в течение года, хотя бы для части популяции (блохи, имеющие постоянный доступ к прокормителю) объясняет накопление большого запаса имаго этих видов к весне и общий подъем их численности в последние десятилетия.

O. alaskensis – единственная блоха суслика, способная размножаться не только летом, но и зимой, на спящем хозяине. Положительная корреляция численности этого вида с количеством осадков в декабре, видимо, не случайна – для этих блох благоприятны условия, препятствующие глубокому промерзанию почвы. При летнем размножении не исключена конкуренция с *C. tesquorum* в гнездах.

Основной причиной снижения численности гнездовой блохи *R. li* в последние десятилетия нам представляется усиление конкуренции с ксеро-

фильными видами блох, численность которых резко возросла. В первую очередь, это конкуренция с *C. tesquorum* и, главным образом – на личиночной стадии развития.

Аридизация климата, вероятно, оказывает и прямое негативное воздействие на гигрофильные виды блох (*O. alaskensis* и *R. li*), ухудшая условия развития преимагинальных фаз. В то же время эти же условия стимулируют миграционную активность обоих видов.

N. tana – неспецифический паразит суслика, тоже относится к экологической группе «блохи гнезда», первостепенным фактором, влияющим на уровень численности этого вида, как и в случае *R. li*, вероятно, является конкуренция с массовыми ксерофильными видами блох на стадии личинки. Аридизация климата способствовала усилению миграционной активности этого вида.

Для *F. hetera*, кроме влияния климатических факторов, большое значение имеет численность основного хозяина. В долине р. Каргы резкий подъем численности этих блох в микробиотопе суслика обычно наблюдается при спаде численности пищух, если депрессия продолжается, численность *F. hetera* снижается по всем объектам сбора.

Дератизационные и дезинсекционные обработки в очаге чумы в долине р. Каргы в 60-х–начале 70-х гг. прошлого века стали основной причиной резкого спада численности всех массовых видов блох длиннохвостого суслика. Климатические условия этого периода: снижение среднегодовой температуры воздуха до минимума ($-3,3^{\circ}$) при повышенном среднегодовом количестве осадков (173,9 мм), вероятно, послужили дополнительной причиной уменьшения численности ксерофильных видов блох и миграционной активности всех видов.

Эпизоотическая активность Тувинского природного очага чумы тесно связана с фенологией основного носителя – длиннохвостого суслика и основного переносчика – *C. tesquorum altaicus*. Резкое повышение активности эпизоотии в течение сезона приурочено к периоду расселения молодняка

суслика и массовому выплоду молодых блох этого вида. Появление в последние годы зараженных блох в ранневесеннее и осеннее время, видимо, связано с большим количеством активно питающихся и размножающихся *C. tesquorum* летнего выплода, многие из которых могут сохранить возбудителя чумы до осени и до весны следующего года. Этому способствует и более ранняя активизация *C. tesquorum* весной.

В период пика эпизоотии определенную роль, по-видимому, играют и другие массовые виды блох. *R. li* и *N. mana* способны длительно сохранять микроб в своем организме. Кроме того, эти виды, а также *F. hetera*, являясь неспецифичными паразитами длиннохвостого суслика, могут осуществлять трансмиссию возбудителя от основного носителя другим видам млекопитающих. Высокая численность и естественная зараженность блохи *R. li*, особенно в конце лета – осенью, высокая миграционная активность зараженных особей, замедленное переваривание крови позволяют ей играть важную роль на поздних стадиях развития сезонного эпизоотического цикла, а также в сохранении возбудителя.

Активизация очага чумы в долине р. Каргы с начала 90-х гг. напрямую связана с ростом численности *C. tesquorum*, а также с усилением миграционной активности всех массовых видов блох в последние десятилетия. Динамика выделения культур возбудителя чумы по пятилетиям положительно коррелирует с динамикой численности основного переносчика в трех частях микробиотопа длиннохвостого суслика. Она коррелирует также с изменением численности *F. elatoides* – на зверьках, во входах нор и в гнездах, *R. li* и *N. mana* – во входах нор, *F. hetera* – на зверьках, так как изменение этих показателей шло параллельно с динамикой численности *C. tesquorum*. Кроме того, получены значимые отрицательные коэффициенты корреляции между количеством культур от *R. li* и их численностью в гнездах, а также с общим запасом. Это подтверждает зависимость эпизоотической активности очага от численности основного переносчика, так как максимум ОЗ гигрофильного *R. li* (в 1984–1988 гг.) совпал со снижением ОЗ ксерофильного *C. tesquorum*.

Нарастание численности основного переносчика (а также других ксерофильных видов блох – *F. elatoides* и *N. mana*) в субальпийском поясе гор объясняет развитие интенсивных вспышек эпизоотии чумы в ядрах популяции длиннохвостого суслика при попадании возбудителя на эти участки.

Рост миграционной активности блох в последние десятилетия, повышенный процент зараженных особей во входах позволяют рекомендовать метод поиска эпизоотий чумы путем сбора и исследования блох из входов нор как приоритетный. Это наименее трудоемкий, эффективный и, что очень важно, наиболее щадящий для природы метод обследования, позволяющий за короткое время охватить большие территории.

ВЫВОДЫ

1. В таксоценозе блох длиннохвостого суслика в долине р. Каргы отмечено 49 видов и подвидов блох. На долю шести массовых видов (*C. tesquorum*, *F. elatoides*, *O. alaskensis*, *R. li*, *N. mana* и *F. hetera*) приходится 96,8 % блох. С 1964 г. таксоценоз блох претерпевал как значительные количественные, так и качественные изменения. В период с 1969 по 1988 г. в общем запасе доминировал *R. li*, в остальные периоды – *C. tesquorum*.

2. Пики численности гигрофильных видов блох суслика (*R. li* и *O. alaskensis*) зарегистрированы в наиболее прохладный и влажный период, в середине 1980-х – начале 1990-х гг. Максимум численности ксерофильных видов (*C. tesquorum* и *F. elatoides*), а также резкий рост миграционной активности всех видов блох наблюдались в наиболее теплый и сухой период, с конца 1990-х до окончания первого десятилетия нового века. В 2000-х гг. многократно возрос запас ксерофильных видов блох в субальпийском поясе гор.

3. В условиях аридизации климата у ксерофильных видов блох (*C. tesquorum* и *F. elatoides*) отмечается развитие более одного поколения в году, что привело, начиная с 1990-х гг. по настоящее время, к значительному росту их численности. Теплый сухой климат способствует миграции всех массовых видов блох суслика.

4. Основной причиной снижения в последние десятилетия общего запаса *R. li*, а также *O. alaskensis* и доли *N. mana* среди блох суслика является усиление конкуренции с массовыми ксерофильными видами блох. Для блохи *O. alaskensis* благоприятны климатические условия, препятствующие глубокому промерзанию почвы зимой. Общий запас *F. hetera* в микробиотепе длиннохвостого суслика зависит, главным образом, от численности основных прокормителей – пищух.

5. Активизация Каргинского мезоочага чумы с начала 1990-х гг. связана с ростом численности *C. tesquorum* и с усилением миграционной активности всех видов блох. Накопление большого запаса блох в конце лета и ранняя ак-

тивизация весной явились причиной необычно раннего обнаружения возбудителя чумы (находки зараженных блох в апреле). Высокая численность основного переносчика в субальпийском поясе гор объясняет развитие интенсивных вспышек эпизоотии в ядрах популяции длиннохвостого суслика.

6. Важную роль в трансмиссии чумного микроба на поздних стадиях развития сезонного эпизоотического цикла и в сохранении возбудителя до следующего года играет *R. li*.

7. Для усовершенствования мониторинга за природными очагами чумы необходимо сделать приоритетным метод поиска эпизоотий путем сбора и исследования блох из входов нор. Это наиболее экономичный и эффективный метод, который позволяет в короткие сроки обследовать обширные территории и является наиболее щадящим для природы.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Базанова Л.П. Взаимоотношения чумного микроба (*Yersinia pestis*) и блох (Siphonaptera) (на примере сибирских природных очагов чумы): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. – Улан-Удэ, 2009. – 46 с.
2. Базанова Л.П., Вержуцкий Д.Б. К оценке эпизоотологической роли блохи *Rhadinopsylla li transbaikalica* Ioff et Tifl., (1947) в Тувинском природном очаге чумы // Актуальные проблемы инфектологии и паразитологии: Матер. первой Междунар. юбил. конф. (2–5 апреля 2001 г., г. Томск). – Томск, 2001. – С. 42.
3. Базанова Л.П., Вержуцкий Д.Б. Эпизоотологическое значение блох (Siphonaptera) в Тувинском природном очаге чумы // Байкальский зоол. журн. – 2009. – № 3. – С. 13–22.
4. Базанова Л.П., Иннокентьева Т.И. Формы резервации возбудителя чумы в Тувинском природном очаге // ЖМЭИ. – 2012. – № 5. – С. 115–119.
5. Базанова Л.П., Климов В.Т. Эпизоотологическая роль блох длиннохвостого суслика в Тувинском природном очаге чумы // Мед. паразитол. – 2008. – № 4. – С. 55–69.
6. Базанова Л.П., Маевский М.П., Жовтый И.Ф., Вылков А.Г., Галацевич Н.Ф. О переживании зимнего периода блохами *Citellophilus tesquorum altaicus*, инфицированными возбудителем чумы, в эксперименте // Матер. регион. совещ. противочум. учрежд. – Куйбышев, 1990. – С. 29–30.
7. Базанова Л.П., Маевский М.П., Попков А.Ф., Галацевич Н.Ф. Оценка эпизоотической роли блохи *Citellophilus tesquorum altaicus* в Тувинском природном очаге чумы // Current Issues on Zoonotic Diseases. – 2000. – № 8. – С. 67–73.
8. Базанова Л.П., Никитин А.Я., Галацевич Н.Ф. Влияние температурного фактора на векторную способность блохи *Citellophilus tesquorum altaicus* // Мед. паразитол. – 2003. – № 3. – С. 24–27.

9. Базанова Л.П., Попков А.Ф., Галацевич Н.Ф. Сезонная динамика заражающей способности блохи *Citellophilus tesquorum altaicus* в Тувинском природном очаге чумы // Паразитология. – 2004. – Т. 38, вып. 1. – С. 46–52.
10. Базанова Л.П., Токмакова Е.Г., Вержуцкий Д.Б., Воронова Г.А. Половые различия в трансмиссии возбудителя чумы блохами (Siphonaptera) // Мед. паразитол. – 2010. – № 4. – С. 49–53.
11. Базанова Л.П., Хабаров А.В. Эпизоотологическая оценка блохи *Neopsylla mana* Wagn. в Тувинском природном очаге чумы по результатам экспериментов // Проблемы природно-очаговых и зоонозных инфекций в Сибири и на ДВ: Матер. регион. науч.-практ. конф. – Чита, 1993. – С. 11–13.
12. Балахонов С.В., Вержуцкий Д.Б., Иннокентьева Т.И. Эпидемиологическая оценка современного состояния природных очагов чумы в Сибири // Эпидемиология и вакцинопрофилактика. – 2010. – Вып. 2. – С. 34–37.
13. Балахонов С.В., Вержуцкий Д.Б., Глушков Э.А., Окунев Л.П., Холлин А.В., Климов В.Т. Особенности современной эпизоотической активности Тувинского природного очага чумы и тенденции ее изменения // Актуальные проблемы болезней, общих для человека и животных: Матер. Всерос. научно-практич. конф. с междунар. участием. – Ставрополь: Экспо-Медиа, 2012. – С. 85–86.
14. Балахонов С.В., Корзун В.М., Косилко С.А., Вержуцкий Д.Б., Чипанин Е.В., Ярыгина М.Б., Акимова И.С., Галацевич Н.Ф., Денисов А.В., Рождественский Е.Н. Эпизоотическая и эпидемическая обстановка в Сибирских природных очагах чумы // Current Issues on Zoonotic Disease. – Ulanbaatar, 2017. – № 22. – С. 103–116.
15. Балашов Ю.С. Термины и понятия, используемые при изучении популяций и сообществ эктопаразитов // Паразитология. – 2000. – Т. 34, вып. 5. – С. 361–370.
16. Баранов А.А. Редкие и малоизученные птицы Тувы. – Красноярск: КГУ, 1991. – 320 с.

17. Безопасность работы с микроорганизмами I-II групп патогенности: Санитарные правила СП 1.2.011-94. – М.: Госкомсанэпиднадзор России, 1994. – 152 с.
18. Беклемишев В.Н. Термины и понятия, необходимые при количественном изучении популяций эктопаразитов и нидиколов // Зоол. журн. – 1961. – Т. 40, вып. 2. – С. 149–158.
19. Беклемишев В.Н. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. – М.: Наука, 1970. – 502 с.
20. Белявцева Л.И. Роль климатических факторов в распространении блох суслика на Северном Кавказе // Матер. I Всерос. совещ. по проблемам изучения кровососущих насекомых. – СПб: ЗИН РАН, 2006. – С. 23–26.
21. Белявцева Л.И. Динамика выхода из коконов имаго блох в гнёздах горного суслика на территории Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы // Мед. паразитол. – 2012. – № 4. – С. 36–39.
22. Белявцева Л.И., Цапко Н.В., Давыдова Н.А. Синхронность фенологии блох сусликов с фенологией их хозяев и проявлением эпизоотической активности природных очагов чумы Северного Кавказа // Фундаментальные и прикладные аспекты изучения паразитических членистоногих в XXI веке: Матер. междунар. конф. – СПб.: ЗИН РАН, 2013. – С. 31–33.
23. Белявцева Л.И., Цапко Н.В., Давыдова Н.А. Аспекты сезонного участия блох сусликов в эпизоотическом процессе в природных очагах чумы на территории Северо-Кавказского Федерального Округа // Матер. Всерос. научно-практ. конф. – Н. Новгород: Растр-НН, 2016а. – С. 30–31.
24. Белявцева Л.И., Цапко Н.В., Давыдова Н.А. К оценке роли блох горного суслика в поддержании эпизоотического процесса на территории Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы // Матер. Всерос. научно-практ. конф. – Н. Новгород: Растр-НН, 2016б. – С. 32–34.
25. Белявцева Л.И., Цапко Н.В., Давыдова Н.А. Основные мероприятия эпизоотологического мониторинга популяций блох горного суслика на территории Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы //

Матер. Всерос. научно-практ. конф. – Н. Новгород: Растр-НН, 2016в. – С. 34–36.

26. Белявцева Л.И., Цапко Н.В., Давыдова Н.А. Особенности процесса размножения блох в гнездах горного суслика в связи с сезонной сменой нор зверьками на своих индивидуальных участках // Диагностика и профилактика инфекционных болезней на современном этапе: Матер. научно-практ. конф. – Новосибирск: Ареал, 2016г. – С. 23–25.

27. Бибикова В.А., Сахарова В.В. Влияние температуры и физиологических особенностей блох на их активность как переносчиков в экспериментальных условиях // Тез. докл. восьмого совещания по паразитологическим проблемам. – М.-Л.: АН СССР, 1955. – С. 24.

28. Бибикова В.А., Классовский Л.Н. Передача чумы блохами. – М.: Медицина, 1974. – 188 с.

29. Бигон М., Харпер Дж., Таусенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. – М.: Мир, 1989. – Т. 1. – 667 с. – Т. 2. – 479 с.

30. Бляхарчук Т.А. Реконструкция лесной и высокогорно-степной растительности Юго-Западной части Тувы с позднеледниковья до современности // География и природные ресурсы. – 2008. – № 1. – С. 89–96.

31. Быков Н.Т., Коротаева А.В. Восприимчивость суслика Эвесманна (*Citellus undulatus* Pall) к чумной инфекции и заметки по его эпизоотологии // Изв. Иркут. противочумн. ин-та. – Иркутск, 1949. – Т. 7. – С. 64–77.

32. Васильев Г.И. Блохи длиннохвостого суслика: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Иркутск, 1971. – 18 с.

33. Васильев Г.И., Жовтый И.Ф. О годовом цикле *Oropsylla asiatica* Wagn., 1929 (Siphonaptera) на длиннохвостом суслике в Прибайкалье // Докл. Иркут. противочумн. ин-та. – Иркутск, 1971. – Вып. 9. – С. 227–229.

34. Ващёнок В.С. Блохи – переносчики возбудителей болезней человека и животных. – Л.: Наука, 1988. – 163 с.

35. Ващенко В.С. Роль блох (Siphonaptera) в эпизоотологии чумы // Паразитология. – 1999. – Т. 33, вып. 3. – С. 198–209.

36. Вержуцкий Д.Б. Анализ структуры сообществ блох длиннохвостого суслика в Юго-Западной Туве // Актуальные вопросы эпиднадзора в природных очагах чумы: Тез. докл. Всесоюз. научно-практич. конф. – Ставрополь, 1985. – С. 195–197.

37. Вержуцкий Д.Б. О форезии блох длиннохвостого суслика // Проблемы экологии Прибайкалья: Тез. докл. III Всесоюз. научн. конф. – Иркутск, 1988. – С. 126.

38. Вержуцкий Д.Б. Пространственная структура населения массовых видов блох длиннохвостого суслика в Тувинском природном очаге чумы и ее эпизоотологическое значение: Дис. ... канд. биол. наук. – Иркутск, 1990. – 139 с.

39. Вержуцкий Д.Б. Эпизоотологическая роль популяционной организации населения блох длиннохвостого суслика в Тувинском природном очаге чумы // Паразитология. – 1999. – Т. 33, вып. 3. – С. 242–249.

40. Вержуцкий Д.Б. Динамика активности участков очаговости Тувинского природного очага чумы // Мед. паразитол. – 2003. – Вып. 3. – С. 36–39.

41. Вержуцкий Д.Б. Пространственная организация населения хозяина и его эктопаразитов: теоретические и прикладные аспекты (на примере длиннохвостого суслика и его блох): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. – Иркутск, 2005 – 46 с.

42. Вержуцкий Д.Б. Межпопуляционные связи у длиннохвостого суслика в Юго-Западной Туве // Бюлл. МОИП, отд. биол. – 2006. – Т. 111, вып. 5. – С. 52–59.

43. Вержуцкий Д.Б. Различие гнезд длиннохвостого суслика в зависимости от характера их использования // Байкальский зоол. журн. – 2009. – Вып. 2. – С. 17–21.

44. Вержуцкий Д.Б. Маркерная роль эктопаразитов в популяционных исследованиях их хозяев // Байкальский зоол. журн. – 2012. – Вып. 2 (10). – С. 94–102.

45. Вержуцкий Д.Б., Балахонов С.В., Климов В.Т., Косилко С.А., Холин А.В., Акимова И.С., Галацевич Н.Ф., Глушков Э.А., Ковалева Н.И., Немкова Н.К., Ростовцев М.Г., Ткаченко С.В. Краткосрочный прогноз эпизоотической активности Тувинского природного очага чумы на 2015 г. <http://www.irkutsk.ru/chumin/> (дата обращения – 23.03.2015).

46. Вержуцкий Д.Б., Галацевич Н.Ф., Ковалёва Н.И. Особенности изменения численности блох длиннохвостого суслика в Тувинском очаге чумы // Карантинные и зоонозные инфекции в Казахстане. – Алматы, 2001. – Вып. 3. – С. 85–87.

47. Вержуцкий Д.Б., Галацевич Н.Ф., Ткаченко В.А. К изучению фауны блох Западной Тувы // Байкальский зоол. журн. – 2010. – Вып. 4. – С. 15–19.

48. Вержуцкий Д.Б., Галацевич Н.Ф., Ковалева Н.И., Чумакова Н.А., Акимова И.С., Немкова Н.К. Аннотированный список видов блох, инфицированных возбудителем чумы в Тувинском природном очаге // Байкальский зоол. журн. – 2016. – Вып. 19. – С. 121–125.

49. Вержуцкий Д.Б., Зонов Г.Б., Попов В.В. Эпизоотологическое значение накопления блох в агрегациях самок длиннохвостого суслика в Тувинском природном очаге чумы // Паразитология. – 1990. – Т. 24, вып. 3. – С. 186–192.

50. Вержуцкий Д.Б., Никитин А.Я., Ковалёва Н.И., Галацевич Н.Ф., Чумакова Н.А., Ткаченко С.В., Чумаков А.В. Основные результаты дезинсекции в долине р. Саглы (Тувинский природный очаг чумы) // Дальневосточный журн. инфекционной патологии. – 2014. – № 24. – С.18–21.

51. Вержуцкий Д.Б., Попов В.В. Популяционная структура населения длиннохвостого суслика в Юго-Западной Туве // Труды Байкало-Ленского гос. природного заповедника. – М., 1998. – Вып. 1. – С. 116–119.

52. Вержуцкий Д.Б., Ткаченко В.А. Эпизоотологическая значимость различных элементов структуры популяции длиннохвостого суслика в Тувинском очаге чумы // Актуальные вопросы эпиднадзора в природных очагах

чумы: Тез. докл. Всесоюз. научно-практич. конф. – Ставрополь, 1985. – С. 197–198.

53. Вержуцкий Д.Б., Ткаченко В.А., Попов В.В., Колосов В.М. О сохранении возбудителя чумы в Тувинском природном очаге // Журнал инфекционной патологии. – 2003. – Т. 10, вып. 4. – С. 31–32.

54. Вержуцкий Д.Б., Холин А.В., Климов В.Т., Акимова И.С., Галацевич Н.Ф., Немкова Н.К., Ткаченко С.В., Чумаков А.В., Балахонов С.В. Эпизоотическая активность Тувинского очага чумы и ее особенности на современном этапе // Актуальные проблемы болезней, общих для человека и животных: Матер. Всерос. научно-практ. конф. – Ставрополь, 2017. – С. 14–16.

55. Вержуцкий Д.Б., Холин А.В., Окунев Л.П., Ткаченко С.В., Ткаченко В.А. Устойчивость ядер популяции длиннохвостого суслика в Тувинском природном очаге чумы // Актуальные проблемы болезней, общих для человека и животных: Матер. Всерос. научно-практ. конф. с междунар. участием. – Ставрополь, 2012. – С. 28–29.

56. Вержуцкий Д.Б., Чумакова Н.А., Галацевич Н.Ф., Ковалёва Н.И. К экологии блохи *Citellophilus tesquorum* Wagn., 1898 в Юго-Западной Туве // Байкальский зоол. журн. – 2009. – Вып. 1 – С. 17–22.

57. Вершинин Е.А. Экологические особенности блох даурского суслика в Забайкальском природном очаге чумы: Дис. ... канд. биол. наук. – Иркутск, 1993. – 243 с.

58. Викторов Г.А. Проблемы динамики численности насекомых на примере вредной черепашки. – М.: Наука, 1967. – 271 с.

59. Власенко Г.С. Грызуны южных районов Тувы // Изв. Иркут. противочумн. ин-та. – Иркутск, 1954. – Т. 12. – С. 207–216.

60. Воронова Г.А. Взаимоотношения возбудителя чумы с блохами грызунов и зайцеобразных в Тувинском природном очаге: Автореф. дис. ... канд. мед. наук. – Саратов, 1984. – 14 с.

61. Воронова Г.А., Базанова Л.П. Значение блох (Siphonaptera) разных видов в поддержании эпизоотий чумы в сибирских природных очагах // Бюлл. ВСНЦ СО РАМН. – Иркутск, 2004. – Т. 2, вып. 1. – С. 58–65.

62. Всероссийский научно-исследовательский институт гидрометеорологической информации – Мировой центр данных <http://meteo.ru/>

63. Галацевич Н.Ф. Современное состояние численности переносчиков в Монгун-Тайгинском мезоочаге Тувинского природного очага чумы // Актуальные проблемы профилактики особо опасных и природно-очаговых инфекционных болезней: Тез. докл. научн. конф. – Иркутск, 1994. – С. 29.

64. Галацевич Н.Ф., Галацевич П.Н., Чумаков А.В., Чумакова Н.А., Ростовцев М.Г. Миграционная активность блох в Тувинском природном очаге чумы // Научн. тр. Тувинского ин-та комплексного освоения природных ресурсов СО РАН. – Кызыл: Изд-во ТувИКОПР СО РАН, 2003. – С. 127–130.

65. Галацевич Н.Ф., Чумакова Н.А., Колосов В.М., Ростовцев М.Г. Использование визуального выявления заражённых возбудителем чумы блох в полевых условиях Тувинского природного очага // Противочумные учреждения России и их роль в обеспечении эпидемиологического благополучия населения страны: Матер. научн.-практ. конф. – М., 2004. – С. 84–86.

66. Галацевич Н.Ф., Немкова Н.К., Ростовцев М.Г., Чумакова Н.А., Ковалёва Н.И. К характеристике эпизоотической активности Тувинского природного очага чумы // Матер. межрегион. совещ. энтомологов Сибири и ДВ. – Новосибирск, 2010. – С. 324–325.

67. Галацевич Н.Ф., Чульдум А.Ф. Динамика численности *Citellophilus tesquorum altaicus* (Ioff. 1936) – блохи длиннохвостого суслика на территории Каргинского участка очаговости Тувинского природного очага чумы // Изв. Иркут. гос. ун-та. Сер. Биология. Экология. – 2015а. – Т. 12. – С. 88–97.

68. Галацевич Н.Ф., Чульдум А.Ф. Многолетняя динамика численности пяти массовых видов блох длиннохвостого суслика в долине р. Каргы (Республика Тыва) // Изв. Иркут. гос. ун-та. Сер. Биология. Экология. – 2015б. – Т. 14. – С. 65–77.

69. Голубинский Е.П., Жовтый И.Ф., Лемешева Л.Б. О чуме в Сибири. – Иркутск: Иркут. гос. ун-т, 1987. – 244 с.
70. Гончаров А.И. О распространении отдельных групп Ceratophyllidae и о вовлечении их в эпизоотии чумы // Успехи современного естествознания. – 2010. – № 9. – С. 95–96.
71. Гончаров А.И., Ромашёва Т.П., Котти Б.К., Баваасан А., Жигмед С. Определитель блох Монгольской народной республики. – Улан-Батор, 1989. – 415 с.
72. Горно-Алтайский природный очаг чумы (под редакцией С.В. Балахонова, В.М. Корзуна). – Новосибирск: Наука-Центр, 2014. – 272 с.
73. Гиляров А.М. Популяционная экология. – М.: МГУ, 1990. – 192 с.
74. Громов В.С. Пространственно-этологическая структура популяций грызунов. – М.: КМК, 2008. – 581 с.
75. Даждо Р. Основы экологии. – М.: Прогресс, 1975. – 415 с.
76. Дарская Н.Ф. К методике изучения годовых циклов блох // Паразиты и паразитозы человека и животных. – Киев, 1965. – С. 363–365.
77. Дубровский Ю.А. Песчанки и природная очаговость кожного лейшманиоза. – М.: Наука, 1978. – 184 с.
78. Емельянова Н.Д., Жовтый И.Ф., Терещенко О.Н., Короткова Г.В. Материалы к изучению эктопаразитов грызунов Тувы. Сообщение 1. Блохи // Изв. Иркут. противочумн. ин-та. – 1963. – Т. 25. – С. 331–351.
79. Емельянова Н.Д., Летова Г.И., Летов Г.С. Новые афанитерологические находки в Туве и сопредельных регионах // Докл. Иркут. противочумн. ин-та. – Иркутск, 1962. – Вып. 4. – С. 166–171.
80. Емельянова Н.Д., Хростовская Е.И. О поведении блох после гибели их хозяев // Изв. Иркут. противочумн. ин-та. – Иркутск, 1954. – Т. 12. – С. 275–278.
81. Ефимцев Н.А. Климатический очерк // Природные условия Тувинской автономной области. – М.: Наука, 1957. – Вып. 3. – С. 46–66.

82. Ефимцев Н.А. Четвертичное оледенение Западной Тувы и восточной части Алтая. – М.: Наука, 1961. – 164 с.

83. Жигальский О.А. Экологические механизмы поддержания демографической и пространственной структуры популяций мелких млекопитающих // Экология. – 2014. – № 5. – С. 393–396.

84. Жовтый И.Ф. Программа работы паразитологических стационаров противочумных учреждений Сибири и Дальнего Востока // Изв. Иркут. противочумн. ин-та. – 1958. – Т. 17. – С. 249–253.

85. Жовтый И.Ф. О принципах и методах учёта численности популяции блох // Изв. Иркут. противочумн. ин-та. – 1960. – Т. 23. – С. 338–345.

86. Жовтый И.Ф. Температурные условия обитания блох в шерсти грызунов // Докл. Иркут. противочумн. ин-та. – Иркутск, 1962. – Вып. 4. – С. 152–156.

87. Жовтый И.Ф. Очерк экологии блох грызунов Сибири и Дальнего Востока в связи с их эпидемиологическим значением: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. – Томск, 1966а. – 58 с.

88. Жовтый И.Ф. О возможных путях дальнейшего совершенствования методов количественного изучения популяций блох грызунов // Особо опасные инфекции в Сибири и на Дальнем Востоке: Матер. науч. конф. – Кызыл, 1966б. – Вып. 7. – С. 234–237.

89. Жовтый И.Ф. Изучение состава и закономерностей количественных изменений совокупностей популяций блох грызунов и зайцеобразных Сибири и Дальнего Востока // Докл. Иркут. противочумн. ин-та. – Кызыл, 1969. – Вып. 8. – С. 299–305.

90. Жовтый И.Ф. Биоценологические аспекты изучения переносчиков в природных очагах чумы Сибири и МНР // Проблемы природной очаговости чумы: Тез. докл. к 4 сов.-монг. конф. специалистов противочумн. учрежд. Часть 1. – Иркутск, 1980. – С. 16–18.

91. Жовтый И.Ф. Паразитоценозы природных очагов чумы как компоненты биоценозов // Тез. докл. II Всесоюз. съезда паразитоценологов. – Киев: Наукова думка, 1983. – С. 115–116.

92. Жовтый И.Ф. Основные направления дальнейшего изучения переносчиков северной части Центрально-Азиатской зоны природной очаговости чумы (СССР–МНР). // Природная очаговость чумы в МНР: Матер. сов.-монг. симпоз. – Иркутск, 1988. – С. 18–20.

93. Жовтый И.Ф., Васильев Г.И. О самоочищении грызунов от блох // Докл. Иркут. противочумн. ин-та. – Иркутск, 1962. – Вып. 4. – С. 156–160.

94. Забелин В.И. Формирование фауны птиц Алтае-Саянской области: эколого-эволюционные аспекты: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. – Томск, 2010. – 46 с.

95. Закс Л. Статистическое оценивание. – М.: Статистика, 1976. – 600 с.

96. Зонов Г.Б., Вержуцкий Д.Б., Попов В.В. Разнокачественность популяций носителей и ее роль в энзоотии природных очагов чумы Сибири и МНР // Природная очаговость чумы в МНР: Матер. сов.-монг. симпозиума. – Иркутск, 1988а. – С. 15–17.

97. Зонов Г.Б., Вержуцкий Д.Б., Попов В.В., Ткаченко В.А. Внутрипопуляционные группировки длиннохвостого суслика в Тувинском природном очаге чумы // Природная очаговость чумы в Монгольской Народной Республике: Матер. сов.-монг. симпозиума. – Иркутск, 1988б. – С. 58–60.

98. Ивантер Э.В. Основы зоогеографии. – Петрозаводск: ПетрГУ, 2012. – 500 с.

99. Ивантер Э.В. Териология. – Петрозаводск: ПетрГУ, 2014. – 703 с.

100. Иннокентьева Т.И. Особенности экологии *Yersinia pestis altaica*: Докл. дисс. ... докт. мед. наук. – Саратов, 1997. – 59 с.

101. Инструкция по эпидемиологическому надзору в природных очагах чумы Советского Союза. – Саратов, 1979. – 60 с.

102. Иофф И.Г., Скалон О.И. Определитель блох Восточной Сибири, Дальнего Востока и прилегающих районов. – М.: Медицина, 1954. – 275 с.

103. Калабухов Н.И. Сезонные закономерности возникновения, развития и угасания эпизоотий в популяциях грызунов // Зоол. журн. – 1962. – Т. 41, № 9. – С. 1281–1296.
104. Калинина А.В. Растительный покров и естественные кормовые ресурсы // Природные условия Тувинской автономной области. – М.: Наука, 1957. – Вып. 3. – С. 162–190.
105. Коренберг Э.И. Биохорологическая структура вида (на примере таёжного клеща). – М.: Наука, 1979. – 171 с.
106. Корзун В.М. Плотностно-зависимая трансформация структуры популяций и сообществ насекомых (на примере дрозофилы и блох): Дис. ... докт. биол. наук. – Иркутск, 2007. – 359 с.
107. Корзун В.М. Основные закономерности динамики численности блох (Siphonaptera) // Байкальский зоол. журн. – 2013. – № 2 (13). – С. 80–91.
108. Корзун В.М., Балахонов С.В., Чипанин Е.В., Ярыгина М.Б., Денисов А.В., Михайлов Е.П., Мищенко А.И., Рождественский Е.Н., Фомина Л.А. Формирование, развитие и функционирование природного очага чумы в Горном Алтае // Мед. паразитол. – 2016. – № 1. – С. 17–25.
109. Корзун В.М., Ярыгина М.Б., Фомина Л.А. Блохи мелких млекопитающих, вовлекающихся в эпизоотический процесс в Горно-Алтайском природном очаге чумы // Мед. паразитол. – 2015. – № 1. – С. 25–29.
110. Кот Л.А. Блохи (Siphonaptera) млекопитающих и птиц фауны Центрального Предкавказья и сопредельных территорий: Дис. ... канд. биол. наук. – Ставрополь, 2011. – 127 с.
111. Краминский В.А. Материалы по военной эпидемиологии Китая: Дисс. ... канд. мед. наук. – Ворошилов, 1953. – 612 с.
112. Крашкевич К.В., Тарасов В.В. Медицинская паразитология. – М.: МГУ, 1969. – 390 с.
113. Кропачёв И.И. Анализ географического распространения и ландшафтного распределения амфибий и рептилий в Республике Тува // Тр. ЗИН РАН. – 2014. – Т. 318, № 4. – С. 486–553.

114. Крюков И.Л. О судьбе блох длиннохвостого суслика на территориях, очищенных от этого грызуна в Туве // Докл. Иркут. противочумн. ин-та. – Иркутск, 1971. – Вып. 9. – С. 226–227.

115. Крюков И.Л. К методике учета блох длиннохвостого суслика в Тувинском очаге чумы // Докл. Иркут. противочумн. ин-та. – Чита, 1974. – Вып. 10. – С. 226–228.

116. Крюков И.Л. Взаимосвязь сезонной жизнедеятельности длиннохвостого суслика и блохи *Ceratophyllus tesquorum* // Современные аспекты профилактики зоонозных инфекций: Тез. докл. к Всесоюз. науч. конф. специалистов противочумн. учрежд. – Иркутск, 1984. – Ч. 1. – С. 85–87.

117. Крюков И.Л. Дезинсекция нор грызунов и зайцеобразных как метод подавления чумных эпизоотий в Тувинском природном очаге: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Саратов, 1987. – 16 с.

118. Кузнецов В.И., Крюков И.Л., Саржинский В.А. Материалы к эпизоотологической характеристике Монгун-Тайги // Докл. Иркут. противочумн. ин-та. – Кызыл, 1969. – Вып. 8. – С. 25–28.

119. Кузнецов А.А. Индекс приуроченности блох к хозяину, его анализ и значение в эпизоотологии чумы // Паразитология. – 1997. – Т. 31, вып. 3. – С. 193–100.

120. Куминова А.В. Основные черты и закономерности растительного покрова // Растительный покров и естественные кормовые угодья Тувинской АССР. – Новосибирск: Наука, 1985. – С. 16–47.

121. Кушев С.Л. Рельеф // Природные условия Тувинской автономной области. – М.: Наука, 1957. – С. 11–45.

122. Лабунец Н.Ф., Акиев А.К., Гончаров А.И., Голубев П.Д. О блохах горного суслика в Приэльбрусье // Пробл. особо опасных инфекций. – 1974. – Вып. 1 (35). – С. 82–89.

123. Летов Г.С. Северо-западная окраина Монгольского очага чумы // Докл. Иркут. противочумн. ин-та. – Иркутск, 1966. – Вып. 7. – С. 38–43.

124. Летов Г.С. Хархира-Монгунтайгинский участок Алтайского очага чумы // Пробл. особо опасных инфекций. – Саратов, 1969. – Вып. 2. – С. 37–45.
125. Летов Г.С. О природных факторах активизации эпизоотий чумы в Сибири // Зоол. журн. – 1972. – Т. 51, вып. 7. – С. 1041–1047.
126. Летов Г.С., Летова Г.И. Эктопаразиты длиннохвостого суслика (*Citellus undulatus*) в связи с эпизоотологическим значением в Туве // Зоол. журн. – 1973. – Т. 52, вып. 4. – С. 525–531.
127. Летов Г.С., Летова Г.И., Мамонтова Э.В. К вопросу о методике эпизоотологической разведки на чуму в Туве // Пробл. особо опасных инфекций. – 1972. – Вып. 2 (24). – С. 132–136.
128. Летов Г.С., Мамонтова Э.В., Летова Г.И. Структура Хархира-Мунгунтайгинского очага чумы в связи с вопросами его ликвидации // Пробл. особо опасных инфекций. – 1970. – Вып. 6 (16). – С. 148–154.
129. Лэк Д. Численность животных и ее регуляция в природе. — М.: Иностранная Литература, 1957. – 403 с.
130. Максимов А.А. Многолетние колебания численности животных, их причины и прогноз. – Новосибирск: Наука, 1984. – 250 с.
131. Максимов А.А., Ермаков Л.Н. Циклические процессы в сообществах животных (биоритмы, сукцессии). – Новосибирск: Наука, 1985. – 236 с.
132. Маскаев Ю.М., Намзалов Б.Б., Седельников В.П. Геоботаническое районирование // Растительный покров и естественные кормовые угодья Тувинской АССР. – Новосибирск: Наука, 1985. – С. 210–247.
133. Методические рекомендации по эпизоотологическому обследованию Тувинского природного очага. – Иркутск, 1985. – 15 с.
134. Методические рекомендации по эпизоотологическому обследованию Тувинского природного очага. – Иркутск, 2004. – 18 с.
135. Наумов Н.П. Экология животных. – М.: Советская наука, 1955. – 534 с.

136. Некипелов Н.В. О значении длиннохвостого суслика как носителя чумы // Докл. Иркут. противочумн. ин-та. – 1962. – Вып. 4. – С. 116–119.

137. Никитин А.Я., Вершинин Е.А. Экологические факторы, влияющие на динамику общего запаса блох даурского суслика в Забайкальском природном очаге чумы // Мед. паразитол. – 2002. – № 1. – С. 44–47.

138. Никитин А.Я., Вершинин Е.А. Краткосрочный прогноз изменения общего запаса блох даурского суслика в Забайкальском природном очаге чумы // Мед. паразитол. – 2002. – № 2. – С. 35–37.

139. Никитин А.Я., Базанова Л.П. Исследование возможности образования эффективных ксенопар между *Yersinia pestis* и блохой *Citellophilus tesquorum* // Бюлл. ВСНЦ СО РАМН. – 2003. – № 3. – С. 152 – 155.

140. Никитин А.Я. Динамика численности популяций членистоногих и совершенствование приёмов борьбы с видами – переносчиками болезней человека: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. – Иркутск, 2006. – 47 с.

141. Носин В.А. Почвенный покров // Природные условия Тувинской автономной области. – М.: Наука, 1957а. – Вып. 3. – С. 129–161.

142. Носин В.А. Природные районы Тувинской области // Природные условия Тувинской автономной области. – М.: Наука, 1957б. – Вып. 3. – С. 240–264.

143. Общая инструкция по паразитологической работе в противочумных учреждениях СССР. – Саратов, 1978. – 73 с.

144. Обухов П.А. Зональное распределение длиннохвостого суслика в Туве // Докл. Иркут. противочумн. ин-та. – Кызыл, 1969. – Вып. 8. – С. 215–218.

145. Обухов П.А. Миграция азиатского длиннохвостого суслика в горных ландшафтах Юго-Западной Тувы // Современные аспекты профилактики зоонозных инфекций: Тез. докл. науч. конф. – Иркутск, 1984. – Ч. 1. – С. 96–97.

146. Обухов П.А. Экология длиннохвостого суслика (*Citellus undulatus* Pallas, 1778) в связи с проблемой профилактики чумы в Тувинском природном очаге: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Иркутск, 1988. – 23 с.
147. Одум Ю. Основы экологии. – М.: Мир, 1975. – 742 с.
148. Олькова Н.В. Экологические особенности длиннохвостого суслика в связи с его эпидемиологическим и хозяйственным значением // Докл. Иркут. противочумн. ин-та. – 1962. – Вып. 4. – С. 120–127.
149. ООО «Расписание Погоды» [http:// rp5.ru](http://rp5.ru).
150. Организация и проведение эпидемиологического надзора в природных очагах чумы на территории Российской Федерации: Методические указания МУ 3.1.1098-02. – М.: Федеральный центр госсанэпиднадзора Минздрава России, 2002. – 103 с.
151. Организация и проведение эпидемиологического надзора в природных очагах чумы на территории Российской Федерации: Методические указания МУ 3.1.3.2355-08. – М.: Федеральный центр Роспотребнадзора, 2009. – 104 с.
152. Очиров Ю.Д., Башанов К.А. Млекопитающие Тувы. – Кызыл: Тувинское книжн. изд-во, 1975. – 140 с.
153. Пантелеев П.А. Родентология. – М.: КМК, 2010 – 221 с.
154. Паспорт Тувинского природного очага чумы. – Иркутск: Иркут. противочумн. ин-т., 2000. – 70 с.
155. Паспорт Тувинского природного очага чумы. – Иркутск: Иркут. противочумн. ин-т., 2017. – 164 с.
156. Пианка Э. Эволюционная экология. – М.: Мир, 1981. – 399 с.
157. Погодаева М.В., Сосунова И.А., Никитин А.Я. Базовые методы статистического анализа: Учеб. – метод. пособие. – Иркутск: Иркут. гос. лингвистич. ун-т, 2007. – 30 с.
158. Попов В.В. Разнокачественность популяций носителей возбудителя как фактор энзоотии чумы Тувинского природного очага: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Саратов, 1990. – 16 с.

159. Природные очаги чумы Кавказа, Прикаспия, Средней Азии и Сибири (под ред. Г.Г. Онищенко, В.В. Кутырева). – М.: Медицина, 2004. – 192 с.
160. Профилактика чумы: Санитарно-эпидемиологические правила СП 3.1.7.2492-09. – М.: Федеральный центр гигиены и эпидемиологии Роспотребнадзора, 2009. – 31 с.
161. Равдоникас И.О. Монгун-Тайгинский мезоочаг Тувинского природного очага чумы: Автореф. дис. ... канд. мед. наук. – Саратов, 1985. – 16 с.
162. Ралль Ю.М. Лекции по эпизоотологии чумы. – Ставрополь: Ставропольское книжн. изд-во, 1958. – 243 с.
163. Ралль Ю.М. Природная очаговость и эпизоотология чумы. – М.: Медицина, 1965. – 363 с.
164. Ромашева Т.П. Руководство по определению некоторых видов блох Сибири и Дальнего Востока. – Иркутск: Иркутский противочумн. ин-т, 1990. – 60 с.
165. Рокицкий П.Ф. Биологическая статистика. – Минск: Высшэйшая школа, 1967. – 328 с.
166. Ротшильд Е.В. Пространственная структура природного очага чумы и методы ее изучения. – М.: МГУ, 1978. – 192 с.
167. Сбор, учет и подготовка к лабораторному исследованию кровососущих членистоногих – переносчиков возбудителей природно-очаговых инфекций: Методические указания МУ 3.1.1027-01. – М.: Минздрав РФ, 2002. – 56 с.
168. Сбор, учет и подготовка к лабораторному исследованию кровососущих членистоногих в природных очагах опасных инфекционных болезней: Методические указания МУ 3.1.3012-12. – М.: Минздрав РФ, 2012. – 42 с.
169. Северцов А.С. Эволюционная экология позвоночных животных. – М.: КМК, 2013. – 347 с.

170. Слудский А.А. Список позвоночных животных мировой фауны – носителей возбудителя чумы // Пробл. особо опасных инфекций. – 2014. – Вып. 3. – С. 42–51.

171. Смирнов В.П., Даниленко А.Ф. К истории выявления Тувинского очага чумы // Докл. Иркут. противочумн. ин-та. – Иркутск, 1966. – Вып. 7. – С. 36–38.

172. Сунцов В.В., Сунцова Н.И. Чума. Происхождение и эволюция эпизоотической системы (экологические, географические и социальные аспекты). – М.: КМК, 2006. – 247 с.

173. Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. – М.: Наука, 1973. – 278 с.

174. Ткаченко В.А. Пространственная структура популяции длиннохвостого суслика в юго-западной Туве // Актуальные вопросы эпиднадзора в природных очагах чумы: Тез. докл. Всесоюз. научн. конф. – Ставрополь, 1985. – С. 199–201.

175. Ткаченко В.А. Пространственная структура популяций и особенности распространения длиннохвостого суслика (*Citellus undulatus*) в Туве // Байкальский зоол. журн. – 2010. – Вып. 2 (5). – С. 90–100.

176. Ткаченко В.А., Вержуцкий Д.Б., Верзилова Т.Н., Чарная Т.Г., Колосов В.М. О сохранении возбудителя чумы в межэпизоотический сезон в Тувинском природном очаге // Природно-очаговые инфекции в Забайкалье: Тез. докл. научн. конф. – Чита, 1983. – С. 17–19.

177. Ткаченко В.А., Вержуцкий Д.Б., Попов В.В. К характеристике участка стойкой очаговости чумы в урочище Чалыяш Монгун-Тайгинского мезоочага Тувинского природного очага чумы // Актуальные вопросы эпиднадзора в природных очагах чумы: Тез. докл. Всесоюз. научн. конф. – Ставрополь, 1985. – С. 201–203.

178. Ткаченко С.В., Вержуцкий Д.Б., Холин А.В. Обнаружение обыкновенного щитомордника (*Agkistrodon halys* Pall., 1775) в Юго-Западной Туве // Байкальский зоол. журн. – 2010. – Вып. 2 (5). – С. 34–35.

179. Устюжина И.М., Равдоникас И.О., Устюжин Ю.А., Евдокимов А.В., Обухов П.А., Оськина Л.А., Дробот Б.А. Некоторые итоги изучения Тувинского природного очага чумы (1964–1974 гг.). Сообщение 2 // Междунар. и нац. аспекты эпиднадзора при чуме: Тез. докл. науч. конф. – Иркутск, 1975. – Ч. 1. – С. 52–57.

180. Холин А.В. Субвидовые группировки длиннохвостого суслика (*Spermophilus undulatus* Pallas, 1778) в Южной Сибири (на примере Юго-Западной Тувы и Предбайкалья): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Иркутск, 2013. – 26 с.

181. Хомушку Е.Ч., Чульдум А.Ф., Галацевич Н.Ф., Ю.А. Калуш Ю.А., Ростовцев М.Г. Множественные регрессионные модели зависимостей индексов обилия и доминирования блохи длиннохвостого суслика *Citellophilus tesquorum altaicus* (Ioff. 1936) в долине реки Каргы (Юго-Западная Тува) от климатических факторов // Матер. XIII Убсунурского междунар. симпозиума. – Кызыл: Тув. гос. ун-т, 2016а. – С. 333–338.

182. Хомушку Е.Ч., Чульдум А.Ф., Галацевич Н.Ф. Влияние сезонных климатических факторов на индексы обилия и доминирования блохи длиннохвостого суслика *Citellophilus tesquorum altaicus* (Ioff. 1936) в долине реки Каргы (Юго-Западная Тува) // Изв. Самарского научн. центра РАН. – 2016б. – Т. 18, № 2 (2). – С. 559–562.

183. Чульдум А.Ф., Галацевич Н.Ф. Использование метода Фурье для анализа многолетней динамики *C. tesquorum* // Становление и развитие физико-математического образования и науки в Республике Тыва: Матер. регион. науч.-практ. конф. – Кызыл: Тув. гос. ун-т, 2015. – С. 97–100.

184. Чумакова И.В. Вопросы популяционной экологии блох в связи с их значением в энзоотии чумы: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. – Ставрополь, 1999. – 46 с.

185. Чумакова И.В., Козлов М.П. Возбудитель чумы как элемент системы эпизоотического процесса. – Ставрополь: Ставропольское книжн. изд-во, 2008. – 248 с.

186. Шварц С.С. Эволюционная экология животных. – Свердловск: АН СССР, 1969. – 200 с.
187. Шилов И.А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. – М.: МГУ, 1977. – 261 с.
188. Шилов И.А. Популяционный гомеостаз // Зоол. журн. – 2002. – Т. 81, № 9. – С. 1029-1047.
189. Шилова С.А. Биоценотические последствия контроля численности мелких млекопитающих в естественных экосистемах // Экология. – 2015. – № 2. – С. 134–140.
190. Яблоков А.В. Популяционная биология. – М.: Высшая школа, 1987. – 304 с.
191. Якуба В.Н., Маевский М.П., Лазарева Л.А., Климов В.Т., Машковский И.К. Эпизоотологическое значение блох *Frontopsylla hetera* (Siphonaptera) в Горно-Алтайском природном очаге чумы // Паразитология. – 1978. – Т. 12, вып. 1. – С. 27–30.
192. Ярыгина М.Б., Корзун В.М., Фомина Л.А., Денисов А.А. Изменение структуры многовидовых сообществ блох монгольской пищухи в Горно-Алтайском природном очаге чумы // Дальневосточный журн. инфекционной патологии. – 2014. – № 25. – С. 11–15.
193. Achtman M., Zurth K., Morelli G., Torrea G., Guiyoule A., Carniel E. *Yersinia pestis*, the cause of plague, is a recently emerged clone of *Yersinia pseudotuberculosis* // PNAS, 1999. – Vol. 96, № 24. – P. 14043–14048.
194. Amin O.M., Liu J., Li S., Zhang Y., Sun L. Development and longevity of *Nosopsyllus laeviceps kuzenkovi* (Siphonaptera) from Inner Mongolia under laboratory conditions // J. Parasitol. – 1993. – Vol. 79, № 2. – P. 193–197.
195. Anderson S.H., Williams E.S. Plague in a complex of white-tailed prairie dogs and associated small mammals in Wyoming // J. Wildl. Dis. – 1997. – Vol. 33, № 4. – P. 720–732.
196. Balakhonov S.V., Verzhutsky D.B., Holin A.V., Akimova I.S., Galatsevich N.F., Glushkov E.A., Tkachenko S.V. Increasing of epizootic activity

in Tuva natural plague focus // Current Issues on Zoonotic Diseases. – Ulanbaatar, 2015. – Vol. 21. – P. 91–99.

197. Beaucournu J.C. Diversity of flea vectors as a function of plague foci // Bull. Soc. Pathol. Exot. – 1999. – Vol. 95, № 5. – P. 419–421.

198. Chitty D. The natural selection of selfregulatory behavior in animal populations // Proc. Ecol. Soc. Austral. – 1967. – № 2. – P. 51–78. [Цит. по: Шилов, 2002].

199. Christian J.J. Social subordination, population density, and mammalian evolution // Science. – 1970. – № 168. – P. 84–90. [Цит. по: Бигон и др., 1989].

200. Davis R.M, Smith R.T, Madon M.B, Sitko-Cleugh E. Flea, rodent, and plague ecology at Chuchupate Campground, Ventura County, California // J. Vector Ecol. – 2002.– Vol. 27, № 1. – P. 107–127.

201. Eisen R.J., Bearden S.W., Wilder A.P., Montenieri J.A., Antolin M.F., Gage K.L. Early-phase transmission of *Yersinia pestis* by unblocked fleas as a mechanism explaining rapidly spreading plague epizootics // Proc. Nat. Sci. – 2006. – Vol. 103, № 42. – P. 15380–15385.

202. Eisen R.J., Lowell J.L., Montenieri J.A., Bearden S.W., Gage K.L.. Temporal dynamics of early-phase transmission of *Yersinia pestis* by unblocked fleas: secondary infectious feeds prolong efficient transmission by *Oropsylla montana* (Siphonaptera: Ceratophyllidae) // J. Med. Entomol. – 2007. – Vol. 44(4). – P. 672–677.

203. Eisen R.J., Borchert J.N., Holmes J.L., Amatre G., Van Wyk K., Enscore R.E., Babi N., Atiku L.A., Wilder A.P., Vetter S.M., Bearden S.W., Montenieri J.A., Gage K.L. Early-phase transmission of *Yersinia pestis* by cat fleas (*Ctenocephalides felis*) and their potential role as vectors in a plague-endemic region of Uganda // J. Trop. Med. Hyg. – 2008. – Vol. 78 (6). – P. 949–956.

204. Engelthaler D.M., Gage K.L. Quantities of *Yersinia pestis* in fleas (Siphonaptera: Pulicidae, Ceratophyllidae, and Hystrichopsyllidae) collected from areas of known or suspected plague activity // J. Med. Entomol. – 2000. – Vol. 37(3). – P. 422–426.

205. Ensore R.E., Biggerstaff B.J., Brown T.L., Fulgham R.E., Reynolds P.J., Engelthaler D.M., Levy C.E., Parmenter R.R., Montenieri J.A., Cheek J.E., Grinnell R.K., Ettestad P.J., Gage K.L. Modeling relationships between climate and the frequency of human plague cases in the southwestern United States, 1960–1997 // *Am. J. Trop. Med. Hyg.* – 2002. – Vol. 66(2). – P. 186–196.
206. Hinkle N.C., Koehler P.G., Patterson R.S. Host grooming efficiency for regulation of cat flea (Siphonaptera: Pulicidae) populations // *J. Med. Entomol.* – 1998. – Vol. 35(3). – P. 266–269.
207. Hinnebusch B.J., Fischer E.R., Schwan T.G. Evaluation of the role of the *Yersinia pestis* plasminogen activator and other plasmid-encoded factors in temperature-dependent blockage of the flea // *J. Infect. Diseases.* – 1998. – Vol. 178. – P. 1406–1415.
208. Hinnebusch B.J. The evolution of flea-borne transmission in *Yersinia pestis* // *Curr. Issues Mol. Biol.* – 2005. – Vol. 7. – P. 197–212.
209. Johnson T.L., Hinnebusch B.J., Boegler K.A., Graham C.B., MacMillian K., Montenieri J.A., Bearden S.W., Gage K.L., Eisen R.J. *Yersinia murine* toxin is not required for early-phase transmission of *Yersinia pestis* by *Oropsylla montana* (Siphonaptera: Ceratophyllidae) or *Xenopsylla cheopis* (Siphonaptera: Pulicidae) // *Microbiology.* – 2014. – Vol. 160 (11). – P. 2517–2525.
210. Lang J.D. Factors affecting the seasonal abundance of ground squirrel and wood rat fleas (Siphonaptera) in San Diego County, California // *J. Med. Entomol.* – 1996. – Vol. 33 (5). – P. 790–804.
211. Lidicker W.Z. Social behaviour and density regulations in house mice living in large enclosures // *J. Anim. Ecology.* – 1976. – V. 45. – P. 677–697.
212. Mears S, Clark F., Greenwood M., Larsen K.S. Host location, survival and fecundity of the Oriental rat flea *Xenopsylla cheopis* (Siphonaptera: Pulicidae) in relation to black rat *Rattus rattus* (Rodentia: Muridae) host age and sex // *Bull. Entomol. Res.* – 2002. – Vol. 92 (5). – P. 375–384.

213. Mollaret H.H. The discovery by Paul-Louis Simond of the role of the flea in the transmission of the plague // *Bull. Soc. Pathol. Exot.* – 1999. – Vol. 92, № 5. – P. 383–387.

214. Parmenter R.R., Yadav E.P., Parmenter C.A., Etestad P., Gage K.L. Incidence of plague associated with increased winter-spring precipitation in New Mexico // *Am. J. Trop. Med. Hyg.* – 1999. – Vol. 61 (5). – P. 814–821.

215. Rasmussen S., Allentoft M.E., Nielsen K., Orlando L., Sikora M., Sjögren K.-G., Pedersen A.G., Schubert M., Van Dam A., Outzen Kapel C.M., Nielsen H.B., Brunak S., Avetisyan P., Epimakhov A., Khalyapin M.V., Gnuni A., Kriiska A., Lasak I., Metspalu M., Moiseyev V., Gromov A., Pokutta D., Saag L., Varul L., Yepiskoposyan L., Sicheritz-Pontén T., Foley R.A., Lahr M.M., Nielsen R., Kristiansen K., Willerslev E. Early divergent strains of *Yersinia pestis* in Eurasia 5000 years ago // *Cell.* – 2015. – Vol. 163 (3). – P. 571–582.

216. Sun Y.C., Jarrett C.O., Bosio C.F., Hinnebusch B.J. Retracing the evolutionary path that led to flea-borne transmission of *Yersinia pestis* // *Cell Host & Microbe.* – 2014. – Vol. 15 (5). – P. 578–586.

217. Thomas R.E., Karstens R.H., Schwan T.G. Effect of *Yersinia pestis* infection on temperature preference and movement of the Oriental rat flea (*Xenopsylla cheopis*) (Siphonaptera: Pulicidae) // *J. Med. Entomol.* – 1993. – Vol. 30 (1). – P. 209–213.

218. Wimsatt J., Biggins D.E. A review of plague persistence with special emphasis on fleas // *J. Vector Born Dis.* – 2009. – Vol. 46. – P. 85–99.

219. Winne-Edwards V.C. Animal dispersion in relation to social behaviour. – Edinburg–London, 1962. – 650 p. [Цит. по: Шилов, 2002].

ПРИЛОЖЕНИЕ 1

Таблица 1

Видовой состав и количественное соотношение отдельных видов в таксоценозе блох длиннохвостого суслика в долине р. Каргы в 1968–2013 гг.

	Объекты	Зверьки		Входы нор		Гнёзда		Всего по микробио- топу длиннохвостого суслика	
		N	30209	343343	738	ОЗ	% от ОЗ всех блох		
	Видовой состав блох	ИО на зверьках	ИД на зверьках	ИО во входах нор	ИД во вхо- дах нор	ИО в гнёздах	ИД в гнёздах	ОЗ	% от ОЗ всех блох
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Семейство Pulicidae									
1	<i>Echidnophaga oschanini</i> Wagner, 1913	0,03×10 ⁻¹	0,83×10 ⁻¹	0,007×10 ⁻²	0,28×10 ⁻¹	–	–	0,03×10 ⁻¹	0,08×10 ⁻¹
Семейство Ceratophyllidae									
2	<i>Amalaraeus dissimilis</i> Jordan, 1938	0,02×10 ⁻²	0,06×10 ⁻¹	0,002×10 ⁻²	0,09×10 ⁻¹	0,08×10 ⁻¹	0,26×10 ⁻¹	0,08×10 ⁻¹	0,24×10 ⁻¹
3	<i>Amphalius runatus runatus</i> (Jordan et Rothschild, 1923)	0,10×10 ⁻¹	3,28×10 ⁻¹	0,002×10 ⁻¹	0,84×10 ⁻¹	0,09×10 ⁻¹	0,30×10 ⁻¹	0,20×10 ⁻¹	0,58×10 ⁻¹
4	<i>Callopsylla caspia gaiskii</i> (Vovchinskaya, 1950)	0,01×10 ⁻²	0,02×10 ⁻¹	0,001×10 ⁻²	0,03×10 ⁻¹	–	–	0,07×10 ⁻³	0,02×10 ⁻²
5	<i>Ceratophyllus gallinae</i> (Schrank, 1803)	0,01×10 ⁻²	0,02×10 ⁻¹	0,003×10 ⁻³	0,01×10 ⁻¹	–	–	0,01×10 ⁻²	0,02×10 ⁻²
6	<i>C. styx avicittelli</i> (Ioff, 1946)	0,37×10 ⁻²	1,16×10 ⁻¹	0,004	1,57	0,09×10 ⁻¹	0,30×10 ⁻¹	0,17×10 ⁻¹	0,49×10 ⁻¹
7	<i>C. tribulis</i> Jordan, 1926	–	–	0,003×10 ⁻³	0,01×10 ⁻¹	–	–	0,03×10 ⁻⁴	0,01×10 ⁻³
8	<i>C. borealis</i> Rothschild, 1907	0,01×10 ⁻²	0,02×10 ⁻¹	0,003×10 ⁻¹	0,11	–	–	0,03×10 ⁻²	0,01×10 ⁻¹
9	<i>C. garei</i> Rothschild, 1902	0,01×10 ⁻²	0,02×10 ⁻¹	0,006×10 ⁻³	0,02×10 ⁻¹	0,01×10 ⁻¹	0,04×10 ⁻¹	0,01×10 ⁻¹	0,04×10 ⁻¹
10	<i>C. indages</i> Rothschild, 1908	0,01×10 ⁻²	0,02×10 ⁻¹	0,006×10 ⁻³	0,02×10 ⁻¹	–	–	0,07×10 ⁻³	0,02×10 ⁻²
11	<i>C. lunatus lunatus</i> Jordan et Rothschild, 1920	–	–	0,003×10 ⁻³	0,01×10 ⁻¹	–	–	0,03×10 ⁻⁴	0,01×10 ⁻³
12	<i>Citellophilus tesquorum altaicus</i> (Ioff, 1936)	2,25	70,92	0,199	77,68	12,26	39,02	14,71	42,20
13	<i>Megabothris asio calcarifer</i> (Wagner, 1913)	–	–	0,005×10 ⁻³	0,02×10 ⁻¹	–	–	0,06×10 ⁻⁴	0,02×10 ⁻³
14	<i>M. rectangulatus</i> (Wahlgren, 1903)	0,02×10 ⁻²	0,07×10 ⁻¹	0,002×10 ⁻²	0,09×10 ⁻¹	–	–	0,03×10 ⁻²	0,07×10 ⁻²
15	<i>Oropsylla alaskensis</i> (Baker, 1904)	1,95×10 ⁻¹	6,16	0,004	1,73	2,57	8,16	2,76	7,93
16	<i>O. silantiewi</i> (Wagner, 1898)	0,03×10 ⁻²	0,01	0,003×10 ⁻³	0,01×10 ⁻¹	–	–	0,03×10 ⁻²	0,01×10 ⁻¹
17	<i>Paramonopsyllus scalonae</i> (Vovchinskaya, 1950)	0,29×10 ⁻¹	0,92	0,001	0,58	0,15×10 ⁻¹	0,47×10 ⁻¹	0,46×10 ⁻¹	0,13

ПРИЛОЖЕНИЕ 1

Продолжение таблицы 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Семейство Leptopsyllidae									
18	<i>Amphipsylla kuznetzovi kuznetzovi</i> Wagner, 1912	$0,05 \times 10^{-2}$	$0,17 \times 10^{-1}$	$0,002 \times 10^{-2}$	0,01	–	–	$0,06 \times 10^{-2}$	$0,02 \times 10^{-1}$
19	<i>A. longispina</i> Scalon, 1950	$0,02 \times 10^{-1}$	$0,66 \times 10^{-1}$	$0,003 \times 10^{-1}$	0,12	$0,27 \times 10^{-1}$	$0,86 \times 10^{-1}$	$0,29 \times 10^{-1}$	$0,83 \times 10^{-1}$
20	<i>A. primaris</i> Jordan et Rothschild, 1915	$0,16 \times 10^{-1}$	0,51	$0,002 \times 10^{-1}$	$0,91 \times 10^{-1}$	0,31	0,99	0,33	0,94
21	<i>A. vinogradovi</i> Ioff, 1928	$0,01 \times 10^{-2}$	$0,02 \times 10^{-1}$	$0,002 \times 10^{-1}$	$0,74 \times 10^{-1}$	$0,01 \times 10^{-1}$	$0,04 \times 10^{-1}$	$0,02 \times 10^{-1}$	$0,05 \times 10^{-1}$
22	<i>Ctenophyllus hirticrus</i> (Jordan et Rothschild, 1923)	$0,12 \times 10^{-1}$	$3,83 \times 10^{-1}$	$0,003 \times 10^{-1}$	$1,22 \times 10^{-1}$	$0,04 \times 10^{-1}$	$0,13 \times 10^{-1}$	$0,17 \times 10^{-1}$	$0,47 \times 10^{-1}$
23	<i>Frontopsylla elata taishiri</i> Emelyanova, 1950	$0,03 \times 10^{-2}$	$0,10 \times 10^{-1}$	$0,001 \times 10^{-2}$	$0,05 \times 10^{-1}$	–	–	$0,03 \times 10^{-2}$	$0,01 \times 10^{-1}$
24	<i>F. elatoides elatoides</i> Wagner, 1928	$1,38 \times 10^{-1}$	4,35	0,015	5,91	0,67	2,12	0,82	2,35
25	<i>F. hetera</i> Wagner, 1933	$1,48 \times 10^{-1}$	4,68	0,007	2,67	0,91	2,89	1,06	3,05
26	<i>F. luculenta parilis</i> Jordan, 1929	$0,03 \times 10^{-3}$	$0,01 \times 10^{-1}$	–	–	–	–	$0,03 \times 10^{-3}$	$0,01 \times 10^{-2}$
27	<i>F. wagneri</i> Ioff, 1928	$0,03 \times 10^{-2}$	$0,10 \times 10^{-1}$	$0,006 \times 10^{-2}$	$0,22 \times 10^{-1}$	$0,03 \times 10^{-1}$	$0,09 \times 10^{-1}$	$0,03 \times 10^{-1}$	$0,09 \times 10^{-1}$
28	<i>F. frontalis baikal</i> Ioff, 1946	$0,26 \times 10^{-1}$	$8,15 \times 10^{-1}$	0,018	6,99	$0,42 \times 10^{-1}$	$1,34 \times 10^{-1}$	$0,86 \times 10^{-1}$	$2,46 \times 10^{-1}$
29	<i>Leptopsylla pavlovskii</i> Ioff, 1928	$0,01 \times 10^{-1}$	$0,39 \times 10^{-1}$	$0,001 \times 10^{-1}$	$0,44 \times 10^{-1}$	$0,11 \times 10^{-1}$	$0,35 \times 10^{-1}$	$0,12 \times 10^{-1}$	$0,35 \times 10^{-1}$
30	<i>Ophthalmopsylla kiritschenkoi</i> (Wagner, 1930)	$0,03 \times 10^{-3}$	$0,01 \times 10^{-1}$	–	–	–	–	$0,03 \times 10^{-3}$	$0,01 \times 10^{-2}$
31	<i>O. kukuschkini</i> , Ioff, 1928	$0,03 \times 10^{-3}$	$0,01 \times 10^{-1}$	–	–	–	–	$0,03 \times 10^{-3}$	$0,01 \times 10^{-2}$
32	<i>O. praefecta ecphora</i> Labunets, 1961	$0,01 \times 10^{-1}$	$0,31 \times 10^{-1}$	$0,001 \times 10^{-1}$	$0,52 \times 10^{-1}$	–	–	$0,01 \times 10^{-1}$	$0,03 \times 10^{-1}$
33	<i>O. praefecta pernix</i> Jordan, 1929	$0,02 \times 10^{-2}$	$0,06 \times 10^{-1}$	–	–	–	–	$0,02 \times 10^{-2}$	$0,06 \times 10^{-2}$
34	<i>Paradoxopsyllus dashidorzhii</i> Scalon, 1953	$0,04 \times 10^{-1}$	$1,16 \times 10^{-1}$	$0,007 \times 10^{-2}$	$0,28 \times 10^{-1}$	–	–	$0,04 \times 10^{-1}$	$0,11 \times 10^{-1}$
35	<i>P. integer</i> Ioff, 1946	$0,01 \times 10^{-2}$	$0,02 \times 10^{-1}$	–	–	–	–	$0,07 \times 10^{-3}$	$0,02 \times 10^{-2}$
36	<i>P. scorodumovi</i> Scalon, 1935	$0,41 \times 10^{-1}$	1,31	$0,014 \times 10^{-1}$	$5,47 \times 10^{-1}$	$0,14 \times 10^{-1}$	$0,43 \times 10^{-1}$	$0,56 \times 10^{-1}$	$1,62 \times 10^{-1}$
Семейство Ctenophthalmidae									
37	<i>Corrodopsylla birulai</i> (Ioff, 1928)	$0,03 \times 10^{-3}$	$0,01 \times 10^{-1}$	–	–	–	–	$0,03 \times 10^{-3}$	$0,01 \times 10^{-2}$
38	<i>Neopsylla bidentatiformis</i> (Wagner, 1893)	$0,01 \times 10^{-2}$	$0,04 \times 10^{-1}$	$0,006 \times 10^{-3}$	$0,02 \times 10^{-1}$	–	–	$0,01 \times 10^{-2}$	$0,04 \times 10^{-2}$
39	<i>N. galea</i> Ioff, 1946	–	–	–	–	$0,01 \times 10^{-1}$	$0,04 \times 10^{-1}$	$0,01 \times 10^{-1}$	$0,04 \times 10^{-1}$
40	<i>N. mana</i> Wagner, 1927	$0,66 \times 10^{-1}$	2,09	$0,009 \times 10^{-1}$	0,35	3,25	10,33	3,31	9,51
41	<i>N. pleskei orientalis</i> Ioff et Argiropulo, 1934	$0,02 \times 10^{-1}$	$0,55 \times 10^{-1}$	$0,001 \times 10^{-1}$	$0,42 \times 10^{-1}$	$0,51 \times 10^{-1}$	$1,64 \times 10^{-1}$	$0,53 \times 10^{-1}$	$1,53 \times 10^{-1}$

ПРИЛОЖЕНИЕ 1

Окончание таблицы 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
42	<i>Rhadinopsylla altaica</i> (Wagner, 1901)	$0,02 \times 10^{-2}$	$0,06 \times 10^{-1}$	$0,006 \times 10^{-3}$	$0,02 \times 10^{-1}$	$0,01 \times 10^{-1}$	$0,04 \times 10^{-1}$	$0,02 \times 10^{-1}$	$0,04 \times 10^{-1}$
43	<i>R. dahurica</i> Jordan et Rothschild, 1923	$0,05 \times 10^{-2}$	$0,15 \times 10^{-1}$	$0,003 \times 10^{-3}$	$0,01 \times 10^{-1}$	$0,05 \times 10^{-1}$	$0,17 \times 10^{-1}$	$0,06 \times 10^{-1}$	$0,17 \times 10^{-1}$
44	<i>R. pseudodahurica</i> Scalon, 1950	$0,01 \times 10^{-2}$	$0,02 \times 10^{-1}$	–	–	–	–	$0,07 \times 10^{-3}$	$0,02 \times 10^{-2}$
45	<i>R. rothschildi</i> Ioff, 1940	$0,03 \times 10^{-3}$	$0,01 \times 10^{-1}$	$0,006 \times 10^{-3}$	$0,02 \times 10^{-1}$	$0,01 \times 10^{-1}$	$0,04 \times 10^{-1}$	$0,01 \times 10^{-1}$	$0,04 \times 10^{-1}$
46	<i>R. li li</i> Argiropulo, 1941	$0,05 \times 10^{-2}$	$0,15 \times 10^{-1}$	$0,001 \times 10^{-2}$	$0,03 \times 10^{-1}$	$0,26 \times 10^{-1}$	$0,82 \times 10^{-1}$	$0,26 \times 10^{-1}$	$0,75 \times 10^{-1}$
47	<i>R. li transbaikalica</i> Ioff et Tiflov, 1947	$2,18 \times 10^{-1}$	6,88	$0,027 \times 10^{-1}$	1,06	11,23	35,76	11,46	32,87
Семейство Vermipsyllidae									
48	<i>Chaetopsylla homoea homoea</i> Rothschild, 1906	$0,08 \times 10^{-2}$	$0,24 \times 10^{-1}$	$0,007 \times 10^{-2}$	$0,27 \times 10^{-1}$	–	–	$0,08 \times 10^{-2}$	$0,02 \times 10^{-1}$
49	<i>Chaetopsylla aff. gracilis</i> Lewis, 1971	$0,02 \times 10^{-2}$	$0,07 \times 10^{-1}$	$0,003 \times 10^{-3}$	$0,01 \times 10^{-1}$	$0,01 \times 10^{-1}$	$0,04 \times 10^{-1}$	$0,02 \times 10^{-1}$	$0,05 \times 10^{-1}$

* «←» вид не отмечен

ПРИЛОЖЕНИЕ 2

Таблица 2

Численность *C. tesquorum* в микробиотопе длиннохвостого суслика в долине р. Каргы
в 1964–2013 гг. (по пятилетиям)

Годы	ИО на зверьках	ИД на зверьках	ИО во входах нор	ИД во входах нор	ИО в гнёздах	ИД в гнёздах	ОЗ	% от ОЗ всех блох
1964-1968	2,89 ± 0,677	62,0 ± 2,63	0,136 ± 0,0430	75,2 ± 5,26	10,76 ± 1,551	54,1 ± 6,03	12,79 ± 1,685	55,3 ± 4,74
1969-1973	1,24 ± 0,304	67,9 ± 3,59	0,016 ± 0,0074	38,4 ± 12,24	2,60 ± 0,966	28,0 ± 12,55	3,86 ± 0,833	33,0 ± 11,73
1974-1978	1,62 ± 0,191	69,8 ± 5,86	0,034 ± 0,0094	67,7 ± 5,62	6,01 ± 2,653	26,7 ± 7,11	7,66 ± 2,755	32,1 ± 5,35
1979-1983	1,92 ± 0,381	57,7 ± 2,16	0,070 ± 0,0145	55,2 ± 10,93	9,91 ± 2,621	29,4 ± 5,85	11,91 ± 2,721	33,1 ± 5,24
1984-1988	1,84 ± 0,737	64,1 ± 0,79	0,057 ± 0,0049	51,0 ± 7,60	4,97 ± 3,424	16,1 ± 11,43	6,87 ± 3,009	19,9 ± 10,26
1989-1993	3,30 ± 0,510	72,2 ± 4,25	0,166 ± 0,0259	75,0 ± 4,85	24,18 ± 4,751	60,5 ± 4,49	27,65 ± 4,648	62,0 ± 4,43
1994-1998	3,86 ± 0,832	75,9 ± 3,16	0,231 ± 0,0794	75,7 ± 4,08	22,92 ± 12,556	51,0 ± 12,23	25,87 ± 12,965	52,7 ± 11,23
1999-2003	4,41 ± 0,675	76,7 ± 0,85	0,518 ± 0,0951	84,6 ± 1,04	26,80 ± 3,295	61,3 ± 8,35	31,73 ± 2,748	63,3 ± 7,97
2004-2008	2,93 ± 0,127	72,2 ± 3,13	0,440 ± 0,1021	82,9 ± 2,00	32,78 ± 16,149	68,9 ± 9,68	36,05 ± 16,114	70,8 ± 7,43
2009-2013	3,01 ± 0,239	70,1 ± 2,04	0,274 ± 0,0600	75,0 ± 2,03	29,17 ± 5,351	58,4 ± 4,51	32,62 ± 5,648	59,6 ± 4,19
Среднее	2,71 ± 0,353	69,0 ± 1,99	0,200 ± 0,0379	68,5 ± 4,49	16,54 ± 4,912	44,3 ± 6,56	19,24 ± 4,996	47,2 ± 5,90

Таблица 3

Численность *F. elatoides* в микробиотопе длиннохвостого суслика в долине р. Каргы
в 1964–2013 гг. (по пятилетиям)

Годы	ИО на зверьках	ИД на зверьках	ИО во входах нор	ИД во входах нор	ИО в гнёздах	ИД в гнёздах	ОЗ	% от ОЗ всех блох
1964-1968	0,30 ± 0,186	5,5 ± 2,87	0,0102 ± 0,00331	6,3 ± 1,04	2,25 ± 0,325	11,4 ± 2,02	2,33 ± 0,311	10,2 ± 1,83
1969-1973	0,02 ± 0,0081	0,9 ± 0,54	0,0004 ± 0,0004	1,31 ± 1,31	0,00 ± 0,000	0,0 ± 0,000	0,02 ± 0,009	0,1 ± 0,04
1974-1978	0,06 ± 0,027	2,6 ± 1,17	0,0024 ± 0,00085	6,1 ± 2,17	0,09 ± 0,057	0,4 ± 0,34	0,15 ± 0,062	0,7 ± 0,40
1979-1983	0,09 ± 0,019	3,2 ± 0,75	0,0048 ± 0,00237	3,4 ± 1,68	0,68 ± 0,387	1,8 ± 0,65	0,78 ± 0,397	2,0 ± 0,62
1984-1988	0,05 ± 0,025	1,3 ± 0,64	0,0023 ± 0,00050	2,4 ± 1,09	0,17 ± 0,167	0,6 ± 0,55	0,22 ± 0,144	0,6 ± 0,47
1989-1993	0,21 ± 0,056	4,5 ± 1,72	0,0079 ± 0,00139	3,6 ± 0,53	0,77 ± 0,252	2,1 ± 1,01	0,99 ± 0,323	2,3 ± 0,92
1994-1998	0,18 ± 0,066	3,8 ± 1,23	0,0171 ± 0,00475	6,0 ± 0,95	0,92 ± 0,344	3,8 ± 1,76	1,02 ± 0,357	3,8 ± 1,71
1999-2003	0,31 ± 0,065	5,3 ± 0,39	0,0349 ± 0,00796	5,61 ± 0,85	1,81 ± 0,463	4,6 ± 1,48	2,15 ± 0,492	4,6 ± 1,31
2004-2008	0,33 ± 0,062	8,0 ± 1,43	0,0372 ± 0,01163	6,4 ± 1,00	3,78 ± 2,566	5,9 ± 3,10	4,14 ± 2,592	6,7 ± 2,22
2009-2013	0,35 ± 0,059	8,2 ± 1,42	0,0290 ± 0,00908	7,6 ± 1,06	2,61 ± 0,483	5,3 ± 0,72	2,92 ± 0,506	5,4 ± 0,61
Среднее	0,19 ± 0,041	4,4 ± 0,75	0,0152 ± 0,0035	4,9 ± 0,85	1,11 ± 0,420	2,9 ± 0,83	1,28 ± 0,426	3,1 ± 0,73

ПРИЛОЖЕНИЕ 2

Таблица 4

Численность *O. alaskensis* в микробиотопе длиннохвостого суслика в долине р. Каргы
в 1964–2013 гг. (по пятилетиям)

Годы	ИО на зверьках	ИД на зверьках	ИО во входах нор	ИД во входах нор	ИО в гнёздах	ИД в гнёздах	ОЗ	% от ОЗ всех блох
1964-1968	0,17 ± 0,030	4,0 ± 0,97	0,0036 ± 0,0022	1,9 ± 0,83	0,04 ± 0,036	0,2 ± 0,03	0,20 ± 0,026	0,8 ± 0,07
1969-1973	0,16 ± 0,033	10,4 ± 2,80	0,0010 ± 0,00050	3,0 ± 1,49	2,61 ± 0,676	21,0 ± 4,01	2,77 ± 0,676	18,6 ± 3,00
1974-1978	0,15 ± 0,023	6,8 ± 1,27	0,0013 ± 0,00088	2,3 ± 1,32	2,52 ± 1,970	9,2 ± 3,77	2,67 ± 1,966	9,1 ± 3,49
1979-1983	0,30 ± 0,043	9,3 ± 0,32	0,0078 ± 0,00382	6,1 ± 3,05	2,53 ± 0,676	7,8 ± 1,49	2,84 ± 0,818	7,8 ± 1,20
1984-1988	0,27 ± 0,067	11,6 ± 2,78	0,0041 ± 0,00167	3,8 ± 1,37	1,59 ± 0,730	4,9 ± 2,31	1,87 ± 0,698	5,2 ± 2,02
1989-1993	0,35 ± 0,023	8,2 ± 1,14	0,0059 ± 0,00139	2,8 ± 0,78	3,96 ± 1,015	10,1 ± 1,96	4,32 ± 1,028	9,8 ± 1,78
1994-1998	0,24 ± 0,047	5,2 ± 1,22	0,0049 ± 0,00135	2,0 ± 0,75	2,79 ± 1,171	6,3 ± 2,04	3,00 ± 1,233	6,1 ± 1,91
1999-2003	0,15 ± 0,008	2,8 ± 0,34	0,0051 ± 0,00044	1,0 ± 0,27	1,20 ± 0,705	2,1 ± 0,74	1,36 ± 0,712	2,2 ± 0,68
2004-2008	0,18 ± 0,022	4,5 ± 0,47	0,0063 ± 0,00109	1,3 ± 0,17	2,00 ± 1,371	2,8 ± 1,92	2,17 ± 1,708	3,1 ± 1,68
2009-2013	0,19 ± 0,022	4,5 ± 0,66	0,0067 ± 0,00175	2,00 ± 0,45	2,01 ± 0,477	4,3 ± 1,10	2,22 ± 0,504	4,3 ± 1,06
Среднее	0,22 ± 0,025	6,6 ± 1,02	0,0047 ± 0,00111	2,6 ± 0,90	2,30 ± 0,720	7,8 ± 1,68	2,52 ± 0,752	7,5 ± 1,44

Таблица 5

Численность *R. li* в микробиотопе длиннохвостого суслика в долине р. Каргы
в 1964–2013 гг. (по пятилетиям)

Годы	ИО на зверьках	ИД на зверьках	ИО во входах нор	ИД во входах нор	ИО в гнёздах	ИД в гнёздах	ОЗ	% от ОЗ всех блох
1964-1968	0,31 ± 0,166	7,8 ± 4,96	0,0037 ± 0,00228	1,8 ± 0,90	1,83 ± 0,675	9,3 ± 3,72	2,22 ± 0,363	9,7 ± 2,03
1969-1973	0,15 ± 0,021	9,7 ± 2,19	0,0022 ± 0,00122	7,1 ± 5,11	8,44 ± 4,671	37,9 ± 15,89	8,59 ± 4,687	35,7 ± 14,82
1974-1978	0,16 ± 0,035	6,9 ± 1,54	0,0012 ± 0,00059	4,5 ± 3,37	8,77 ± 3,718	40,7 ± 3,14	8,93 ± 3,704	40,7 ± 3,14
1979-1983	0,43 ± 0,051	13,5 ± 1,17	0,0051 ± 0,00180	3,8 ± 1,26	14,23 ± 6,077	35,9 ± 4,05	14,67 ± 6,111	33,1 ± 3,84
1984-1988	0,22 ± 0,095	8,3 ± 1,51	0,0010 ± 0,00021	0,9 ± 0,19	25,77 ± 9,380	67,0 ± 16,85	25,99 ± 9,376	62,3 ± 15,67
1989-1993	0,19 ± 0,020	4,7 ± 1,24	0,0021 ± 0,00065	0,9 ± 0,27	9,30 ± 2,914	21,2 ± 4,20	9,49 ± 2,920	19,4 ± 4,06
1994-1998	0,24 ± 0,026	5,4 ± 1,56	0,0022 ± 0,00055	1,0 ± 0,50	10,71 ± 6,837	28,5 ± 12,56	10,90 ± 6,836	26,9 ± 11,41
1999-2003	0,32 ± 0,022	5,9 ± 0,70	0,0039 ± 0,00068	0,8 ± 0,35	12,80 ± 6,485	23,9 ± 5,87	13,13 ± 6,499	21,5 ± 5,64
2004-2008	0,25 ± 0,032	6,0 ± 0,77	0,0041 ± 0,00137	0,8 ± 0,22	3,22 ± 1,570	7,9 ± 1,46	3,51 ± 1,605	7,4 ± 1,02
2009-2013	0,30 ± 0,064	6,9 ± 1,25	0,0037 ± 0,00109	1,1 ± 0,40	8,63 ± 1,949	17,8 ± 4,02	8,91 ± 2,038	16,7 ± 3,75
Среднее	0,26 ± 0,040	7,5 ± 1,20	0,0030 ± 0,00073	2,4 ± 1,41	10,68 ± 4,038	30,2 ± 7,27	10,93 ± 4,041	28,4 ± 6,73

ПРИЛОЖЕНИЕ 2

Таблица 6

Численность *N. tana* в микробиотопе длиннохвостого суслика в долине р. Каргы
в 1964–2013 гг. (по пятилетиям)

Годы	ИО на зверьках	ИД на зверьках	ИО во входах нор	ИД во входах нор	ИО в гнёздах	ИД в гнёздах	ОЗ	% от ОЗ всех блох
1964-1968	0,08 ± 0,019	1,8 ± 0,65	0,0013 ± 0,00060	0,7 ± 0,21	2,09 ± 0,554	10,7 ± 3,15	2,17 ± 0,514	9,6 ± 2,68
1969-1973	0,02 ± 0,004	1,2 ± 0,22	0,0002 ± 0,00009	1,0 ± 0,51	1,23 ± 0,758	6,3 ± 4,29	1,25 ± 0,762	5,7 ± 3,64
1974-1978	0,03 ± 0,009	1,2 ± 0,41	0,0001 ± 0,00008	0,14 ± 0,124	1,68 ± 0,518	8,7 ± 1,60	1,71 ± 0,519	7,7 ± 1,43
1979-1983	0,11 ± 0,040	3,1 ± 0,75	0,0016 ± 0,00078	1,1 ± 0,59	6,37 ± 2,181	17,9 ± 1,79	6,48 ± 2,206	16,0 ± 1,53
1984-1988	0,07 ± 0,024	2,4 ± 0,16	0,0005 ± 0,00011	0,5 ± 0,19	2,69 ± 1,150	8,4 ± 3,81	2,76 ± 1,152	7,9 ± 3,57
1989-1993	0,09 ± 0,014	1,9 ± 0,17	0,0005 ± 0,00009	0,2 ± 0,07	1,62 ± 0,558	3,6 ± 1,05	1,71 ± 0,551	3,5 ± 0,91
1994-1998	0,08 ± 0,020	1,6 ± 0,41	0,0005 ± 0,00020	0,2 ± 0,10	2,27 ± 0,838	7,0 ± 2,14	2,32 ± 0,846	6,7 ± 2,15
1999-2003	0,14 ± 0,023	2,5 ± 0,30	0,0013 ± 0,00019	0,3 ± 0,07	4,33 ± 2,973	6,7 ± 3,40	4,48 ± 2,972	6,4 ± 3,15
2004-2008	0,10 ± 0,012	2,5 ± 0,30	0,0023 ± 0,00044	0,6 ± 0,20	1,89 ± 1,239	12,4 ± 10,92	2,00 ± 1,243	9,6 ± 8,04
2009-2013	0,12 ± 0,024	2,7 ± 0,54	0,0017 ± 0,00033	0,5 ± 0,103	4,79 ± 0,744	10,0 ± 1,67	4,91 ± 0,721	9,3 ± 1,46
Среднее	0,08 ± 0,014	2,1 ± 0,27	0,0010 ± 0,00024	0,5 ± 0,19	2,94 ± 0,889	9,0 ± 2,44	3,02 ± 0,894	8,1 ± 2,04

Таблица 7

Численность *F. hetera* в микробиотопе длиннохвостого суслика в долине р. Каргы
в 1964–2013 гг. (по пятилетиям)

Годы	ИО на зверьках	ИД на зверьках	ИО во входах нор	ИД во входах нор	ИО в гнёздах	ИД в гнёздах	ОЗ	% от ОЗ всех блох
1964-1968	0,19 ± 0,062	4,6 ± 1,20	0,0051 ± 0,00177	5,6 ± 3,45	1,06 ± 0,369	5,4 ± 2,05	1,20 ± 0,418	5,3 ± 2,06
1969-1973	0,06 ± 0,022	3,0 ± 0,79	0,0038 ± 0,00210	8,7 ± 3,14	0,15 ± 0,101	2,7 ± 2,67	0,21 ± 0,104	2,4 ± 2,07
1974-1978	0,10 ± 0,013	4,2 ± 0,71	0,0020 ± 0,00061	5,5 ± 2,24	0,97 ± 0,757	3,2 ± 1,35	1,07 ± 0,748	3,4 ± 1,17
1979-1983	0,18 ± 0,022	5,9 ± 1,00	0,0033 ± 0,00066	3,2 ± 1,49	1,96 ± 0,883	4,2 ± 1,18	2,15 ± 0,895	4,5 ± 0,97
1984-1988	0,17 ± 0,058	6,3 ± 0,60	0,0042 ± 0,0020	3,9 ± 1,91	0,35 ± 0,325	1,2 ± 1,07	0,52 ± 0,285	1,5 ± 0,96
1989-1993	0,15 ± 0,029	3,5 ± 0,61	0,0030 ± 0,00079	1,4 ± 0,31	0,17 ± 0,099	0,3 ± 0,18	0,32 ± 0,107	0,7 ± 0,14
1994-1998	0,26 ± 0,104	4,9 ± 1,10	0,0069 ± 0,00151	2,7 ± 0,76	1,28 ± 0,486	3,0 ± 0,49	1,50 ± 0,486	3,1 ± 0,49
1999-2003	0,27 ± 0,052	4,7 ± 0,21	0,0130 ± 0,00060	2,6 ± 0,84	0,41 ± 0,116	1,0 ± 0,39	0,69 ± 0,148	1,4 ± 0,45
2004-2008	0,19 ± 0,034	4,6 ± 0,77	0,0147 ± 0,00306	3,2 ± 0,98	0,222 ± 0,222	1,8 ± 1,75	0,45 ± 0,205	1,9 ± 1,50
2009-2013	0,18 ± 0,037	4,1 ± 0,72	0,0109 ± 0,00398	3,1 ± 0,83	0,73 ± 0,418	1,4 ± 0,64	0,97 ± 0,452	1,7 ± 0,61
Среднее	0,17 ± 0,035	4,5 ± 0,52	0,0069 ± 0,00109	3,9 ± 1,19	0,74 ± 0,339	2,3 ± 0,92	0,91 ± 0,349	2,5 ± 0,77