

ОБ ЭКОЛОГИИ БЛОХИ CERATOPHYLLUS CASPIUS
В СВЯЗИ С ЕЕ ЭПИЗООТОЛОГИЧЕСКИМ ЗНАЧЕНИЕМ
В ЗАКАВКАЗСКОМ ГОРНОМ ОЧАГЕ ЧУМЫ

Р. Б. КОСМИНСКИЙ, Г. А. АВЕТИСЯН, А. А. ГУСЕВА, А. И. ТАЛЫБОВ

В эксперименте изучены гонотрофическая активность, возрастные изменения, длительность жизни имаго и метаморфоз *C. caspius*. Наблюдениями в природе на Закавказском нагорье путем анализа сезонных изменений состава по физиологическому возрасту и численности имаго установлен годовой цикл этого вида, который играет важную роль в распространении чумы среди обыкновенных полевок на Закавказском нагорье, но не может в одиночку обеспечить поддержание очага. Свою роль он выполняет как сочлен «интегрального переносчика», которым является совокупность специфических блох полевок.

Ceratophyllis caspius Joff et Arg. (Siphonaptera) распространен в горных местностях Евразии от Балкан до Восточной Джунгарии, паразитирует на различных видах горных полевок. На Закавказском нагорье среди обыкновенных полевок были выявлены эпизоотии чумы, а самих блох этого вида неоднократно обнаруживали зараженными возбудителем чумы в природе [2].

Материал и методика. Для уточнения и получения более полных биологических и экологических данных об этом виде блохи, предпосылок его участия в поддержании чумного очага мы в 1962—1967 гг. проводили наблюдения над возрастным составом имаго непосредственно на энзоотичной территории Закавказского нагорья, подытожили архивные данные Армянской и Азербайджанской противочумных станций о численности блох, а также изучили метаморфоз, продолжительность жизни, гонотрофическую активность и возрастные изменения имаго в различных условиях. Опыты в лаборатории проводили в таких же условиях, как и при изучении *Frontopsylla elata caucasica* [10]. Для установления начала питания и размножения имаго, скорости накопления у них возрастных изменений путем микроскопирования и препаровки исследованы 452 самки. Частоту питания и яйцекладки прослеживали методом многократной повторной зарисовки одних и тех же особей, меченных индивидуально отрезанием апикальных члеников лапок [3]. В 12 турах опытов под наблюдением было 168 самок и 63 самца, с которых сделали более 1400 зарисовок. Развитие преимагинальных фаз и длительность жизни имаго изучали по общепринятой методике [1], при этом использовано 1211 яиц и 347 экз. имаго. Физиологическое состояние и возраст имаго, собранных в природе, определяли по известным биологическим показателям [4]. Всего было просмотрено 475 самцов и вскрыто 1198 самок. Подразделение на группы и анализ сезонных изменений состава популяции проводили так же, как в нашей работе о годовом цикле *Stenophthalmus teres* [9].

Результаты и обсуждение. В лаборатории при обоих вариантах (при температуре 20—25° и 2—5°) молодые блохи начинали питаться



ся сразу же после подсадки к прокормителю. При 20—25° через 2 суток большинство, а через 3 все самки имели развивающиеся яйца (табл. 1). При этой температуре они питались с частотой около 3-х раз в сутки, откладывать яйца начали через 45—58 час. (в среднем 50) после помещения молодых блох к хозяину, и самки делали около 3-х кладок за сутки. Все самки размножались до конца опыта (22 дня). В результате яйцекладки в яичниках размножавшихся самок накапливались желтые тела (видимые в световой микроскоп на отпрепарированных яичниках), которые появлялись у части особей после 8—11, у подавляющего большинства — 12—16 суток пребывания блох со зверьком, причем почти у всех они были малой величины. Средней величины они достигали у единичных самок через 12—16, у большинства — через 20—22 суток. Большие желтые тела накапливались у отдельных особей через 17—22 суток.

Таблица 1

Появление увеличенных ооцитов и желтых тел в яичниках самок
(влажность воздуха высокая)

Число суток пребывания блох со зверьком	Исследовано блох	В том числе группы по состоянию яичников, %		
		крупных ооцитов и желтых тел нет	крупные ооциты имеются	
			желтые тела	
			нет	есть
Температура 20—25°				
1	10	100	0	0
2	10	30	70	0
3—7	41	0	100	0
8—11	39	0	56	44
12—16	50	0	16	72—12—0*
17—19	21	0	5	48—38—9
20—22	24	0	0	21—67—12
Температура 2—5°				
1—2	24**	100	0	0
3—7	39	10	90	0
8—11	38	29	61	10
12—19	99	31	62	7
20—24	57	32	49	19

* Три цифры через черточку означают число самок с желтым телом малой, средней и большой величины. Во всех остальных случаях желтые тела малой величины.

** Из них одна самка без сперматозоидов в семеприемнике, все остальные самки осеменены.

При 2—5° через 3—7 дней почти все самки (90%) имели развивающиеся яйца. Однако в дальнейшем число «беременных» уменьшилось, вероятно, вследствие резорбции ооцитов у части самок. К концу опыта (20—24 дня) приблизительно 2/3 самок имели развивающиеся яйца, но за срок наблюдений прослежено появление лишь маленьких желтых

тел и то только у 7—19% самок, что говорит о меньшей интенсивности размножения блох при низкой температуре. При перемещении блох, пробывших со зверьком 7—8 дней при 20—25°, в холодильник (2—5°) привязанность их к телу хозяина снижалась (табл. 2). Гонагофическая активность также уменьшалась, но различно у отдельных особей. На 19-й день у единичных, а на 40-й—примерно у половины самок уже не было развивающихся яиц. Частота их питания уменьшилась примерно до 1 раза в сутки. Остальные самки, продолжавшие размножаться на протяжении всего срока пребывания на холоде, питались с частотой 2—3 раза и делали по 1—2 кладки в сутки. Снижение активности имаго на холоде происходило в обоих испытанных вариантах влажности. Число яиц в кладках колебалось от 3-х до 4-х (соответственно 65 и 24% из 218 зарегистрированных кладок), но иногда оно составляло 2 или 6.

Вскрытие самок, собранных в природе и взятых из лабораторной культуры, показало, что яйчники *C. caspius* состоят из 6—12 (чаще 8) яйцевых трубок. Следовательно, число яиц в кладках приблизительно равно половине числа яйцевых трубок. Сопоставление данных табл. 1 и 2 позволяет предположить, что желтые тела образуются после того, как самка сделала 18—27 кладок, то есть когда из каждой яйцевой трубки отложено не менее 9—14 яиц.

Перед очередным кровососанием пищевой комок в подавляющем большинстве случаев (79—100%) находился на III—V стадиях по шкале Иоффа [5].

Сравнительно хорошая выживаемость всех фаз и выход имаго (19—40% от числа взятых яиц) были при 18—23° и относительной влажности воздуха 60—100%. Развитие завершалось в среднем за 35—40 дней (минимум 21, максимум 72). При температуре 4—5° и влажности 75—100% эмбриональное развитие шло успешно, однако в дальнейшем наблюдалась очень высокая смертность личинок, так что в итоге лишь единичные особи (1—3%) завершили метаморфоз, но и их развитие затянулось на много месяцев (минимум 166, максимум 488 дней). При 0—2° и влажности 60—100% все взятые в опыт яйца погибли, не дав личинок.

Молодые блохи при температуре от 3—4° (ниже нуля) до 7—10° жили без питания 4—10 месяцев, при 18—23°—около 1—2 месяцев, а при 30°—только до 2 недель. Ранее питавшиеся имаго оставались живыми при 1—8° ниже нуля до 1—3 месяцев. Можно полагать, что и в природе эти блохи могут прожить без хозяина в холодное время года несколько месяцев, в теплое—несколько недель. Под наблюдением были 188♀ и 159♂. В природе, на Закавказском нагорье, имаго встречаются круглый год (табл. 3). Ранее мы показали [8], что на этой территории блохи данного вида обитают в поясе горных луго-степей и лугов выше 2000 м над ур. м. Здесь зимний снеговой покров начинает сходить в конце апреля—начале мая. Во второй половине апреля в обитаемых полевками гнездах и на зверьках половину самок *C. caspius* со-

Таблица 2

Активность нападения на хозяина, питания и размножения блох при разных условиях (до начала наблюдений блохи пробыли со зверьком при 20—25° 7—8 дней)

Температура, °С	Дни пребывания при 2—5°	С а м к и					С а м ц ы				
		всего особей	средняя частота (раз в сутки) для 1 самки		отметки о местонахождении		всего особей	средняя частота (раз в сутки) кровососаний 1 самца	отметки о местонахождении		
			кладок	кровососаний	всего регистраций	в т. ч. на зверьке, %			всего регистраций	в т. ч. на зверьке, %	
Влажность низкая											
20—25	0	23	2,6	3,1	195	70	10	3,2	80	56	
2—5	1	9	1,1	3,3	44	64	4	3,8	18	72	
•	8; 10	20	1,8	2,3	100	48	7	2	34	50	
•	19	8—3*	1,2—0	2,6—0,7	55	24	3	0,7	13	15	
•	40	5—5	1,6—0	2,5—1,0	36	8	5	1,7	24	8	
Влажность высокая											
20—25	0	21	2,9	2,7	170	47	5	2,8	54	46	
2—5	1	12	2,2	2,7	58	47	4	3,8	18	50	
•	8; 10	19	1,7	2,4	93	31	8	2,1	39	44	
•	19	9—1	1,6—0	1,8—0	50	30	5	3,0	24	54	
•	40	5—4	1,7—0	2,1—0,8	25	16	5	2,1	23	30	

* Через черточку обозначено число «беременных» и «небеременных» самок и соответствующие им показатели частоты яйцекладки и кровососания.

Таблица 3

Физиологическое состояние и возраст собранных в природе имаго

Месяцы	Температура в гнезде, °С	С а м к и						С а м ц ы			
		всего особей	из них, %				просмотрено семеприемников у 2-й возрастной группы		всего особей	из них с меконием, %	
			с меконием	п и т а в ш и е с я		желтые тела есть					
				желтых тел нет	ооциты не увеличены	ооциты увеличены	ооциты не увеличены	ооциты увеличены			всего
Блохи из обитаемых гнезд и со зверьков											
Февраль-март	0—2	9	—	(8)*	—	(1)	—	8	(8)	3	—
I половина апреля	2—4	6	—	(1)	(1)	(4)	—	1	(1)	1	—
II "	8—13	60	0	50	40	5	5	30	47	21	0
Май	7—19	152	3	14	56	1	26	19	16	59	0
Июнь	9—22	81	0	11	52	0	37	7	(3)	22	0
Июль	17—28	190	2	15	40	1	42	25	24	108	9
Август	13—21	75	4	12	43	0	41	6	(2)	34	6
Сентябрь	2—24	275	3	19	28	4	46	39	3	84	2
Октябрь	0—13	160	3	28	11	2	56	37	33	57	7
Декабрь	0—6	92	11	80	(1)	7	(1)	76	50	32	12

Блохи из необитаемых гнезд

Апрель—декабрь		98	33	54	5	8	0	46	54	54	26
----------------	--	----	----	----	---	---	---	----	----	----	----

* В скобках абсолютные количества.

ставляли физиологически молодые, не размножающиеся особи, значительная часть которых еще не была осеменена, а другую половину (45%) — размножающиеся самки, но из них только 5% имели желтые тела. Особи, прекратившие яйцекладку, встречались единично (с желтыми телами, но без развивающихся яиц).

В теплое время года (май—октябрь) подавляющее большинство самок размножалось—у 67—89% увеличенные ооциты, а у 26—56% также и желтые тела. К маю резко снизилось и далее до сентября держалось на низком уровне относительное количество физиологически молодых самок, среди которых неосемененные особи попадались редко. Это говорит о резком увеличении активности имаго весной. Прекратившие яйцекладку самки в мае—августе практически отсутствовали, но в сентябре—октябре стали появляться. Блохи с меконием в желудке имелись во все теплые месяцы (кроме июня), но в небольшом количестве.

С наступлением зимы состав имаго сильно изменился. В декабре подавляющее большинство самок составляли молодые неразмножающиеся особи, значительная часть которых еще не питалась, а из числа питавшихся половина еще не спаривалась. Размножающиеся самки стали единичными, а прекратившие яйцекладку встречались чаще, чем осенью. Среди самцов было значительное количество молодых. В остальные холодные месяцы нам удалось собрать и вскрыть только 15 самок, среди которых было 9 молодых неразмножающихся и неосемененных, 5 взрослых, прекративших яйцекладку и лишь одна—с увеличенными ооцитами. В целом из общего количества 107 самок, собранных из обитаемых гнезд полевков в наиболее холодное время года, только 3 особи были с развивающимися яйцами. Преобладали молодые самки, но встречалось довольно много и прекративших яйцекладку особей.

Почти за весь период наблюдений блохи с большим жировым телом встречались редко, лишь в октябре и декабре их доля достигала 30—37% среди самок и 26—52% среди самцов.

Встречающимся зимой в природе имаго *S. caspius* не свойственно сильное ожирение, и это позволяет считать, что их физиологическое состояние не тождественно тому состоянию глубокого генеративного покоя, которое характерно в холодное время года для других видов блох, также паразитирующих на обыкновенных полевках на этой территории—*Stenophthalmus wladimiri*, *St. teres*, *Frontopsylla elata caucasica* [6, 7, 9]. В пользу этого предположения говорят также результаты наших исследований водного баланса блох. Как известно, у многих насекомых при переходе в состояние зимнего покоя происходит уменьшение относительного количества воды в теле [11]. Дегидратация характерна и для зимующих малоактивных имаго перечисленных выше видов блох полевков (в теле активных, размножающихся особей содержание воды составляет в среднем 64,4—66,8%, в теле малоактивных неразмножающихся, с большим жировым телом, 58,6—59,4%). Что касается *S. caspius*, то в их теле содержание воды выше—68,0—68,5%, 71,1% соответственно.

Некоторые сведения о численности *C. caspius* на юго-востоке Закавказского нагорья мы уже сообщали [8]. Дополнительно к этому приведем суммарные результаты сбора блох с обыкновенных полевых, из их гнезд и входов в норы, проведенного Армянской и Азербайджанской противочумными станциями в 1957—1971 гг. (табл. 4). Численность этих блох на данной территории вообще низкая. Их обилие на зверьках в апреле—сентябре было выше, чем в остальные месяцы, что, вероятно, связано с усилением привязанности блох к хозяину в период яйцекладки. В гнездах полевых количество имаго этого вида мало изменялось по сезонам, индекс обилия был близок к единице. Некоторое количество этих блох встречалось также и во входах нор.

Таблица 4

Индексы обилия (п. о.) *C. caspius*

Месяцы	Зверьки		Гнезда		Входы нор	
	осмотрено	п. о. блох	осмотрено	п. о. блох	осмотрено	п. о. блох
Январь	—	—	5	1,20	—	—
Февраль	21	0	31	0,10	—	—
Март	21	0	18	0,88	—	—
Апрель	388	0,12	931	0,46	—	—
Май	7155	0,11	5506	0,77	853	0,26
Июнь	17337	0,12	10168	0,78	582	0,07
Июль	26943	0,11	13344	1,10	1678	0,10
Август	31291	0,11	12534	1,23	2981	0,02
Сентябрь	22729	0,09	8 58	1,11	1755	0,02
Октябрь	8404	0,03	4590	1,11	844	0,01
Ноябрь	732	0,02	1099	0,88	100	0,06
Декабрь	145	0,03	80	1,80	—	—
Всего	115166	0,10	57064	1,03	8793	0,06

Имаго *C. caspius* имеются в природе, нападают на зверьков и питаются круглый год. Развитие преимагинальных фаз и выплод имаго, по видимому, происходят круглогодично. Самки откладывают яйца преимущественно в теплое время года. Несмотря на наличие потенциальной возможности к размножению при низкой положительной температуре, в Закавказском горном очаге чумы в самые холодные месяцы оогенез угнетается, однако без резкого изменения жирового и водного баланса у блох. В это время большинство взрослых самок отмирает, оставшиеся перестают размножаться. Молодые самки не приступают к откладке яиц. Продолжительность жизни имаго в обитаемых зверьками гнездах невелика во все сезоны (обычно несколько недель), состав их все время постепенно обновляется, за год развивается несколько (возможно 4—6 и более) поколений. В необитаемых гнездах в холодное время года имаго могут жить по несколько месяцев. Индекс обилия в гнездах примерно в 8 раз ниже, чем у массовых блох рода *Stenophthalmus*, но почти равен суммарному индексу обилия всех остальных блох обыкновенных полевых.

Приимая во внимание круглогодичное наличие имаго и преимущественное распространение *C. caspius* на Закавказском нагорье именно в тех высотных поясах, где среди их хозяев — полевок протекают эпизоотии чумы, а также доказанную в экспериментах способность этих блох хранить и с большой эффективностью передавать своими укусами возбудителя чумы здоровым зверькам, можно считать, что они играют важную роль в эпизоотологии чумы среди обыкновенных полевок на Закавказском нагорье. В то же время сравнительная редкость и нерегулярность встреч особей этого вида, зараженных чумным микробом в природе, низкая численность и сравнительно небольшая продолжительность жизни имаго при наличии хозяина, приводят к мысли, что, отдельно взятый, этот вид не может обеспечить поддержание эпизоотий чумы среди обыкновенных полевок в Закавказском горном очаге и поэтому его нельзя квалифицировать как основного переносчика. По всей вероятности, свою роль он может выполнять лишь в совокупности с другими видами блох полевок, как составная часть «интегрального переносчика» в этом поливекторном очаге чумы.

Научно-исследовательский противочумный институт
Кавказа и Закавказья, Армянския
противочумная станция

Поступило 26.II 1979 г.

CERATOPHYLLUS CASPIUS-ի էկոլոգիան և ԿԱՊՎԱԾ
ՆՐԱ ԷՊԻԶՈՏՈՏՈՒՄՆԵՐԻ ԿԱՆ ՆՇԱՆԱԿՈՒԹՅԱՆ ՀԵՏ
ԱՆԻՐԿՈՎԿԱՍԻ ԼԵՈՆԱՅԻՆ ԺԱՆՏԱՆՏԻ ՕՋԱՆՈՒՄ

Ռ. Ռ. ԿՈՍՄԻՆՍԿԻ, Հ. Ա. ԱՎԵՏԻՍԻԱՆ, Ա. Ա. ԳՍՍԵՎԱ, Ա. Ն. ԹԱԼԻԲՈՎ

Պարզարանված է *C. caspius*-ի գոնոտրոֆիկ ակտիվությունը, իմացոյի հասակային փոփոխությունները, կյանքի տևողությունը և մետամորֆոզը լարրաստոր պայմաններում: Իմացոյի ֆիզիոլոգիական հասակային կազմի և խտության սեղոնային փոփոխությունների անալիզի հիման վրա Անդրկովկասի լեռնային բնական պայմաններում բացահայտվել է այդ տեսակի տարեկան ցիկլը: Անդրկովկասի լեռներում *C. caspius*-ը կարևոր դեր է խաղում սովորական դաշտամկների պոպուլյացիաներում ժանտախտի միկրոբների տարածման գործում, սակայն միայնակ չի կարող ապահովել ռչխի պահպանումը: Այն իրադրծվում է դաշտամկների (պապանոզի) վրա համատեղ պարազիտոզ մյուս տեսակ սպեցիֆիկ լվերի միջոցով:

ECOLOGY OF CERATOPHYLLUS CASPIUS CONNECTED WITH ITS
EPIZOOTOLOGICAL IMPORTANCE IN THE MOUNTAIN PLAGUE
BREEDING GROUND OF TRANSCAUCASICA

R. B. KOSMINSKI, H. A. AVETISIAN, A. A. GUSSEVA, A. N. TALIBOV

The gonotrophic activity of *C. caspius*, the age alterations of the imago, duration of life and metamorphosis have been cleared up in la-

boratory conditions. The yearly cycle has been exposed in the natural conditions of mountainous Transcaucasia on the basis of the imago's physiological age make-up and analysis of changes in seasonal density. In the mountains of Transcaucasia *C. caspius* plays an important part in spreading plague microbes among populations of common field mice, but it cannot alone safeguard the preservation of the focus. It is realized on other specific flies that are coincidental parasites on field mice.

ЛИТЕРАТУРА

1. Алексеев А. Н. Зоологический журнал, 40, 6, 840, 1961.
2. Варганян А. А., Сукиасян М. Л., Давтян Г. Г., Косминский Р. Б., Аветисян Г. А., Оганесян В. В., Адамян А. О., Шахриманян В. О., Голубев П. Д., Петров П. А., Саканян А. Б., Агабабян А. А., Асрян Г. А. Тр. Армянской противочумной станции, Ереван, 3, 17, 1964.
3. Дарская Н. Ф., Брюханова Л. В., Куницкая Н. Т. Сб.: Работа по паразитофауне юго-запада СССР. 43, Кишинев, 1965.
4. Дарская Н. Ф. Сб.: Паразиты и паразитозы человека и животных. 363, Киев, 1965.
5. Иофф И. Г. Сб.: Эктопаразиты. I, 1, 1949.
6. Косминский Р. Б., Аветисян Г. А., Талыбов А. Н. В кн.: Работы по паразитофауне юго-запада СССР. 73, Кишинев, 1965.
7. Косминский Р. Б., Аветисян Г. А., Талыбов А. Н. Сб.: Особо опасные инфекции на Кавказе. 94, Ставрополь, 1966.
8. Косминский Р. Б., Аветисян Г. А. Сб.: Краевая паразитология и природная очаговость трансмиссивных болезней. 71, Киев, 1966.
9. Косминский Р. Б., Аветисян Г. А., Нерсисян О. А., Цихистази Ш. Г., Алания И. И., Соловьева А. В. Зоологический журнал, 49, 8, 1167, 1970.
10. Косминский Р. Б., Гусева А. А., Талыбов А. Н., Аветисян Г. А. Зоологический журнал, 54, 3, 384, 1975.
11. Ушатинская Р. С. Основы холодостойкости насекомых. М., 1957.