Под редакцией доктора медицинских наук,
профессора, члена-корреспондента РАН
А.Н. Куличенко,
доктора биологических наук
В.М. Дубянского

Центрально-Кавказский высокогорный природный очаг чумы

Эпизоотология, эпидемиология, микробиология возбудителя

Посвящается 70-летию
Ставропольского противочумного института

Ставрополь
2022

УДК 576.842.1:616.9-036.2(479)
ББК 28.485.6(531)
Ц 384

Утверждено к печати ученым советом ФКУЗ
Ставропольский противочумный институт Роспотребнадзора

Рецензенты:
доктор медицинских наук, профессор ***С.В. Балахонов***,
доктор биологических наук, профессор ***Н.В. Попов***

Авторы:
А.Н. Куличенко, В.М. Дубянский, М.П. Григорьев,
Ю.М. Евченко, Л.И. Белявцева, А.Ю. Газиева, Н.В. Цапко, Е.С. Котенев

Ц 384 **Центрально-Кавказский высокогорный природный очаг чумы. Эпизоотология, эпидемиология, микробиология возбудителя** – С. 101
ООО «Принт», 2022. – 208 с.

В монографии обобщены результаты многолетнего изучения Центрально-Кавказского природного очага чумы. В хронологическом порядке изложены сведения, свидетельствующие об эпидемических проявлениях чумы на Центральном Кавказе, а также история изучения очага, начиная с момента открытия. Дана физико-географическая характеристика территории, в частности, описаны ландшафтно-климатические условия обитания основного носителя чумы – горного суслика. Приведены данные о микробиологии и генетике возбудителя чумы в Центрально-Кавказском высокогорном природном очаге. Описаны свойства штаммов, их генетическая вариабельность, выявлены территориальные закономерности распределения штаммов. Проведен анализ филогенетического древа, построенного на основании результатов генотипирования штаммов Y. pestis. Подробно представлены сведения о биологии, распространении и экологии основных, второстепенных и случайных носителей микроба чумы, их паразито-хозяинных связях. Показана роль отдельных видов блох горного суслика в поддержании эпизоотического процесса. Проанализированы факторы, определяющие характер эпизоотий, приведены основные особенности динамики эпизоотической активности очага в многолетнем аспекте, описана биоценотическая и пространственная структура. На основании подбора и анализа биотических и абиотических предикторов создана и апробирована прогностическая модель эпизоотической активности очага. Приведены биологические и социальные факторы эпидемиологического риска.

Монография предназначена для специалистов противочумной системы, эпидемиологов, зоологов, паразитологов, научных работников.

УДК 576.842.1:616.9-036.2(479)
ББК 28.485.6(531)

ISBN 978-5-9631-0945-8

© Авторы, 2022

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение 5
Определения, обозначения и сокращения 6
Глава 1. Центрально-Кавказский высокогорный природный очаг чумы
Физико-географическая характеристика и история 8
1.1 Ландшафтно-климатическая характеристика очага 8
1.2 История изучения очага и его основного носителя – горного суслика ...12
Глава 2. Эпидемические проявления чумы на Центральном Кавказе 19
Глава 3. Микробиология и генетика возбудителя чумы в очаге 23
3.1 Характеристика штаммов возбудителя чумы 23
3.2 Генетическая вариабельность штаммов микроба чумы на территории очага 26
3.3 Филогенетическое родство штаммов Yersinia pestis из природных очагов Кавказа 36
Глава 4. Основные, второстепенные и случайные носители микроба чумы в очаге 42
4.1 Биология, распространение и экология горного суслика на Центральном Кавказе 42
4.2 Динамика численности горных сусликов в разных ландшафтно-эпизоотологических районах 55
4.3 Биология, распространение и экология других млекопитающих – носителей возбудителя чумы на Центральном Кавказе 63
Глава 5. Эколого-эпизоотологическая характеристика блох, паразитирующих в поселениях горного суслика 67
5.1 Распространение блох горного суслика по территории Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы 68
5.2 Эколого-эпизоотологическая характеристика основного переносчика возбудителя чумы на территории Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы – блохи Citellophilus tesquorum elbrusensis (Goncharov, 2011) 72
5.3 Эколого-эпизоотологическая характеристика второстепенного и случайных переносчиков возбудителя чумы на территории Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы, других видов блох горного суслика Neopsylla setosa setosa (Wagn., 1898) . 74
5.4 Роль отдельных видов блох горного суслика в поддержании эпизоотического процесса на территории Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы 82

Глава 6. Паразито-хозяинные связи горного суслика и блох, паразитирующих в его поселениях 88
6.1 Синхронность фенологии блох горного суслика с фенологией хозяина и проявлением эпизоотической активности на территории Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы 88
6.2 Роль гнезда хозяина в процессе размножения блох горного суслика .. 91
6.3 Роль внутрипопуляционной структуры поселений горного суслика в процессе размножения блох в его гнездах 97
6.4 Показатели возрастного состава и физиологического состояния микропопуляций блох в гнездах горных сусликов – критерии при определении характера сезонного использования их зверьками 101
Глава 7. Эпизоотическая активность очага 104
7.1 Динамика эпизоотической активности очага в многолетнем аспекте .. 104
7.2 Пространственная структура Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы 110
7.3 Особенности паразитарной структуры природного очага 113
7.4 Прогнозирование эпизоотической активности Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы 123
7.5 Использование данных о зараженности случайных носителей и переносчиков возбудителя чумы, как индикаторов интенсивных эпизоотий 126
Глава 8. Факторы эпидемиологического риска на территории очага 133
8.1 Биологические факторы эпидемиологического риска 133
8.2 Социальные факторы эпидемиологического риска 137
Глава 9. Профилактика чумы на территории Центрально-Кавказского высокогорного природного очага 152

Заключение 156
Список литературы 162
Приложение 201

ВВЕДЕНИЕ

Центрально-Кавказский высокогорный природный очаг чумы – одни из наиболее активных на территории Российской Федерации. Очаг имеет большое эпидемиологическое значение, так как расположен в Приэльбрусье, центре горного туризма и альпинизма Юга России. Очаговая территория совпадает с горными частями Кабардино-Балкарской и Карачаево-Черкесской Республик.

Открыт в 1971 г. в результате систематической работы сотрудников Ставропольского противочумного института Кавказа и Закавказья Минздрава СССР. Занимает площадь 4600 км^2 и расположен на высотах от 1100 до 3700 м н.у.м.

С момента открытия и до 2007 года эпизоотии чумы регистрировались в Центрально-Кавказском высокогорном природном очаге ежегодно. Очаг был единственным в Российской Федерации с индексом эпизоотичности, равным единице. Однако в 2008 году начался межэпизоотический период, который длился до 2020 года. В июле-августе 2021 года эпизоотии чумы были вновь зарегистрированы в трех секторах западной части очага, с выделением 11 штаммов микроба чумы.

Характеристика Центрально-Кавказского высокогорного очага чумы в кратком виде и достаточно устаревшая к настоящему времени была представлена в ряде публикаций до 2001 года включительно (Акиев и др., 1974; Дятлов и др., 1980, 1990, 2001 и др.). Поэтому систематизация и обобщение имеющихся к настоящему времени материалов, в том числе ранее не публиковавшихся, могут быть полезными для современного эпиднадзора за чумой в регионе.

Определения, обозначения и сокращения

В настоящей работе применены следующие термины с соответствующими определениями:

Ареал (от лат. *area*: область) – область распространения таксона, например, вида.

Ауксотрофность – (греч. auxö выращивать + trophe питание) – неспособность организма синтезировать необходимые для его роста вещества. Термин применяют по отношению к микроорганизмам или клеточным культурам высших организмов.

Индекс обилия (ИО) – среднее число особей данного вида (видовой индекс) или группы видов (общий индекс) имаго блох, приходящееся на единицу учета. Единицей учета при изучении блох сусликов служат: суслик, его нора и гнездо.

Индекс встречаемости – процент объектов, на которых обнаружены блохи (общий индекс) или данный вид блох (видовой индекс) по отношению к общему числу обследованных объектов.

Индекс доминирования (по обилию имаго блох) (ИД) – доля имаго блох изучаемого вида, выраженная в процентах по отношению к общему обилию имаго блох всех видов (на суслике, в гнезде, в норе, в микробиотопе).

Индекс приуроченности (верности) (ИП) – выраженная в процентах доля блох изучаемого вида на суслике (или в гнезде, норе) по отношению к общему числу блох этого вида, находящихся во всех частях микробиотопа на момент учета. Позволяет судить о распределении популяции блох изучаемого вида между элементами микробиотопа (суслик, его норы и гнезда).

ЛЭР – ландшафтно-эпизоотологический район.

Носитель – животное, способное в естественных условиях заражаться и хранить возбудителя инфекционных заболеваний.

Переносчик – кровососущее членистоногое, способное в естественных условиях передавать возбудителя от донора реципиенту.

Популяция – совокупность особей одного вида, занимающих определенный ареал, свободно скрещивающихся друг с другом, имеющих общее происхождение, единый генофонд и изолированных от других популяций данного вида.

Фаунистический комплекс представляет собой обусловленную историческим ходом развития группу видов, связанных между собой и с окружающей абиотической средой определенными отношениями (расхождение спектров питания у разных видов, приспособления биологии размножения, адаптированность к определенным абиотическим факторам).

C. t. elbrusensis – Citellophilus tesquorum elbrusensis;
N. s. setosa – Neopsylla setosa setosa;
F. semura – Frontopsylla (Scalonola) semura;
O. i. ilovaiskii – Oropsylla idahoensis ilovaiskii;
C. orientalis – Ctenophthalmus (Euctenophthalmus) orientalis;
C. g. golovi – Ctenophthalmus (Medioctenophthalmus) golovi golovi;
R. li – Rhadinopsylla (Ralipsylla) li.

ГЛАВА 1. ЦЕНТРАЛЬНО-КАВКАЗСКИЙ ВЫСОКОГОРНЫЙ ПРИРОДНЫЙ ОЧАГ ЧУМЫ. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И ИСТОРИЯ

Очаг располагается в пределах административных территорий Карачаево-Черкесской и Кабардино-Балкарской республик.

1.1 Ландшафтно-климатическая характеристика очага

Границы очага совпадают с границами ареала горного суслика *Spermophilus musicus* Menetries, 1832. На западе граница проходит через верховья реки Джалпакол, село Верхний Учкулан, долину реки Верхний Учкулан, поселок Картджурт на реке Кубань. Северная граница идет по водораздельному гребню рек Эшкокон и Кубань. Самые северные поселения горного суслика отмечены в верховьях и среднем течении реки Кич-Малка. На востоке граница проходит по северному склону горы Кинжал и междуречью Инал-Урда. Далее граница спускается в долину реки Баксан и проходит 4–5 км севернее поселка Былым, по водоразделу рек Баксан и Чегем. Крайние восточные поселения горного суслика описаны в окрестностях села Безенги по реке Черек-Безенгийский. С юга ареал горного суслика ограничен ледниками горы Эльбрус [Петров, Дятлов, Голубев, 1976; Петров, Дятлов, Голубев, Пшихачев, 1979].

Общая площадь очага равна примерно 4600 км. В пределах очага горные суслики нигде не образуют сплошных поселений, чему препятствует расчлененность рельефа и неоднородность горного ландшафта. Площадь, реально заселенная горным сусликом, снизилась с 86 до 65 тысяч гектаров.

В пределах очага хорошо выражены следующие хребты: Главный или Водораздельный с высотами 4500–5200 м над уровнем моря (м н. у. м.); Боковой, состоящий из нескольких массивов, с еще более высокими вершинами (г. Эльбрус – 5633 м н. у. м.); Скалистый или Юрский хребет, достигающий высоты 3500 м н. у. м. Севернее расположены более низкие хребты и гряды холмов, сложенные третичными отложениями. Между Боковым и Скалистым хребтами расположены депрессии, достигающие местами десятков километров в ширину. Их высоты обычно не превышают 2500 м н. у. м.

Особенностями территории очага является чрезвычайная расчлененность рельефа долинами рек, берущих начало от ледников Эльбруса и других вершин Бокового и Главного Кавказского хребтов. Водоразделы основных рек – Кубань, Малка, Тызыл, Баксан, Чегем и Черек, в свою очередь, рассечены многочисленными притоками указанных рек. Лишь центральная часть очага, расположенная в пределах межхребтовой депрессии, представляет собой большие плато: Бичесын, Кинжал, верховья рр. Малка, Ара-Бурам и др.

Разнообразие ландшафтов и их разновидностей в значительной мере обусловлено сильной расчлененностью рельефа и вертикальной зональностью.



Рисунок 1. Горная степь

В развитии ландшафтов большое значение имеют особенности орографии конкретной территории. Все перевалы Главного и Бокового хребтов находятся выше снеговой линии и препятствуют проникновению влажных средиземно-черноморских ветров. В свою очередь, относительно невысокий Скалистый хребет имеет мягкие очертания с ровными платообразными вершинами и пологими северо-восточными и восточными склонами, которые постепенно переходят в равнину. Такое

строение хребта не препятствует проникновению в горы сухих потоков воздуха с Прикаспийской низменности, способствующих ксерофитизации ландшафтов во всех высотных поясах восточной части Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы. В результате в восточной части природного очага климат более сухой и теплый по сравнению с западной частью.

В пределах очага наблюдается вся гамма горных ландшафтов. В нижнем поясе (1000–1800 м н. у. м.) преобладают остепененные луга и горные степи (рисунок 1).

Выше доминируют высокотравные субальпийские луга (рисунок 2), постепенно переходящие в низкотравные альпийские луга (рисунок 3) и высокогорную тундру. Четкие высотные границы для различных типов ландшафтов отсутствуют. Это обусловливается различной степенью освещенности, увлажнения, почвами, крутизной склонов в различных поясах той или иной долины.

Лесные ландшафты представлены холодоустойчивыми и суховыносливыми формациями березняков и сосняков. В нижнем поясе, до 1800 м н. у. м., леса занимают северные склоны, а выше – любые экспозиции.

Субальпийские и альпийские луга традиционно используются в качестве летних пастбищ отгонного животноводства. В результате перевыпаса скота, наблюдавшегося до середины 90-х годов прошлого века, имела место деградация лугов и сокращение площадей горных лесов. В последующие годы в связи с резким сокращением выпасаемого поголовья скота обозначились противоположные тенденции – высокий травостой, расширение границ леса и др., которые обеспечили, в конечном счете, сокращение площадей, занятых поселениями горных сусликов.

Вертикальная зональность территории очага определяет разнообразие климата на его разных участках. С увеличением высоты происходит заметное понижение температуры воздуха и увеличение количества осадков. На высотах 1800–2000 м климат является умеренно-холодным: средняя температура самого холодного месяца (январь) ниже -3^{0}С, а самого теплого (июль) +15^{0}С. В альпийской зоне температура в июле не превышает +10^{0}С. Лето здесь короткое, холодное, пасмурное. Осадки в виде снега выпадают даже в июле, обычен град. Зима наступает рано и длится 7–8 месяцев, снежный покров достигает иногда двух метров, а почвы промерзают на глубину 40–50 см.



Рисунок 2. Субальпийский луг



Рисунок 3. Альпийский луг

Основная часть природного очага занята горно-луговыми черноземными почвами, расположенными в основном на платообразных поверхностях. Профиль этого вида почв характеризуется плотной дерниной, мощностью гумусного слоя (до 70 см), черной окраской, прочной зернистой структурой и небольшой щебнистостью верхних горизонтов. Высокое плодородие этих почв обеспечивает хорошее качество травостоя и создает благоприятные условия для выпаса скота. Хорошая задернованность и мощность почв положительно сказывается на норовых животных, в том числе на горных сусликах – основных носителях чумы.

Таким образом, ландшафт Центрального Кавказа способствует формированию разнообразных по степени увлажнения и температуре провинций. В результате проникновения в горы сухих потоков воздуха с Прикаспийской низменности в восточной части природного очага формируется климат более сухой и теплый по сравнению с западной частью. Долины горных рек и водоразделы между ними делят ареал суслика на участки, расположенные в Западном, Северном, Восточном Приэльбрусье и в долинах рек Чегем и Черек, с различающимися климатическими условиями. Сельскохозяйственная деятельность человека – выпас скота – имеет значительное влияние на формирование открытых участков с невысоким травостоем, пригодных для заселения горным сусликом.

1.2 История изучения очага и его основного носителя – горного суслика

Очаг был открыт в 1971 г. в результате систематической работы сотрудников Ставропольского противочумного института Кавказа и Закавказья Минздрава СССР (Черченко и др., 1972, 1973; Акиев и др., 1972). Интенсивная работа по изучению спектра применения серологических методов в очагах Закавказья была достаточно успешной. По инициативе А.К. Акиева, заведующего эпидемиологическим отделом научно-исследовательского противочумного института Кавказа и Закавказья, в 1969 году были начаты поиски природноочаговой территории в Центральном Кавказе (рисунок 4). Серологические методы изучения погадок хищных птиц и субстрата нор грызунов, начатых в виде эксперимента в 1971 г., показали наличие антигена к чуме в ряде проб в районе северного Приэльбрусья. После этого началось активное эпизоотологическое обследование тех участков, где были обнаружены

положительные серологические пробы материала. В результате осенью 1971 г. были выделены первые штаммы микроба чумы от трупа горного суслика и его блох.

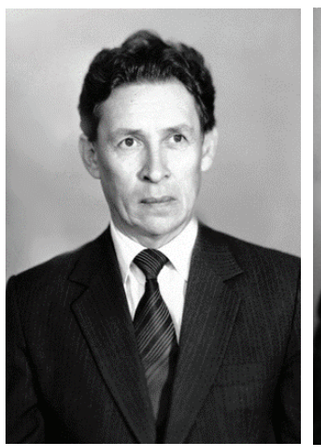
Название очага было предложено А.К. Акиевым.



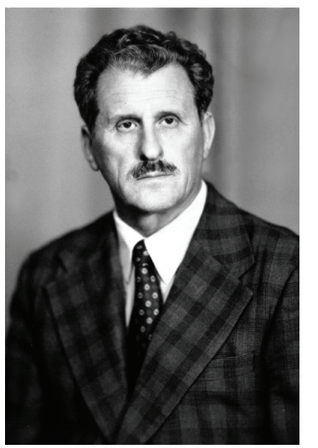
Азис Курбанович Акиев

В 1972 г. специалисты института продолжили наблюдения за носителями и переносчиками на стационарах – участках постоянного и долговременного наблюдения за численностью и регенеративной активностью животных. Широкомасштабное эпизоотологическое обследование Центрального Кавказа на чуму было продолжено силами Дагестанской противочумной станции. В этой работе принимали активное участие руководители и ведущие специалисты станции Г.А. Абдурахманов, Б.М. Земельман, З.И. Сорокина, Н. Джафаров, М. Ташев, В.П. Казаков, Т.И. Казакова и др.

Три эпидемиологических отряда станции обследовали в основном участки, доступные автотранспорту. При этом они не только подтвердили природную очаговость чумы, но и выявили эпизоотии на трех крупных участках: в долине р. Баксан, неподалеку от г. Тырныауз; на плато Бечасын и в долине р. Хасаут; в верховьях р. Кубань и ее притоков между поселком Учкулан и Эльбрусом.



Дятлов Алексей Ильич



Найден Петр Евгеньевич

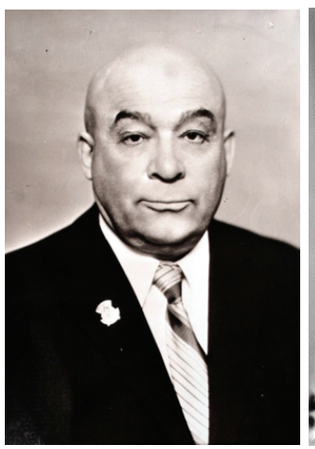
Первостепенной задачей стала паспортизация очага. Ее основными частями были картографирование поселений горного суслика и учет активности эпидемиологических факторов чумы на разных участках очага. Картографирование очага и его ландшафтно-эпизоотологическое районирование осуществили П.Е. Найден, П.А. Петров, А.И. Дятлов, П.Д. Голубев, Г.В. Труфанов и др. Ими показано, что территория очага делится системой речных долин на пять естественно ограниченных районов, в пределах которых располагаются группы поселений горного суслика с выраженной физической изоляцией. Эти участки послужили естественной основой для деления природного очага на ландшафтно-эпизоотологические районы.

Направлением работы паразитологов было изучение видового состава блох переносчиков чумы на разных ландшафтно-эпизоотологических участках очага. Активное участие в этих работах приняли Л.В. Брюханова, А.И. Гончаров, Н.Ф. Дарская, Н.Ф. Лабунец, Р.С. Карандина, С.И. Никульшин и др.

Важным элементом паспортизации является характеристика возбудителя чумы и его взаимоотношения с носителем и переносчиками. Для изучения этих вопросов была построена и запущена в эксплуатацию лаборатория в ауле Хасаут, расположенная в пределах Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы. Значительные усилия по строительству и организации работы лаборатории приложили тогдашние директор института В.Г. Пилипенко и заместитель директора по научной работе И.Ф. Таран.



Таран
Иван Федорович



Пилипенко
Влас Григорьевич



Брюханова
Лидия Валентиновна

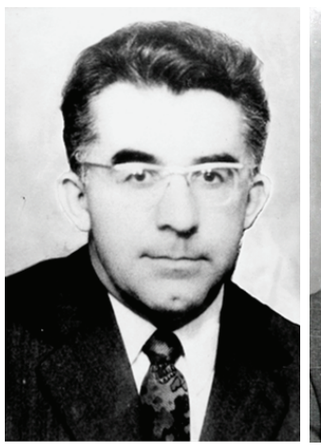
Изучением свойств микроба чумы занимались как сотрудники лаборатории микробиологии чумы: Ю.М. Ёлкин, Г.Н. Розанова, И.Г. Лалазарова, Л.И. Грамотина, Л.И. Калмыкова, так и других подразделений института: Р.С. Михайлова, Е.В. Юндин, О.Н. Лопаткин, А.П. Бейер и др.

Под руководством Ю.Г. Сучкова при активном участии Г.Н. Розановой, И.Г. Лалазаровой, Л.И. Грамотиной, С.Л. Проценко, Т.В. Сердюковой и др. проводились исследования по распространению на территории очага возбудителя чумы с различными генетическими метками.

Вопросы взаимодействия носителя, переносчика и возбудителя чумы в экспериментальных условиях освещены в работах Ю.М. Ёлкина, С.П. Осиповой, В.Г. Пилипенко, Г.Н. Розановой, В.Е. Тарасовой, И.Ф. Тарана. Иммунитет и бактерионосительство в данном очаге играют роль «пролонгирующего фактора» в сохранении возбудителя в природе. Они являются важными элементами поддержания энзоотии чумы.



Тарасова
Валентина Евдокимовна



Елкин
Юрий Михайлович



Сучков
Юрий Григорьевич

И.И. Черченко и П.Е. Найден в содружестве со специалистами Карачаевского педагогического института, основываясь на фольклоре, песнях и сказаниях карачаевского народа, осуществили ретроспективный анализ эпидемической активности очага. Такой подход позволил достаточно точно датировать события, связанные с эпидемиями чумы. Также оказалось возможным почерпнуть некоторые сведения относительно происхождения болезни, ее клинических проявлений и способов борьбы с нею.



Козлов
Михаил Прокофьевич



Черченко
Игорь Илларионович

Разработкой мер профилактики чумы в энзоотической зоне Центрально-Кавказского очага занимались ведущие специалисты эпидемиологического отдела института: А.К. Акиев, А.П. Бейер, А.И. Гончаров, Г.М. Грижебовский, А.И. Дятлов, П.Ф. Емельянов, М.П. Козлов, П.Е. Найден, М.П. Тарасов, А.Е. Суворова, В.Н Савельев, Е.В. Юндин и др.



Грижебовский
Георгий Михайлович

На первых этапах обследование природноочаговой территории в Приэльбрусье проводила Дагестанская противочумная станция (ПЧС), которую возглавлял Г.А. Абдурахманов, заместитель по эпидемиологическим вопросам была Б.М. Земельман, зоолого-паразитологическую лабораторию возглавляла З.И. Сорокина.

Работа велась в тесном содружестве с коллегами сначала Дагестанской противочумной станции, а затем с Кабардино-Балкарской противочумной станцией, специально организованной для профилактических противочумных мероприятий на территории очага.

Для эпидемиологического обследования очага в 1972 году было сформировано Нальчикское противочумное отделение Дагестанской ПЧС. В 1977 году отделение было реорганизовано в Кабардино-Балкарскую противочумную станцию (приказ № 1044 от 04.01.1976 г. МЗ СССР). В последующем станция еще несколько раз меняла названия и

подчиненность, оставаясь практическим противочумным учреждением с основной задачей надзора и контроля Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы. В настоящее время Федеральное казенное учреждение здравоохранения «Кабардино-Балкарская противочумная станция» Федеральной службы по надзору в сфере зашиты прав потребителей, и благополучия человека успешно продолжает выполнение возложенных на нее обязанностей. Основу станции составляет ее коллектив, который складывался долгие годы и прошел закалку временем и постоянным кропотливым трудом.

Первым руководителем, возглавлявшим отделение, а потом станцию с 1972 по 1984 г., был А.М. Кармов. В период с 1984 по 1988 г. начальником станции была К.А. Кузнецова. Затем два года исполнял обязанности начальника станции Б.Т. Аксенов. Длительное время этот пост занимал А.М. Казаков (1990–2010 гг.). И с 2010 г. по настоящее время директором станции является А.В. Власов. Заместителями по эпидемиологическим вопросам были: З.Л. Мамедов (1976–1985 гг.), Б.Т. Аксенов (1985–2000 гг.), Е.И. Белогрудова (2000 – по настоящее время).

Опытными специалистами пришли на станцию врачи О.С. Мисалева, Ф.И. Смоленцев, Л.Г. Самсонович, З.Б. Шихамиров; зоологи И.С. Лапин, И.К. Вагнер, В.С. Брус, Х.Х. Пшихачев; паразитолог Н.Г. Сырвачева.

Буквально со студенческой скамьи в коллектив влилась целая плеяда молодых специалистов, многие из которых продолжают работать и по сей день. Это врачи О.В. Акинин, В.А. Белогрудов, Ю.А. Беппаев, Т.А. Панцулая, Ч.Б. Улуханов. Зоологи и паразитологи: Г.А. Мозлоев, Н.Н. Мадянов, А.Т. Лесных, Е.Х. Хажнагоева, С.А. Тхакумашева, В.Н. Шинкарева, И.Г. Кривошеева.

Осуществление практических мероприятий, направленных на снижение эпидемиологического потенциала очага, изучение особенностей эпизоотического процесса, выявление эпидемиологических рисков – это, в общих чертах, направления совместной деятельности института и станции. Примером могут служить крупномасштабные мероприятия по регулированию численности основных носителей и переносчиков чумы, которые были проведены в рамках «Программы поэтапного оздоровления Центрально-Кавказского природного очага чумы в 1982–1990 гг.».

Реализация этой программы позволила существенно снизить опасность заражения людей на наиболее посещаемых участках очага.

Значительную роль в обеспечении тесного и динамического взаимодействия института и станции играют кураторы. В разные годы эту

ответственную и почетную миссию выполняли следующие сотрудники института: Г.М. Грижебовский, П.Е. Найден, С.В. Никульшин, Ю.М. Евченко, С.И. Попов, Н.Ф. Лабунец, Л.И. Белявцева, П.Ф. Емельянов, М.П. Григорьев, Д.С. Агапитов, В.М. Дубянский.

Вероятно, в прошлом на территории Средней и Юго-Восточной Европы существовал обширный природный очаг чумы (Супотницкий, Супотницкая, 2006), от которого получили свое начало современные очаги, в том числе: Центрально-Кавказский высокогорный природный очаг чумы. Время существования очага не установлено. На этот счет имеется, как минимум, две гипотезы.

Первая. Очаг сформировался в конце раннего или начале среднего голоцена, т. е. около 8–7 тыс. лет назад (Петров П.А., Найден П.Е., Ивановский В.В., 1983). Это мнение основывалось на палеонтологических данных относительно находок скелетов суслика в горах Центрального Кавказа и учета периодов аридизации климата.

Вторая. Данные, полученные с помощью молекулярно-генетических методов, свидетельствуют о том, что время заселения сусликом Центрального Кавказа не превышает четырех тысяч лет (Ермаков, Титов, Савинецкий и др., 2006).

Малые суслики первоначально проникли из Предкавказских степей в продольные долины горных рек Приэльбрусья (Чегем, Баксан и др.), а затем эти зверьки стали продвигаться в субальпийские и альпийские луга. Ландшафт Центрального Кавказа способствует формированию провинций, разнообразных по температурам и степени увлажнения. Климат Приэльбрусья континентальный, засушливость заметно выше в восточной части очага, а с увеличением высоты отмечается понижение температур и повышение влажности. Данное обстоятельство послужило ведущим фактором эволюционных изменений всех сочленов паразитарной триады.

Определенной изменчивости подверглась экология основного носителя чумы. Активная жизнедеятельность у горных сусликов продолжительнее, чем у малых сусликов. Вследствие благоприятного климата, богатой кормовой базы отпадает необходимость летней спячки. Большая продолжительность активной жизнедеятельности – не менее семи месяцев в году (для сравнения у малых сусликов – четыре или пять месяцев) определяет растянутость фенологических сроков: гона, беременности и щенения самок, начала спячки перезимовавших зверьков разных возрастных групп.

ГЛАВА 2. ЭПИДЕМИЧЕСКИЕ ПРОЯВЛЕНИЯ ЧУМЫ НА ЦЕНТРАЛЬНОМ КАВКАЗЕ

Раздел написан на основе публикаций (Черченко и др., 1974; Черченко, Лайпанов, Найден, 1974; Дятлов и др., 2001; Котенев и др., 2016).

Эпидемические осложнения на Кавказе, согласно имеющимся письменным свидетельствам, заметно участились в последние два десятилетия XVIII века и первой половине XIX века. По времени эти события совпали с Кавказскими войнами. В значительной мере это обстоятельство обеспечило документальную регистрацию эпидемических проявлений чумы, равно и других общественно-значимых событий военной администрацией Кавказской губернии с подведомственными ей воинскими службами. Эпидемические проявления на Кавказе в этот период часто регистрировались в районе Предкавказья, ограниченном Кумо-Манычской впадиной, Ставрополем, Пятигорском и Кизляром, на территориях нынешних Кабардино-Балкарии, Карачаево-Черкесии, Северной и Южной Осетии, Ингушетии и Чечни. Большинство эпидемий регистрировались в местностях, известных в настоящее время как территории, эндемичные по чуме, что и послужило основанием мнения о местном происхождении чумы, в отличие от существовавшего долгое время убеждения о заносе инфекции из Турции или Ирана.

Анализ песенного наследия, сказаний и фольклора карачаевского народа позволил достаточно точно датировать события, связанные с эпидемиями чумы. Также оказалось возможным почерпнуть из этого источника некоторые сведения относительно происхождения болезни, ее клинических проявлений и способов борьбы с нею. В частности, из указанных источников следует, что болезнь приходила с гор в летнее время, когда большая часть населения находилась на отгонных пастбищах. Эти отгонные пастбища существуют и в настоящее время, на них практически ежегодно наблюдались эпизоотии среди горных сусликов. Эпидемии ассоциируются в народных сказаниях с аномальными явлениями: появлением бесчисленного множества насекомых, особенно блох и «летающих муравьев». Имеются упоминания о стихийных бедствиях, возможно, – землетрясениях, предшествующих заболеваниям. Описание клинических проявлений содержат сведения о таких ведущих признаках, как сильная головная боль, состояние бреда, темные пятна на теле, скоротечность болезни. Одним из основных методов борьбы с эпидемией была изоляция больных. Важно отметить, что люди, при-

носящие больным еду или предающие тела умерших земле, подбирались из числа немногочисленных лиц, перенесших чуму и оставшихся в живых. Предотвращению распространения болезни способствовала религиозная деятельность мулл, объявлявших неверным каждого, кто пытался покинуть пораженный болезнью аул, подкрепляя убеждения и проповеди конкретными действиями по запрету передвижения между населенными пунктами, организовывая охрану перевалов. К другим средствам недопущения болезни относилось уничтожение насекомых путем окуривания одежды, белья, постельных принадлежностей. Среди карачаевцев бытовало поверье, что чума появляется на одних и тех же местах, поэтому местности, некогда пораженные чумой, долгое время (200–300 лет) не заселялись.

Эпидемия чумы на Северном Кавказе в 1803–1816 гг., в частности на территории современных республик Ингушетии и Кабардино-Балкарии, нашла отражение в «Актах, собранных Кавказскою Археографическою комиссиею». В 19 веке Кабарда подразделялась на Большую и Малую. Административно Большая Кабарда входила в состав Нальчикского округа, а Малая – в состав Сунжинского отдела (Брокгауз, Ефрон, 1890–1907). Применительно к природным очагам чумы Большая Кабарда имела на своей территории Центрально-Кавказский высокогорный природный очаг чумы, а Малая Кабарда – Терско-Сунженский.

Первые случаи появления чумы на территории Северного Кавказа в 19 веке отмечены в 1803–1804 гг. Они произошли на фоне свирепствовавшей в то же время эпидемии в Грузии. Первое свидетельство от 14.10.1803 г. гласит о запрете на передвижение людей с территории Кабарды в Грузию. Причиной запрета явилась скоропостижная смерть в Кабарде нескольких человек предположительно от чумы. В 1804 г. эпидемия началась на Кавказской линии. Причиной послужил вывод в мае войск из Кабарды, т. к. считалось, что инфекция была занесена с трофеями. В том году заболевшие чумой появились в разных уездах Кавказской губернии. Так, уже летом чумой были объяты аулы, расположенные в окрестностях Бештовых гор (современное Пятигорье) в четырех верстах от губернского города Георгиевска.

В 1805 и 1806 гг. чума возобновилась в станице Павловской, принадлежащей тому же казачьему полку, что принес чуму в прошлом году. Летом в значительной степени были поражены чумой аулы вблизи источников горячих вод Константиногорской крепости. В сообщении от 25.07.1806 г. приводится территориальное распространение инфекции: сначала больные чумой были зарегистрированы в г. Моздоке и с. Павлодольском. Затем чума проникла в Георгиевск и военное селение Тифлисское. Всего заболело – 239 человек, из них умерли – 222. В дальнейшем чума распространилась в других населенных пунктах Георгиевского и Моздокского уездов и до конца года достигла станицы Темижбекской на Кубани.

Важно отметить, что в рапорте от 25.11.1806 г. говорится о продолжающейся в Малой Кабарде эпидемии чумы, которая к тому моменту свирепствовала в деревнях Илянхановской, Ингушевской и в Карабулаке, где значительная часть населения вымерла, а остальные «по разным местам разбежались». Существенно замечание о том, что из вымерших от чумы деревень чеченцы забирали оставшееся имущество и везли его на продажу в деревни Андреевскую и Аксаевскую. В связи с этим власти усиливают карантинные мероприятия. Однако эти меры не остановили дальнейшее распространение инфекции. Осенью этого же года появились больные чумой в других районах Кавказской губернии.

С января по конец марта 1807 г. в разных населенных пунктах Кавказской губернии чума продолжалась, то ослабевая, то вновь усиливаясь. К августу этого года интенсивность течения эпидемии значительно снизилась, а к декабрю в русских селениях чума прекратилась вовсе, продолжаясь, однако, в ногайских и абазинских поселениях. В сообщении от 10.09.1807 г. описывается эпидемия чумы в селениях Большой и Малой Кабарды. Народы Малой Кабарды Гилексанговой фамилии, живущие по Грузинской дороге, от свирепствующей там чумы почти все вымерли. В Большой Кабарде чума не прекращается, а о тяжести положения свидетельствуют факты распространения болезни среди представителей высших сословий, которые «прежде по сие время мало и редко умирали». В этом же году чума появилась в Астрахани, откуда проникла в Саратовскую губернию и в сам Саратов. Источник «заразы», охватившей Кавказскую губернию, по мнению автора одного из сообщений, находился в Малой Кабарде.

Интенсивность проявлений чумы на Кавказской линии начала падать, но после ослабления карантинных мероприятий чума усилилась и вновь возникла во многих местах. В рапорте от 7.04.1808 г. отмечается окончание чумы по всей Кавказской линии. Но уже 29.05.1808 г. сообщается о возобновлении чумы в ногайских аулах Александровского уезда, куда она была занесена абазинцами. А согласно докладу от 16.08.1808 г. чума вновь возникла в абазинских аулах «от тайного сооб-

щения с горскими народами, среди которых чума продолжается почти беспрерывно».

По сообщению от 16.02.1809 г. чума возникла за Тереком среди жителей деревень Аксаевской и Костюковской, в 70 верстах от г. Кизляра. Доклад от 29.07.1809 г. отмечает прекращение чумы на протяжении Кавказской линии и в связи с этим восстановление сообщения с Кизляром. Вместе с тем говорится о появлении чумы в обеих Кабардах. Доклад от 20.08.1809 г. свидетельствует о продолжении эпидемии чумы в Кабарде. Причем местные жители пропускаются через карантин внутрь Кавказской линии, что оценивается как реальная угроза эпидемиологическому благополучию остального населения Предкавказья.

В целом отмечается, что противочумные мероприятия в описываемый период проводились на Кавказе в сложной обстановке. Она характеризовалась:

– определенным двоевластием (параллельное существование военных и гражданских властей);

– политической нестабильностью в связи с недавним вхождением в состав России новых частей Кавказа;

– саботированием местным населением противоэпидемических мероприятий (в том числе санитарных кордонов);

– необходимостью интеграции Кавказа в экономическую систему Российской империи, что иногда приводило к намеренному ослаблению карантинных барьеров.

Документы, собранные в «Актах ...», не содержат каких – либо упоминаний о чуме на Северном Кавказе в следующие десять лет. Подводя итог, следует отметить, что уже в начале XIX века бытовало убеждение, что источник, из которого чума распространялась по всей Кавказской губернии, располагается в Малой Кабарде (Терско-Сунженский природный очаг чумы) и на прилегающей территории от истока р. Кубани (Центрально-Кавказский высокогорный природный очаг чумы). Распространению инфекции способствовали военные действия на энзоотических по чуме территориях, обуславливившие миграционную активность населения, и зачастую невыполнение карантинных ограничений в передвижении как людей, так и различных товаров.

В то же время весьма интересен факт, что за последние 200 лет, с момента начала документирования данных об эпидемиях чумы, нет сведений о заболеваемости людей в пределах современных границ очаговой территории.

ГЛАВА 3. МИКРОБИОЛОГИЯ И ГЕНЕТИКА ВОЗБУДИТЕЛЯ ЧУМЫ В ОЧАГЕ

Возбудитель чумы в Центрально-Кавказском высокогорном природном очаге относятся к основному подвиду возбудителя чумы *Y. pestis subsp. pestis.*

3.1 Характеристика штаммов возбудителя чумы

Штаммы из восточной части очага, выделенные в долине реки Баксан (Малко-Баксанский и Баксано-Чегемский ландшафтно-эпизоотические районы очага), являются типичными представителями основного подвида микроба чумы.

Варианты микроба чумы, циркулирующие в западной части Центрально-Кавказского высокогорного природного очага (Верхне-Кубанский и Кубано-Малкинский ландшафтно-эпизоотические районы), имеют особенности, которые послужили основанием многим исследователям выделить их в отдельную таксономическую единицу. В частности штаммы, выделенные в западной части природного очага, являются слабовирулентными для лабораторных животных (Михайлова, Юндин, 1973; Абдурахманов соавт., 1974; Розанова с соавт., 1974; Ёлкин с соавт., 1978; Калмыкова, 1987), ауксотрофны по пролину (Розанова с соавт., 1978; 1979, 1987). В плазмидном спектре имеют дополнительную, криптическую плазмиду с молекулярной массой 4 МД (Проценко с соавт., 1987; Грамотина, Проценко, Лопаткин, 1987; Грамотина, Розанова, Лопаткин и др., 1986; Грамотина, Проценко, 1994). Эти штаммы гетерогенны по некоторым биохимических тестам, в частности, обладают непостоянной ферментацией галактозы (Михайлова Р.С., Юндин, 1973; Розанова с соавт., 1974; Ёлкин с соавт., 1977).

Возбудитель чумы из западной части Центрально-Кавказского высокогорного природного очага рассматривался (Ёлкин, Шашаев, Розанова и др., 1978) как новый, «третий подвид», микроба чумы. И.Л. Мартиневским с соавт. (1979) – выделялся в отдельную таксономическую группу.

Ю.Г. Сучков с соавт. (1980, 1982), Розанова Г.Н., Лопаткин, Сучков Ю.Г. (1985) предлагали различать в пределах очага две таксономические группы: первая – пролиннезависимые штаммы, выделенные на правом берегу р. Баксан (восточная часть очага), вторая – пролинзависимые штаммы из западной части природного очага.

В последующем были предложения выделить в основном подвиде *Y. pestis* особую форму – *f. specialis citellimusici* (Сердюкова, 1990) или две инфраподвидовые группы – плазмидовары (Жаринова, 2005).

Гетерогенность структуры ДНК чумного микроба из разных районов природного очага подтверждена геномным анализом (Брюханов с соавт., 2002; Жаринова 2005). Используя методы генетического типирования по локусу с вариабельным числом тандемных повторов (VNTR) – CAAA [Adair D.M. e.a., 2000] и многолокусного анализа областей генома с вариабельным числом тандемных повторов (MLVA) по A. Klevytska e. a. (2001), они показали наличие двух инфравидовых групп – плазмидоваров. К первой группе (плазмидовар I) отнесены пролиннезависимые штаммы из восточной части природного очага (Малко-Баксанский и Баксано-Чегемский эпизоотические районы), к другой (плазмидовар II) – пролинзависимые штаммы из западной части очага (Верхне-Кубанский и Кубано-Малкинский эпизоотические районы). Причем штаммы из Малко-Баксанского района были наиболее вариабельны по результатам MLVA. Они были разделены на четыре генотипа, не встречающиеся в других ландшафтно-эпизоотических районах природного очага. В дальнейшем изложении мы будем пользоваться терминами пролинзависимые и пролиннезависимые штаммы чумного микроба, как наиболее часто применявшиеся в научных публикациях.

Представление о распределении пролинзависимых и пролиннезависимых штаммов по территории очага менялось по мере накопления фактов. Если на первых этапах системного изучения данного явления участок природной очаговости с пролиннезависимыми штаммами ограничивался горной степью по правому берегу р. Баксан (Сучков с соавт., 1982), то в последующем эта территория расширялась. Так, при изучении 1602 штаммов микроба чумы из числа 4081, изолированного в очаге с 1971 по 1988 год, установлено следующее. В Баксано-Чегемском районе циркулируют в основном пролиннезависимые культуры микроба чумы: из 192 изученных штаммов лишь один (0,5 %), выделенный в урочище Кестанты относился к пролинзависимым. В Малко-Баксанском районе из 414 изученных культур микроба чумы 324 (78,3 %) штамма идентифицированы как пролиннезависимые. При этом важно отметить, что в ряде урочищах, отмечена циркуляция как пролиннезависимых, так и пролинзависимых штаммов. Как правило, это очень крупные поселения горных сусликов, которые располагаются в нескольких ландшафтных поясах – горной степи, субальпийской,

альпийской зонах: Коштан, Гижгит, Кыртык, Кыр, Кырбаши. Некоторые урочища (Джилы-Су, Айлангбаши), располагаясь в субальпике, не имеют непреодолимых для сусликов физических границ с поселениями, расположенных ниже. Штаммы из Верхне-Кубанского района все были ауксотрофными по пролину. В Кубано-Малкинском районе из 995 штаммов один, выделенный в 1976 году в окрестностях а. Хасаут, оказался пролиннезависимым (Сердюкова, 1990).

Изучение 368 штаммов, изолированных в очаге за периоды с 1991 г. по 1995 г. и с 1998 г. по 2001 г., позволило уточнить закономерности распределения штаммов по районам природного очага (Жаринова, 2005). В Верхне-Кубанском районе по-прежнему выделяются только ауксотрофные по пролину штаммы чумного микроба. В Кубано-Малкинском зарегистрировано 97,8 % пролинзависимых штаммов. В Малко-Баксанском районе преобладают пролиннезависимые штаммы – 80,4 %. В Баксано-Чегемском районе пролиннезависимые штаммы составляют 80,4 %. Эпизоотии в урочищах Окрестности пос. Былым, Шашбоуат, Калакол, постоянно протекают с выделением пролиннезависимых штаммов, но в отдельные годы выявляются штаммы ауксотрофные по пролину.

В августе 2021 года, после 13 лет межэпизоотического периода, в ходе проведения эпизоотологического мониторинга на территории Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы, были выделены 11 штаммов *Yersinia pestis*. Все они выделены при обследовании западной части очага (Верхне-Кубанского района) в точках Битик-Тёбе, Джуакалыкол и Енукол. Точка Битик-Тёбе является местом первого выделения двух штаммов (из органов трупа горного суслика – *Spermophilus musicus* и блох *Citellophilus tesquorum*) возбудителя чумы, в год открытия очага. Последний раз штаммы в данной точке были выделены в 2004 году из блох *C. tesquorum*.

Из 11 штаммов 2 выделено в точке Битик-Тёбе (выс. 2648 м н.у.м.) от горного суслика и 3 от блох *C. tesquorum*, 4 в точке Джуакалыкол (выс. 2665 м н.у.м.) от горного суслика и 2 в точке Енукол (выс. 2498 м н.у.м.) от горного суслика.

Из выделенных штаммов 10 изолированы путем непосредственного посева на агар суспензии внутренних органов и блох, 1 штамм выделен через биопробу. Выделенные штаммы проявляли чувствительность к фагам Л-413С, Покровской и псевдотуберкулезному.

Изучение биохимической активности выделенных штаммов по отношению к спиртам и углеводам показало, что все они ферментируют

глицерин, L-арабинозу, D-ксилозу, D-глюкозу, D-фруктозу, D-маннозу, D-маннит, N-ацетилглюкозамид, арбутин, эскулин железа цитрат, салицин, D-мальтозу, D-трегалозу. D-галактозу выделенные культуры ферментировали на вторые сутки, хотя некоторые штаммы (7,2 %) из западной части очага (Верхне-Кубанский и Кубано-Малкинский районы) ферментируют галактозу на 10–12 сутки (Сердюкова, 1990).

Штаммы не ферментировали эритритол, D-арабинозу, L-ксилозу, D-адонитол, L-сорбозу, L-рамнозу, инозит, D-сорбит, D-мелибиозу, D-мелицитозу. Также выделенные культуры не утилизируют D-ликсозу, что совпадает с биохимическими свойствами штаммов, ранее выделенных в данной части очага, пролинзависимыми (Pro-) штаммами (С-284, С-303, С-341, С-506). В то время как пролиннезависимые (Pro+) штаммы (С-340, С-778, С-822) утилизируют данный сахар через 48 часов. Выделенные штаммы не расщепляют мочевину, не обладают нитрифицирующей и денитрифицирующей активностью.

Таким образом, штаммы микроба чумы, циркулирующие в Центрально-Кавказском высокогорном природном очаге, являются неоднородными по ряду свойств: вирулентности для лабораторных животных, наличию в геноме криптической плазмиды с молекулярной массой 4 МД, ауксотрофности по пролину, биохимической активности в отношении углеводов. Пролиннезависимые штаммы, типичные для равнинных природных очагов чумы сусликового типа, имеют своим ареалом преимущественно горную степь в долине р. Баксан. В западной части очага, Верхне-Кубанском и Кубано-Малкинском районах, циркулируют пролинзависимые штаммы. В Малко-Баксанском встречаются и пролиннезависимые штаммы, в горной степи р. Баксан, и пролинзависимые в зонах субальпийских и альпийских лугов. Более того, штаммы из Малко-Баксанского района отличаются выраженной вариабельностью по результатам мультилокусного типирования. Они имеют, по крайней мере, четыре генотипа, не встречающиеся в других ландшафтно-эпизоотических районах природного очага.

3.2 Генетическая вариабельность штаммов микроба чумы на территории очага

В настоящее время для изучения геномного полиморфизма штаммов возбудителя чумы широкое применение получил многолокусный анализ вариабельных тандемных повторов (Multiple Locus Variable-Number Tandem Repeats Analysis – MLVA 25). Данный метод позволяет проводить внутривидовую дифференциацию штаммов, согласующуюся с классическими методиками, определять их принадлежность к определенному географическому региону, природному очагу, а также формировать отдельные группы внутри очага (Ерошенко и др. 2007, 2009, 2010; Кузнецова, Ефременко 2013; Куклева и др. 2007; Сучков и др. 2002, 2004; Adair D. et all. 2000; Li Y., Cui Y. et all. 2009; Platonov et all. 2012; Riehm J.M. et all. 2012).

Целью данного раздела работы было изучение методом MLVA25 генетического разнообразия штаммов *Yersinia pestis* из Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы, определение взаимосвязи сформированных кластеров с местом, временем, объектом выделения, ауксотрофностью по пролину и периодом активности.

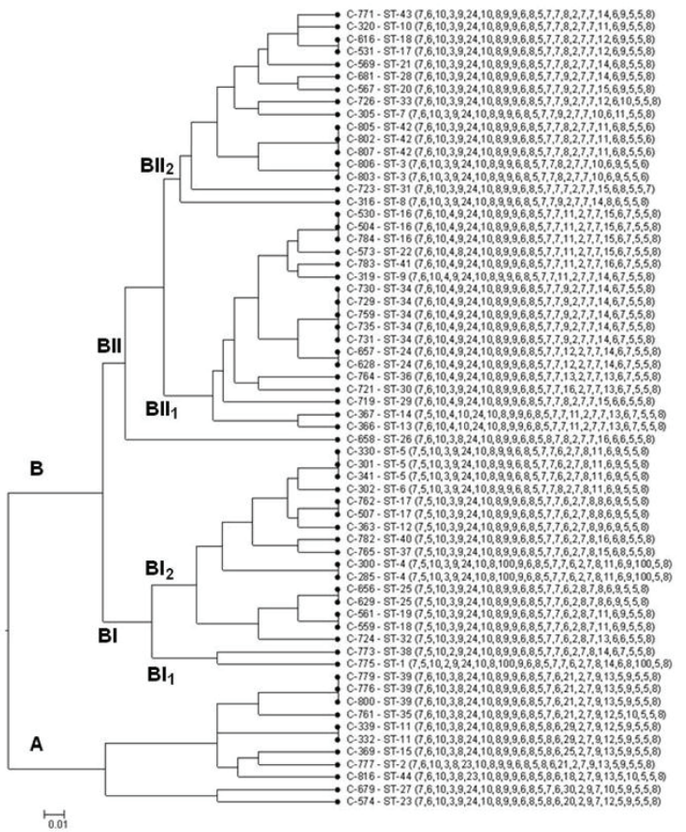


Рисунок 4. Дендрограмма MLVA25-типов штаммов Y. pestis, выделенных на разных участках Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы

В результате анализа дендрограммы, отображающей степень филогенетического родства штаммов микроба чумы, изолированных в очаге, были выделены 44 MLVA25-типа (рисунок 4).

На дендрограмме выделяются два крупных кластера *A* и *B*. Кластер *A* сформирован штаммами *Y. pestis*, выделенными в восточной части очага в долине реки Баксан. Исключение составляют два штамма С-369 и С-339, которые изолированы в западной части природного очага – Верхне-Кубанском и Кубано-Малкинском ландшафтно-эпизоотологических районах (ЛЭР).

Кластер *B* образован двумя ветвями. Первая ветвь *B I* состоит из двух групп. Группа *B* I_1 представлена двумя изолятами из восточной части очага (С-775, С- 773). Группа *B* I_2 состоит из 16 штаммов, выделенных в западной части очага в Верхне-Кубанском ЛЭР: в урочищах Еникол, Уллу-Хурзук, Битюк-Тюбе, Джувакалыкол (С-724, С-559, С-561, С-629, С-656, С-285, С-300, С-765, С-782, С-363, С-507, С-762, С-302, С-341, С-301, С-330).

Вторая ветвь *B II* представлена 35 штаммами. Штамм С-658, выделенный недалеко от аула Хасаут в 1988 г., на дендрограмме располагается отдельно. Остальные штаммы образуют две группы – *B* II_1 и *B* II_2. Группа *B* II_1 сформирована 18 штаммами, изолированными в Кубано-Малкинском ЛЭР (С-366, С-367, С-719, С-721, С-764, С-628, С-657, С-731, С-735, С-759, С-729, С-730, С-319, С-783, С-573, С-784, С-504, С-530).

Группа *B* II_2 состоит из 16 штаммов, выделенных в граничащих между собою Кубано-Малкинском и Малко-Баксанском ЛЭР (С- 316, С-723, С-803, С-806, С-807, С-802, С-805, С-305, С-726, С-567, С-681, С-569, С-531, С-616, С-320, С-771).

Приведенная кластеризация свидетельствует о приуроченности сформированных на дендрограмме групп MLVA25-типов к определенным территориям природного очага, что согласуется с данными А.И. Дятлова и М.П. Григорьева (1990) о наличии изолированных групп поселений горного суслика.

Каждая группа делится на подгруппы, соответственно конечным ветвям древа. Характерным признаком штаммов, относящимися к одному MLVA25-типу, является их расположение в дендрограмме по вертикали от заключительного «узла». Для установления связи подгрупп с местами, временем и объектами выделения использовали достаточно объемные выборки штаммов, изолированных в одних

и тех же урочищах. В кластере *A* для решения данной задачи были выбраны изоляты урочища Перк. Штаммы С-800, С-776, С-779, относящиеся к одному MLVA25-типу, выделены в 2001 и 2004 гг. от блох *Citellophilus tesquorum,* добытых из входов нор и очеса горных сусликов. Два других штамма – С-777 и С-816, выделенные в 2001 и 2007 гг. от горного суслика и блох *C. tesquorum,* относились к другой подгруппе.

В группе *B* I_2 штаммы, выделенные в урочище Еникол, относятся к трем разным подгруппам. Штаммы одного типа С-559, С-561 выделены в 1983 г., штаммы С-341 и С-724, изолированные в 1976 и 1996 гг. В этой же группе находятся семь штаммов из урочища Битюк-Тюбе, которые вошли в состав трех подгрупп. Так, первые штаммы (С-285, С-300), выделенные в природном очаге, относятся к одному MLVA25-типу. Они изолированы в октябре 1971 г. от блох *C. tesquorum* из очеса трупа горного суслика и в апреле 1972 г. от трупа горного суслика. Штаммы С-301 и С-302, С-330, выделенные от блох *C. tesquorum* из очеса трупа горного суслика и самого трупа в мае 1972 г. и от блох *C. tesquorum* из очеса горного суслика в 1975 г. вошли в состав другой подгруппы. Штаммы С-765 и С-782, выделенные от блох *C. tesquorum* и горного суслика в 1998 и 2001 гг., сформировали третью подгруппу.

В группе *B* II_1 самая представительная часть – семь штаммов из урочища Ипподром, относится к четырем разным подгруппам: 1 – С-729, С-730, С-731, С-735; 2 – С-764; 3 – С-783 и 4 – С-784. Штаммы 1-й подгруппы выделены от блох *C. tesquorum и Frontopsylla semura* в течение июня – августа 1998 г. Штаммы 2–4 подгрупп выделены в 1998 и 2001 гг. от блох *C. tesquorum* и *Ctenophthalmus golovi.*

Из приведенных наблюдений следует заключить – штаммы, выделяемые из одного и того же урочища с временным промежутком в несколько лет, как правило, на дендрограмме образуют различные подгруппы, тогда как штаммы с одинаковыми адресами и временем выделения обычно имеют одинаковый MLVA25-тип и относятся к одной подгруппе. При этом объекты выделения и видовая принадлежность переносчиков не имеют значения при формировании ветвей дендрограммы.

Далее нашей задачей было установление связи групп MLVA25-типов с дифференциацией штаммов по зависимости от пролина в разные периоды активности очага. Известна приуроченность ауксотрофных по

пролину штаммов микроба чумы к западной части очага (Онищенко и др., 2004).

Из таблицы 1 видно, что для штаммов типа *A* характерны только *Pro* $^{+}$ варианты возбудителя чумы. Для других групп соотношение прототрофов и аукстрофов неодинаково на разных этапах активности очага. В первый период (1971–1981 гг.) во всех генетических группах преобладали *Pro* $^{+}$ штаммы, однако с каждым последующим периодом (1982–2000 гг. и 2001–2011 гг.) их доля снижалась. Различие в соотношении *Pro* $^{+}$ и *Pro* $^{-}$ штаммов в разные периоды активности очага имеет статистическую значимость (первого со вторым – $\varphi_1 = 3{,}446$; первого с третьим – $\varphi_2 = 3{,}591$).

Таблица 1

Генетические группы и соотношение Pro + и Pro – штаммов Y. pestis в разные периоды активности Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы

Группы MLVA25-типов	1971–2011		1971–1981		1982–2000		2001–2011	
	Pro +	Pro -	Pro +	Pro -	Pro +	Pro -	Pro +	Pro -
A	11	0	3	0	3	0	5	0
B I1	0	2	0	0	0	0	0	2
B I2	5	11	4	2	1	7	0	2
B II1	7	12	4	0	3	10	0	2
B II2	6	10	3	1	3	3	0	6
Итого	29	35	14	3	10	20	5	12

Обозначения: *Pro* $^{+}$ – количество штаммов, прототрофных по пролину; *Pro* $^{-}$ – количество ауксотрофных по пролину штаммов.

Следует отметить, что *Pro* $^{+}$ штаммы наиболее часто выделялись в восточной части очага (62,5 %), а *Pro* $^{-}$ штаммы – в западной (65 %). При этом *Pro* $^{+}$ штаммы выделены в западной части в течение первого периода активности очага, тогда как *Pro* $^{-}$ штаммы в восточной части – во втором и третьем периодах. Это свидетельствует, на наш взгляд, о развитии в первый период экстенсивных эпизоотий, обусловленных *Pro* $^{+}$ штаммами, а во второй и третий – *Pro* $^{-}$ штаммами *Y. pestis*.

На рисунке 5 показано пространственное распространение прототрофных и ауксотрофных штаммов микроба чумы.

Из рисунка 5 следует, что *Pro* $^{+}$ штаммы выделялись в секторах 23801442 и 23801531, расположенных в горной степи долины р. Баксан Малко-Баксанского и Баксано-Чегемского ЛЭР (8 штаммов).

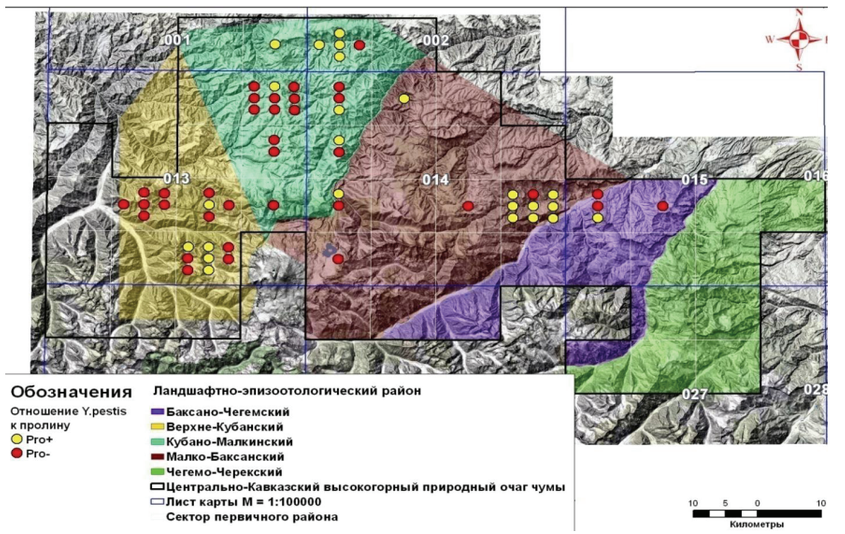


Рисунок 5. Пространственное распространение штаммов микроба чумы прототрофных и ауксотрофных по пролину

В Верхне-Кубанском выделены пять *Pro* $^{+}$ штаммов, и Кубано-Малкинском ЛЭР – девять штаммов. Важно отметить, что *Pro* $^{+}$ штаммы западной части (Верхне-Кубанский Кубано-Малкинский ЛЭР) выделены в течение первого периода активности очага. Напротив, *Pro* $^{-}$ штаммы в восточной части (Малко-Баксанский и Баксано-Чегемский ЛЭР) выделены во втором и третьем периодах активности. Это свидетельствует, на наш взгляд, о том, что экстенсивные эпизоотии в первом периоде распространялись из восточной части в западную часть очага. Во втором и третьем периодах такие разлитые эпизоотии имели свое начало в западной части. В значительной мере это обусловлено ежегодными дезинсекционными мероприятиями в отношении поселений горного суслика восточной части, которые привели к резкому снижению эпизоотической активности этой территории. В разные временные периоды экстенсивные эпизоотии вызываются штаммами микроба чумы, обладающие отличающими их свойствами. В первый период активности природного очага преимущество в экстенсивном распространении имели *Pro* $^{+}$ штаммы, во второй и третий периоды – *Pro*$^{-}$ штаммы.

Похожая ситуация имеет место и в отношении групп MLVA25-типов. На рисунке 6 представлено распространение групп MLVA25-типов на территориях ЛЭР в разные периоды активности.

Как видно из рисунка 6, штаммы группы *A* во все периоды активности очага присутствовали в долине р. Баксан, в Малко-Баксанском и Баксано-Чегемском ЛЭР. В первом периоде эпизоотической активности природного очага они проникали также в Верхне-Кубанский и Кубано-Малкинский ЛЭР.

Штаммы группы *B* I_1 (С-775, С-773) были изолированы из Баксано-Чегемского ЛЭР в последний период активности очага.

В Верхне-Кубанском ЛЭР распространены штаммы группы *B* I_2 – они присутствовали здесь во все периоды активности очага, а во втором периоде распространялись и в Кубано-Малкинский ЛЭР.

Кубано-Малкинский ЛЭР, в свою очередь, являлся местом постоянной циркуляции двух групп MLVA25-типов – *B* II_1 и *B* II_2. Штаммы второй группы *B* II_2 выделялись и в других ЛЭР, но в каждый период активности очага наблюдалось определенное направление их распространения. Так в первом и втором периодах они были изолированы в Кубано-Малкинском и Малко-Баксанском ЛЭР, в третьем периоды их циркуляция захватила Верхне-Кубанский ЛЭР.

В свою очередь штаммы группы *B* II_1 лишь однократно, во втором периоде, были выделены из Баксано-Чегемского ЛЭР.

Таким образом, в результате анализа филогенетического древа, построенного на основании результатов генотипирования 64 штаммов *Y. pestis* из Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы, сформированы группы MLVA25-типов разных уровней дискриминации.

Группы и подгруппы штаммов приурочены к определенным территориям: группы – к ландшафтно-эпизоотологическим районам природного очага, подгруппы – к поселениям горных сусликов. Штаммы группы *A* постоянно циркулируют в восточной части очага, западная часть является местом постоянной циркуляции других групп: в Верхне-Кубанском ландшафтно-эпизоотологическом районе распространены штаммы группы *B* I_2, в Кубано-Малкинском – *B* II_1 и *B* II_2.

Периодически группы штаммов распространяются в соседние ландшафтно-эпизоотологические районы. Способность вызывать экстенсивные эпизоотии наиболее выражена у штаммов групп *A* и *B* II_2 и зависит от периодов активности очага – в первый период преимущество имела группа *A,* во второй и третий – группа *B* II_2. Одним из

механизмов данной конкуренции, по-видимому, является способность штаммов, типичных для степных очагов сусликового типа (группа *A*) в условиях искусственного заражения горных сусликов вытеснять штаммы высокогорного варианта, изолированных в западной части очага (Сердюкова и др., 1989).

Следует отметить неодинаковое эпидемиологическое значение штаммов микроба чумы разных генетических вариантов. Штаммы группы *A,* филогенетически близкие изолятам из очагов степного типа, предоставляют наиболее значимую составляющую биологических рисков. Имеются многочисленные научные публикации об эпидемиях, вызванных возбудителями чумы из степных природных очагов (Дятлов и др., 2001). Однако не описано ни одного случая заболевания человека, вызванного высокогорным вариантом возбудителя чумы, несмотря на промышленный отлов горных сусликов с целью заготовки шкурок, практиковавшийся в западной части очага до начала 70-х гг. прошлого столетия (Найден, 1980).

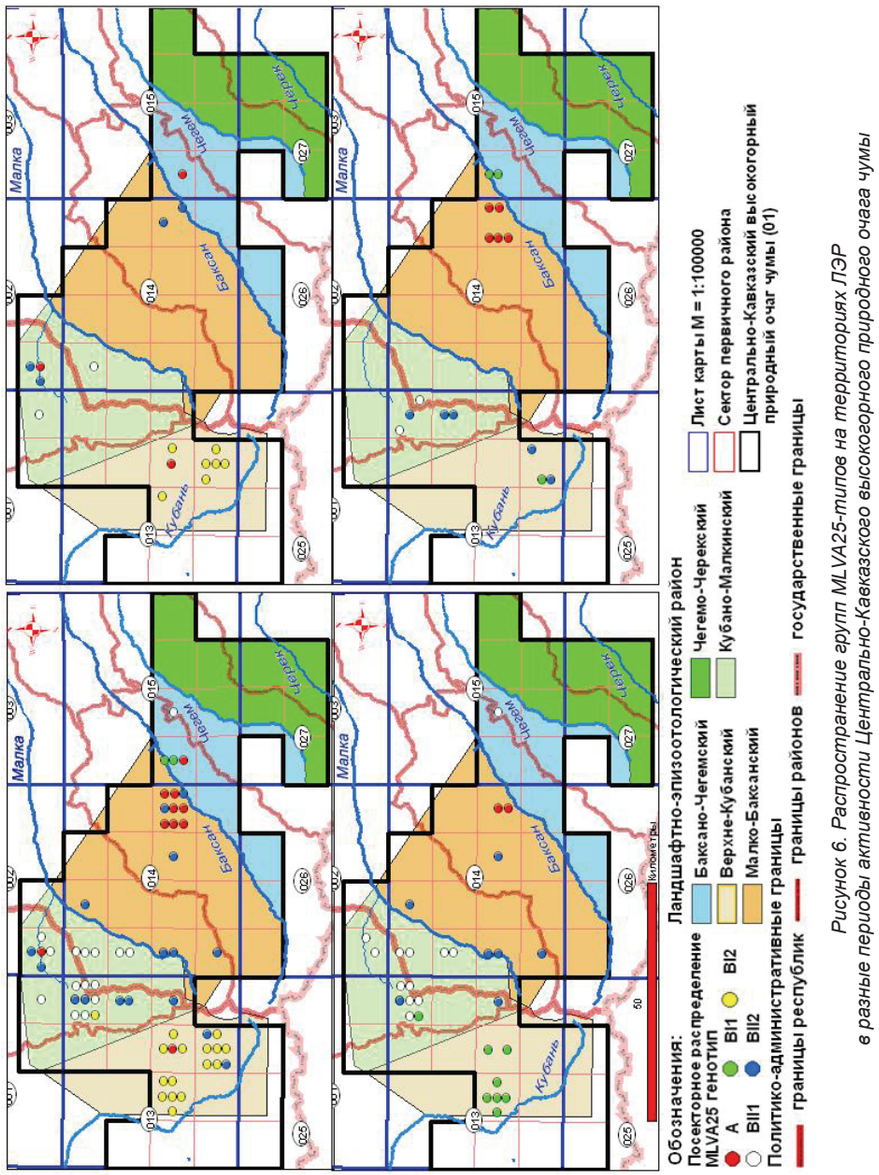


Рисунок 6. Распространение групп MLVA25-типов на территориях ПЭР в разные периоды активности Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы

Для штаммов типа *A* характерны только *Pro* $^{+}$ варианты возбудителя чумы. Для других групп соотношение *Pro* $^{+}$ и *Pro* $^{-}$ штаммов неодинаково на разных этапах активности очага. В первый период (1971–1981 гг.) во всех генетических группах преобладали *Pro* $^{+}$ штаммы, однако с каждым последующим периодом (1982–2000 гг. и 2001–2012 гг.) их доля снижалась. Важно отметить, что использование генетических меток, пролинзависимость и MLVA25-типы, позволило установить факт экстенсивного распространения определенных генотипов возбудителя чумы далеко за пределы обычных мест циркуляции. Это означает, что при оценке эпидемиологической значимости эпизоотий в разных частях природного очага следует определить MLVA25-тип выделенного штамма микроба чумы. В случае экстенсивного распространения штаммов группы *A* эпизоотии являются эпидемиологически значимыми. Если это штаммы группы *B*, то эпизоотии имеют меньшую значимость в эпидемиологическом отношении.

Подгруппы формируются штаммами возбудителя чумы на уровне урочищ (поселений горных сусликов) или групп урочищ, расположенных поблизости друг от друга. Исследованиями А.И. Дятлова, М.П. Григорьева (1990, 2001), проведенных с применением методов молекулярной генетики – изучался полиморфизм белков крови, установлено наличие в пределах очага 60 изолированных поселений горного суслика. Генетические варианты штаммов возбудителя чумы в пределах поселений горных сусликов меняются с течением времени, что является косвенным свидетельством действия механизма микроэволюции.

В горной степи долины р. Баксан до настоящего времени сохранилась паразитарная система, присущая равнинным природным очагам чумы сусликового типа. Выше в горах под влиянием климатических факторов структура паразитарной системы существенно изменилась, обусловив появление специфических для этих мест генотипов возбудителя чумы – групп кластера *B*, характеризующихся сниженной вирулентностью.

Вероятно, установленная территориальная приуроченность генотипов возбудителя чумы является отражением истории расселения носителей чумы – малых сусликов в горах Кавказа. Природный очаг в горах Центрального Кавказа сформировался, когда из Предкавказских степей сюда проникли малые суслики. Предположительно это случилось не ранее 4 тыс. лет назад (Ермаков, Титов, Савинецкий и др., 2006). Первоначально они проникли в горные степи восточной части оча-

га – в продольные долины горных рек (Чегем, Баксан и др.), затем эти зверьки начали продвигаться на запад в субальпийские и альпийские луга. Причем распространение сусликов из Предкавказских степей, по мнению указанных авторов, происходило, как и в настоящее время, по дорогам (скотопрогонным трактам). Развитие отгонного скотоводства в центральной части Северного Кавказа возникло около 4 тысяч лет назад (Князев, Савинецкий, 1992; Савинецкий, 1992). Начиная именно с этого времени, стало возможным проникновение сусликов в высокогорье. Изоляция горных популяций от равнинных могла произойти при разных обстоятельствах. Например, в связи с приходом войск Тамерлана в 13–14 вв. горные районы оказались отрезанными от равнинных поселений. В это время отмечается перерыв в существовании отгонного скотоводства, и переход населения гор к ведению приусадебного скотоводства. В настоящее время отмечается снижение интенсивности отгонного животноводства и соответственно депрессивное состояние природного очага чумы. С определенной долей вероятности следует предположить, что активизация очага произойдет при увеличении численности выпасаемого скота до уровня 90-х гг. прошлого столетия. На это указывают ближайшие по времени планы правительств КБР и КЧР о более полном использовании возможностей пастбищ Центрального Кавказа для летнего выпаса скота.

3.3 Филогенетическое родство штаммов Yersinia pestis из природных очагов Кавказа

Дендрограмма, отображающая степень филогенетического родства MLVA25-типов штаммов микроба чумы, изолированных в очагах Кавказа представлена на рисунке 7.

Исследованные штаммы возбудителя чумы были подразделены на 21 MLVA25-тип, которые делятся на два крупных кластера *A* и *B*. Кластер *A* сформирован штаммами из Восточно-Кавказского высокогорного очага, которые относятся к кавказскому подвиду *Y. pestis ssp. caucasica*. Другой кластер *B* состоит из штаммов микроба чумы основного подвида, изолированных в очагах Северо-Кавказского и Южного федеральных округов.

Кластер А образован двумя ветвями. Первая ветвь AI представлена изолятом С-739, выделенным в Кулинском районе недалеко от села Хосрех в 1998 г. от блох *Megabothris turbidus*, добытых из гнезд обыкновенной полевки. Вторая ветвь AII представлена восемью штаммами, обра-

зующими четыре подгруппы, изолированными в Кулинском и Агульском районах от разных носителей и их блох в течение 1995–2013 гг.

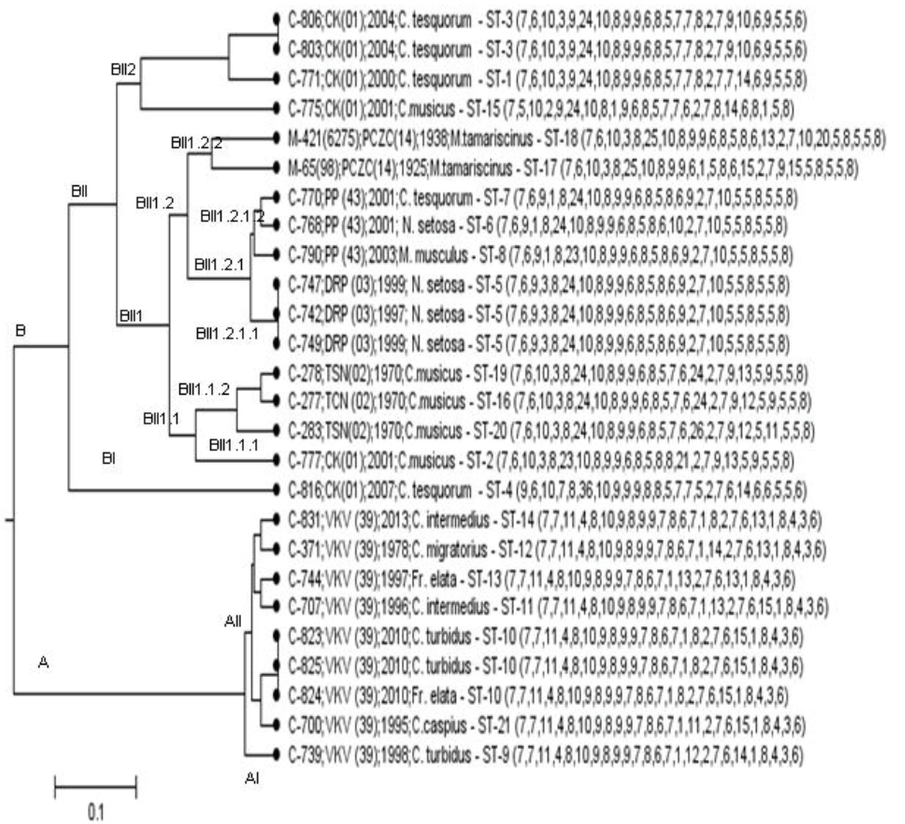


Рисунок 7. Дендрограмма MLVA25-типов штаммов Y. pestis, выделенных из очагов Кавказа

Обращает внимание *MLVA25* тип, который состоит из трех штаммов С-823, С-824 и С-825, выделенных от блох разных видов на территории Кулинского района в 2010 г., что свидетельствует о циркуляции на этой территории в 2010 г. генетически однотипных штаммов.

Кластер *B* включает штаммы основного подвида *Y. pestis subsp. pestis* из Центрально-Кавказского высокогорного, Дагестанского равнинно-предгорного, Прикаспийского песчаного, Терско-Сунженского низкогорного и Прикаспийского Северо-Западного степ-

ного природных очагов. Данный кластер образован двумя группами *BI* и *BII*.

Ветви *BI*, BII_1 и BII_2 формируют группу типичных штаммов основного подвида из очагов сусликового типа: восточной части Центрально-Кавказского высокогорного и Терско-Сунженского низкогорного.

Следующая группа организована ветвями $BII_{1.2.1.1,}$ $BII_{1.2.1.2}$ и $BII_{1.2.2.}$ Это штаммы из Дагестанского равнинно-предгорного, Прикаспийского песчаного очагов и Прикаспийского Северо-Западного степного очага. В данных очагах носителями чумы являются как малые суслики, так и песчанки. Каждый из указанных очагов формирует в пределах группы отдельную подгруппу. Обращает внимание, что штаммы из Дагестанского равнинно-предгорного очага относятся к одному *MLVA25*–типу. Они выделены от блох *Neopsylla setosa,* добытых из входов нор и очеса малого суслика, собранных в 1997 и 1998 гг. в Бабаюртовском районе недалеко от села Герменчик Республики Дагестан.

Отдельная подгруппа $BII_{1.2.2}$ представлена штаммами, изолированными в 1925 и 1938 гг. в Прикаспийском Северо-Западном степном очаге на территории Астраханской области, т. е. в период предшествующий массовому истреблению малых сусликов и выделению из состава этого очага в качестве самостоятельного Прикаспийского песчаного природного очага чумы.

Заключительная группа в дендрограмме, образованная ветвью *BII* 2, составлена штаммами из западной части Центрально-Кавказского высокогорного природного очага. Эта ветвь далеко отстоит от ветвей штаммов С-777 и С-816 (*BI* и $BII_{1.1.}$) из восточной части очага, что является одним из свидетельств об эволюционной изменчивости паразитарной системы по мере продвижения носителей из зоны степей в высокогорные ландшафты. В этой группе отмечается еще один общий MLVA25–тип для двух штаммов С-806 и С-803 из западной части этого очага, изолированных в 2004 г.

Таким образом, дендрограмма оказалась сформированной из кластеров, групп и подгрупп. Кластеры указывают на таксономическую принадлежность к основному или полевочьему подвидам. Группы приурочены к типам природных очагов: сусликового, полевочьего и песчаночьего. Подгруппы отображают принадлежность штаммов к определенным очагам, а *MLVA25* типы степень генетического родства. Штаммы одинаковых генотипов, как правило, характеризуются общими участками и временем изоляции. Приведенная кластеризация свидетельствует о приуроченности сформированных на дендрограмме групп *MLVA*25-типов к определенным территориям (рисунок 8).

Из рисунка 8 следует, что обширная природноочаговая территория состоит из трех очагов: Дагестанского равнинно-предгорного, Прикаспийского песчаного очагов и Прикаспийского Северо-Западного степного очага. Штаммы этих очагов, как показано ранее, входят в одну группу. Эти очаги расположены в зоне степей и полупустынь Восточно-Европейской равнины, южной части Северо-Дагестанской низменности и предгорий Восточного Кавказа. В историческом аспекте Прикаспийский Северо-Западный степной очаг является реликтом древнего очага, занимавшего пространства Южной Европы. В 80-х годах прошлого столетия от него выделен 43 очаг на том основании, что в результате профилактических противочумных работ численность малого суслика была резко снижена и основное эпизоотологическое значение приобрели песчанки.

Южная оконечность массива природноочаговой территории представлена Дагестанским равнинно-предгорным очагом, который формировался в раннем голоцене в пределах ареала малого суслика. Все три очага являются полигостальными: носители чумы представлены малым сусликом, полуденными и гребенщиковыми песчанками, реже полевками и мышами разных видов.

С указанными очагами соседствует Восточно-Кавказский высокогорный природный очаг, который отделен от них географическим препятствием в виде лесистых высокогорий Восточного Кавказа. Популяции носителей существуют в виде мозаичных поселений обыкновенных и других видов полевок.

Возбудитель чумы, циркулирующий здесь, имеет существенные генетические отличия от возбудителя основного подвида, что послужило основанием выделения в отдельный кавказский биовар полевочьего подвида.

Терско-Сунженский низкогорный и Центрально-Кавказский высокогорный природные очаги эволюционировали отдельно от остальных, будучи изолированными естественными физическими преградами. Оба они являются очагами сусликового типа и моногостальными, т. е. носитель один – подвид малого суслика, Spermophilus pygmaeus *boehmi* и *Spermophilus musicus*, соответственно. Изоляты из Терско-Сунженского и восточной части Центрально-Кавказского очагов формируют группу *MLVA25*-типов, типичных для основного подвида. В западной части Центрально-Кавказского очага структура паразитарной системы существенно изменилась, обусловив появление специфических для этих мест генотипов возбудителя чумы.

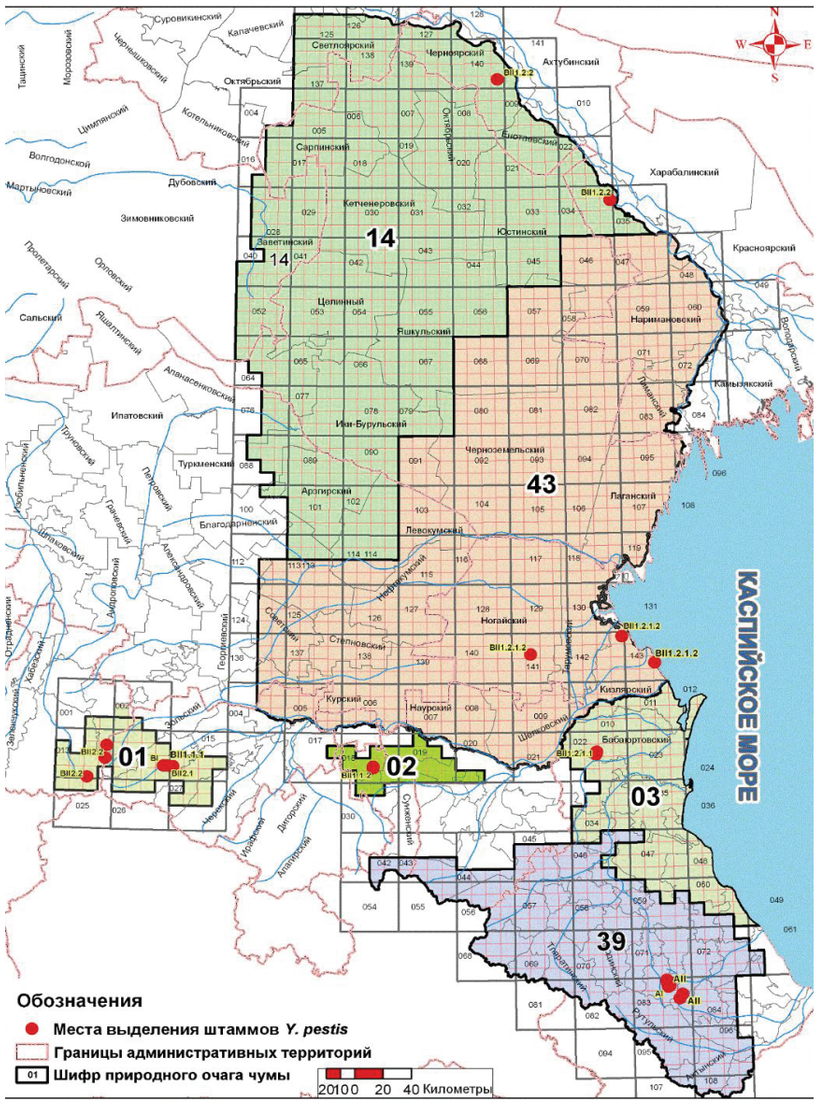


Рисунок 8. Распространение групп и подгрупп MLVA25-типов микроба чумы в природных очагах Северного Кавказа и Юга России

Таким образом, *MLWA*-25 типирование позволяет получать данные для анализа филогенетического родства природноочаговых территорий. При этом полученные «генетические портреты» возбудителя чумы из разных природноочаговых территорий Северного Кавказа, пригодны для решения задач как теоретического, так и практического характера: от трактовки процессов микроэволюции до поиска источника инфекции и путей ее распространения при возможных эпидемических осложнениях.

ГЛАВА 4. ОСНОВНЫЕ, ВТОРОСТЕПЕННЫЕ И СЛУЧАЙНЫЕ НОСИТЕЛИ МИКРОБА ЧУМЫ В ОЧАГЕ

4.1 Биология, распространение и экология горного суслика на Центральном Кавказе

Номенклатурный статус горного суслика *Spermophilus musicus* Menetries 1832 долгое время оставался неопределенным. Но его обособленность как географической формы признается всеми зоологами. Одни авторы (Виноградов, Аргиропуло, 1941; Громов и др., 1965; Воронцов, Ляпунова, 1969; Кораблев, 1983; Громов, Ербаева, 1995; Цвирка и др., 2000, 2003) рассматривают его как самостоятельный вид, другие (Сатунин, 1907; Огнев, 1947; Верещагин, 1959; Орлов и др., 1969; Иванов, 1976) считают подвидом малого суслика *Spermophilus pygmaeus* Pallas 1778. Учитывая уровень дифференциации таксона, в более узкой трактовке горного суслика рассматривают в рамках полувида в составе надвида «*pygmaeus*» (Павлинов, Лисовский, 2012).

Основной проблемой в систематическом положении горного суслика является отсутствие четких критериев различного уровня, позволяющих отличать этот вид от малого суслика. Использование кариологического метода также не выявило достоверных различий между кариотипами малого и горного сусликов. По данным Воронцова и Ляпуновой (1969) отличия кариотипов сводятся лишь к разной морфологии самой мелкой пары аутосом.

По данным других авторов (Кораблев, 1983; Цвирка и др., 2000) кариотип горного суслика имеет специфические особенности по месту расположения гетерохроматина, который локализуется не только в прицентромерных участках (как у малого суслика), но и в теломерных областях некоторых аутосом. Последнее, по мнению авторов, позволяет рассматривать горного суслика как отдельный вид.

Уровень дивергенции сусликов, изученный с помощью RAPD-PCR – анализа, показал низкий уровень различий (Цвирка и др., 2003). С другой стороны, анализ полной последовательности гена цитохрома-b выявил значимую молекулярную дивергенцию сусликов, которая соответствует видовому уровню (Harrison et al., 2003). Однако в данной работе авторы сравнивали горного суслика с экземплярами малого суслика из заволжских популяций. Проведенные позже молекулярно-генетические исследования с привлечением дополнительного материала из других популяций малого суслика показали, что уровень отличий

горного суслика наиболее высок с популяциями малого суслика Заволжья, в то же время с правобережными популяциями уровень различий говорит о подвидовом статусе горного суслика (Ермаков и др., 2006). Поэтому авторами было предложено считать горного суслика не видом, а хорошо дифференцированным подвидом малого суслика S. p. musicus. Подвидовой статус подтверждает и анализ географической изменчивости звукового сигнала горного суслика (Никольский и др., 2007). В то же время по данным авторов сигнал горного суслика имеет особенности, позволяющие отличать его от сигналов малых сусликов.

Границы Центрально-Кавказского высокогорного природного очага определяются ареалом основного носителя возбудителя чумы – горного суслика (рисунок 9).



Рисунок 9. Горный суслик (Spermophilus musicus Menetries, 1832)

Детальное картографирование, проведенное в 70-х гг. прошлого столетия (Найден и др., 1974; Петров и др.,1976, 1982; Голубев и др., 1978; Дятлов и др., 1980, Емельянов, неопубликованная рукопись), позволило установить, что в пределах ареала имеется 236 поселений горного суслика, суммарная площадь которых составляет 85 тыс. га. В настоящее время, после снижения численности сусликов, произошед-

шее в 2000 годах, как и начавшегося затем постепенного роста численности, площадь, заселенная основным носителем, оценивается нами, примерно в 55–65 тысяч га. Согласно полученным данным, северная граница ареала горного суслика проходит севернее Скалистого хребта; отдельные поселения обнаружены в верховьях р. Кич-Малки. Восточная граница пролегает по правому берегу долины среднего течения р. Черек Безенгийский; южная – по северным склонам Главного Кавказского хребта (от урочища Джалпакол до альпинистского лагеря «Чегем»). Западная граница простирается от верховьев р. Аминкол, далее по рекам Кубань, Учкулан, Учкулан-Ичи. Одни поселения хорошо связаны между собой, другие поселения, а чаще группы поселений, разделены.

Местообитание. По данным П.Ф. Емельянова, поселения горного суслика расположены в основном на пологих террасированных склонах гор, высокогорных плато, по речным долинам. В пределах своего ареала этот грызун населяет самые разные стации на высотах от 1050 до 3400 м над ур. моря (Голубев, Лабунец, 1973). Суслик селится на склонах до 60°, причем зверьки свободно передвигаются как в горизонтальном, так и в вертикальном направлениях.

Стации. По данным П.Ф. Емельянова и нашим наблюдениям, стации, занимаемые горным сусликом, включают склоны с ксерофитной полынно-злаковой, злаковой и разнотравно-злаковой растительностью, или горные луга с субальпийским и альпийским разнотравьем. Часто норы суслика расположены в нагромождениях камней, в каменных осыпях, на лесных опушках, полянах, в заброшенных садах. Иногда норы встречаются в самых неожиданных местах. Так, в урочище Верхний Актопрак Чегемского района суслик поселился в отвесном обрыве правого берега р. Кек-Таш, примерно на 1 м выше воды и на 1,5 м ниже кромки обрыва. К норе суслик добирался, прыгая по выступающим из обрыва камням.

Несмотря на довольно ясно выраженную пластичность в выборе местообитаний, горный суслик все же тяготеет к выровненным элементам рельефа. Склоны гор на Центральном Кавказе часто имеют террасированный характер. Поэтому суслики особенно охотно населяют такие террасы, выровненные долины, межгорные котловины.

Пространственная структура поселений. Территория очага делится системой речных долин на пять естественно ограниченных районов, в пределах которых располагаются группы поселений горного

суслика с выраженной физической изоляцией. Эти участки послужили естественной основой для деления природного очага на ландшафтно-эпизоотологические районы (рисунок 10).

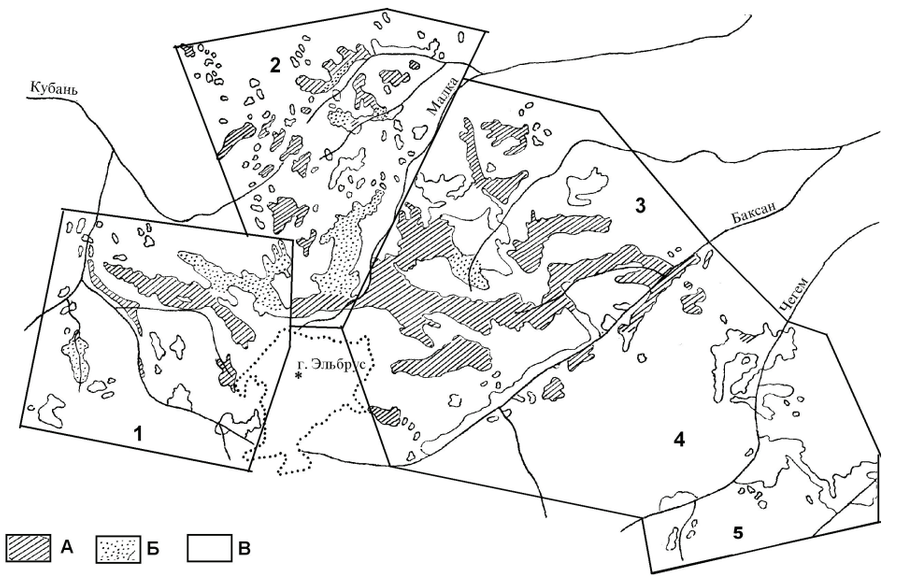


Рисунок 10. Ландшафтно-эпизоотологические районы и поселения горных сусликов в Центрально-Кавказском высокогорном природном очаге чумы

Обозначения: 1 – Верхне-Кубанский ландшафтно-эпизоотологический район; 2 – Кубано-Малкинский; 3 – Малко-Баксанский; 4 – Баксано-Чегемский; 5 – Чегемо-Черекский. А – Поселения горного суслика с частыми эпизоотиями чумы; Б – с редкими эпизоотиями чумы; В – эпизоотий не выявлено.

В Западном Приэльбрусье располагается Верхне-Кубанский ландшафтно-эпизоотологический район, в Северном – Кубано-Малкинский, в Восточном – Малко-Баксанский, от реки Баксан до реки Чегем – Баксано-Чегемский; от реки Чегем до реки Черек – Чегемо-Черекский ландшафтно-эпизоотический район (Петров, Дятлов, Голубев, 1976; Петров, Дятлов, Голубев, Пшихачев, 1979; Григорьев, 1990; Григорьев, 1998).

В указанных районах природного очага находятся 236 поселений горных сусликов, общая площадь которых на 1983 г. составляла

84836 га. К 2003 г. площадь поселений сократилась почти на четверть (таблица 2).

Поселения занимают все высотные пояса, начиная от горной степи (1200 м над у. м.), заканчивая верхним ярусом альпийских лугов (3000–3150 м над у. м.). Размеры их сильно варьируют от нескольких гектаров до сотен гектаров. Наиболее крупные поселения горного суслика располагаются на водоразделах рек: Уллу-Хурзук и Худес (окрестности горы Садырляр), Малка и Баксан (гора Западный Кинжал), а также в долинах рек Кыртык, Тызыл, Гижгит, Чегем, Черек.

Территория ареала горного суслика испещрена многочисленными естественными преградами – ущельями, хребтами, реками, которые наряду с климатическими особенностями создают условия для формирования отдельных парцел или, возможно, популяций животных, что является существенной предпосылкой эпизоотических комплексов.

Таблица 2

Площадь поселений горного суслика по районам и участкам Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы по состоянию на 1983 и 2003 годы

Районы	Участки	Число поселений	Общая площадь поселений (га) по состоянию на	
			1983 г.	2003 г.
I. Верхне-Кубанский	1.Учкулан-Горалыкольский	21	1862	1500
	2.Уллукам-Уллухурзукский	11	2513	2500
	3. Кубанский	15	548	500
	4. Садырлярский	7	6330	5000
	Итого по району	54	11253	9500
II. Кубано-Малкинский	1. Верхне-Худесский	10	2371	2000
	2. Харбазский	22	9655	6000
	3. Бийчесынский	40	4235	3500
	4.Эшкоконский	23	1152	1000
	5. Хасаутский	11	2574	2000
	6. Чемарткольский	нет данных	нет данных	2500
	Итого по району	106	19987	17000
III. Малко-Баксанский	1. Кыртык-Ирикский	12	4668	нет данных
	2. Тызыло-Инальский	3	6007	5000
	3. Гижгитский	7	9035	5000
	4. Кинжал-Шаукольский	12	18803	16000
	5. Баксанский левобережный	нет данных	нет данных	1960
	Итого по району	34	38513	31000
IV. Баксано-Чегемский	1.Баксанский правобережный	16	3329	3000
	2. Актопракский	5	2947	нет данных
	Итого по району	21	6276	6500
V. Чегемо-Черекский	не дифференцирован	21	8822	3500
Всего по очагу		234	84836	65000

На основании изучения полиморфизма ряда белков и ферментов в крови сусликов, было сделано заключение о существовании 60 изолированных популяций горного суслика (Дятлов и др., 2001; Григорьев, 1990). Данный факт свидетельствует, по нашему мнению, о независимой микроэволюции в ряде изолированных друг от друга популяций носителя.

В 20-м столетии поселения горного суслика имеют разрыв с таковыми малого суслика примерно 30–35 км (Петров и др., 1974). Последние отмечены у сел Этока, Марьинская, Псыхурей. До 1970 г. малый суслик встречался на Джинальском хребте (Темботов, 1972; Иванов, Темботов, 1973), в то время разрыв между окраинными поселениями малого и горного сусликов составлял всего 10–20 км. А.И. Дятлов и др. (1980) высказали точку зрения, что отмечаемый в настоящее время процесс обособления приэльбрусской части ареала, происходящий преимущественно за счет вымирания поселений малого суслика на предгорной, южной окраине равнин, позволяет предполагать возможность существования единого ареала с горным сусликом еще 100–200 лет назад. Однако П.Ф. Емельянов пишет (неопубликованная рукопись), что такой вывод вряд ли справедлив, учитывая существенную разницу в биологии горного и малого сусликов, которая не могла окончательно закрепиться за столь короткий срок. Вероятно

прав П.А. Свириденко (1937), считавший горного суслика реликтом ледниковой эпохи.

Экология горного суслика имеет ряд особенностей, отличающих от малых сусликов. У горных сусликов пробуждение происходит в конце марта и начале апреля, когда сходит снег и прогреваются склоны южных экспозиций. Сроки залегания в спячку значительно позже, чем у малого: в сентябре или октябре. Вследствие благоприятного климата, богатой кормовой базы отпадает необходимость летней спячки. Большая продолжительность активной жизнедеятельности, не менее семи месяцев в году, определяет растянутость других фенологических сроков: гона, беременности и щенения самок, начала спячки перезимовавших зверьков разных возрастных групп.

Природные особенности вертикально-зональных ландшафтов обусловливают биофенологические сроки горного суслика в разных высотных поясах Верхне-Кубанского ландшафтно-эпизоотического района (таблица 3).

Плотности населения зверьков в разных популяциях варьируют в широких пределах – в среднем, от 18 до 100 и более особей на одном гектаре. Указанные особенности экологии горного суслика определяют продолжительность эпизоотий чумы, которые начинают регистрироваться в апреле – мае и заканчивают в сентябре и редко в октябре. Как и у малых сусликов, эпизоотии связаны с массовыми миграциями в период гона и расселения молодых. Существенным отличием в экологии малых и горных сусликов является возрастной состав популяции. Если у малых сусликов основная доля популяции приходится на однолетних зверьков, то у горных сусликов в связи с более безопасными условиями существования, обеспеченностью кормами ядро популяции составляют двухлетние животные (Штоль и др, 1985, Власенко и др., 1985).

Сезонная динамика активности приводится нами по рукописи П.Ф. Емельянова.

Наблюдения за пробуждением сусликов от спячки проводили на стационаре в горностепном и субальпийском поясах на двух площадках (1 и 2 га) на склонах разной экспозиции. По полученным данным, пробуждение сусликов происходило в разные сроки и неравномерно: в одних случаях (1974 г.) оно закончилось за 9 дней, а в других (1975 г.) – за 25 дней. Определяющую роль в этом, как и на равнине, играют метеорологические факторы.

Таблица 3

Сроки начала и окончания основных биофенологических периодов в жизни горного суслика в разных высотных поясах Верхне-Кубанского ландшафтно-эпизоотического района (по Ивановскому В.В., 1976)

Основные биофенологические периоды горного суслика	Высотно-климатический пояс	Крайние сроки начала и окончания биофенологических периодов	
		Начало	Окончание
Пробуждение сусликов	Горностепной пояс	10.03–16.03	21.03–26.03
	Субальпийский пояс	25.03–6.04	10.04–2.05
	Альпийский пояс	1.04–14.04	15.04–5.05
Беременность самок	Горностепной пояс	25.03–5.04	14.05–20.05
	Субальпийский пояс	10.04–23.04	25.05–30.05
	Альпийский пояс	16.04–23.04	27.05–7.06
Выход молодых сусликов на поверхность	Горностепной пояс	25.05–19.06	15.07–30.07
	Субальпийский пояс	5.06–9.06	24.07–30.07
	Альпийский пояс	19.06–26.06	16.07–29.07
Расселение молодых сусликов	Горностепной пояс	12.06–16.06	17.07–27.07
	Субальпийский пояс	28.06 -30.06	12.08–20.08
	Альпийский пояс	9.08–13.08	3.09–7.09
Залегание сусликов в спячку	Горностепной пояс	15.08–1.09	10.09–30.09
	Субальпийский пояс	27.08–25.09	24.09–25.10
	Альпийский пояс	3.09–18.09	10.10–4.11

Как правило, самцы выходят из спячки на 4–5 дней раньше самок, но на склонах, где долго сохраняется снег и остается промерзшей земля, пробуждение сусликов задерживается и выход на поверхность происходит одновременно. Позже всех выходят годовалые суслики. Отсутствие летней спячки, стабильная кормовая база приводят к тому, что взрослые суслики при пробуждении имеют достаточную упитанность.

Гон продолжается с момента выхода самок на поверхность (с 3-й декады марта) до 1-й пятидневки апреля. Самки с выраженной беременностью встречаются со 2-й пятидневки апреля, а к концу месяца они составляют 60% от всех добываемых самок.

Самый ранний первый выход молодых сусликов на поверхность отмечен 6 и 12 мая (в 1975 и 1980 гг.). Чаще всего он происходит во второй половине этого месяца. Расселение начинается в 1-й декаде июня, а к концу 2-й декады июля расселившиеся молодые суслики составляют более 90% популяции. В субальпийском поясе расселение происходит медленнее и заканчивается к концу июля.

Залегание в спячку начинается в 1-й декаде августа; в первую очередь залегают взрослые самцы и яловые самки. Полное залегание всех

сусликов происходит в 5–6 пятидневках октября и даже в 1-ой пятидневке ноября (1974 г.). Причина более раннего, чем обычно, залегания – похолодание (до -10°С) и выпадение снега.

В альпийских и субальпийских поясах молодые суслики, по-видимому, зимуют в одной норе. Об этом можно судить по наличию 3–4 гнездовых камер с одинаковыми по состоянию свежести подстилками.

Расселение молодых у малых сусликов в большинстве случаев совпадают с залеганием взрослых в спячку, что приводит к перераспределению сусликов на занимаемой популяцией территории. У горного суслика расселение молодых происходит до залегания взрослых в спячку, поэтому распределение по территории завершается уже в текущем году. Возможно поэтому самки готовят норы для своего потомства, стремясь завладеть освободившимися норами.

Норы и их использование. Горный суслик использует несколько типов нор: бескамерные защитные, используемые для длительного отдыха, выводковые и зимовочные. Бескамерных защитных нор у горного суслика значительно меньше, чем у малого. Это можно объяснить тем, что постоянное наличие корма вокруг основных – выводковых и зимовочных – нор делает излишними большие перебежки к местам кормежек, которые имеет место у малого суслика. Значительно чаще встречаются норы, используемые для длительного отдыха в дневное время. Это либо расчищенные старые норы, либо вновь вырытые. Как правило, они без гнездовой подстилки. Выводковые и зимовочные норы отличаются друг от друга тем, что зимовочная нора используется многократно (Вагнер и др., 1975; Ткаченко и др., 1985). Раскопанные норы состояли из нескольких входов и гнездовых камер с подстилками различной давности, что свидетельствует о неоднократном использовании норы для зимней спячки.

Выводковые норы зверьки редко выкапывают заново. Обычно для выведения потомства служит зимовочная или расчищается заброшенная нора. Перед родами самка выстилает гнездовую камеру свежей подстилкой. Например, 2 мая 1981 г. была замечена самка, носившая сухую траву в расчищенную ею старую нору. На следующий день нору раскопали. В свежем гнезде оказалось четыре новорожденных суслика.

Глубина залегания гнездовых камер у горного суслика значительно меньше, чем у малого. По данным П.А. Свириденко (1937), И.К. Вагнера и др. (1975), глубина расположения гнезд равна 48–51 см. Из числа раскопанных сотрудниками Ставропольского Противочумного института Кавказа и

Закавказья на стационаре нор (60) минимальная глубина гнездовой камеры от поверхности земли была 25 см, максимальная 52 см, в среднем 47 см.

У горного суслика нет «веснянок», как у малого суслика. Выходящие на поверхность вертикальные выходы, как правило, являются небольшими отрезками, до 25 см, переходящие в наклонный ход, ведущий к гнезду. Входов в норе бывает от 2 до 6, что существенно отличает норы горного суслика от малого. У последнего, в результате многолетней норовой деятельности, образуются курганчики, по которым можно судить о давности поселений. По сведениям П.Ф. Емельянова, у горного суслика таких курганчиков нет. Обилие осадков способствует размыванию и нивелировке выбросов земли, которые более или менее заметны только на ровных поверхностях террас или горных плато. Однако зав. зоопаразитологической лабораторией ФКУЗ «Кабардино-Балкарская ПЧС» Роспотребнадзора Г.А. Мозлоев, сообщил (личное сообощение), что на ровных участках и плато норовая деятельность сусликов образует курганчики.

В горных районах КБР практикуется полив сенокосов. По мнению П.Ф. Емельянова, заливание нор водой не причиняет вреда сусликам: свои норы они устраивают под уклоном так, что вода не проникает в гнездовые камеры. Из-за этого невозможна добыча горных сусликов путем выливания водой. В то же время, В.М. Дубянский наблюдал на стационаре в ур. Хасаут, что при сильных осадках норы сусликов заливались водой в нижней части ущелья полностью, и зверьки переселялись выше по склону, роя новые защитные норы. Позднее эти вновь вырытые норы не использовались.

Таблица 4

Результаты учетных работ на одногектарных площадках в поселениях горного суслика в 1980 г (по П.Ф. Емельянову)

Дата	Тип ландшафта	Прикопано входов нор	Открыто сусликами на следующий день	Добыто сусликов	Среднее число входов на 1 суслика
28 апреля	Горная степь, терраса восточной экспозиции	439	83	54	8
13 мая	Залежь, склон южной экспозиции	340	71	60	5,7
30 июня	Горная степь, склон экспозиции	333	75	59	5,6
3 июля	Горная степь, терраса восточной экспозиции	395	102	63	6,3

Дата	Тип ландшафта	Прикопано входов нор	Открыто сусликами на следующий день	Добыто сусликов	Среднее число входов на 1 суслика
Итого		1507	331	236	6,4

Отметим, что по данным Дубянского В.М., суслик использует норы, расположенные группой, в окружности, диаметром 3–5 м. Их количество в ур. Хасаут составляет 2–4.

Питание. Горный суслик является потребителем зеленых кормов. Сразу после выхода из спячки суслики начинают поедать злаки, которые вегетировали еще с осени, выкапывают клубеньки мятлика, луковицы лилейных. Набор растений, потребляемых сусликом, довольно разнообразен. Предпочтение оказывается татарнику, который поедают от первых листьев до созревания семян, манжетке, конскому щавелю, одуванчику. По В.В. Ивановскому (1982) суточная потребность взрослого суслика в зеленом корме составляет 60–70 г. В опытах П.Ф. Емельянова с соавторами (неопубликованная рукопись) суслики съедали за день в среднем 140 г. Сразу после окончания гона суслики начинают накапливать жир, причем наращивание веса происходит довольно быстро. Так, если в начале мая 1980 г. средний вес самцов был 208 г, а самок 182 г (взвешено 214 сусликов), то в конце июня эти показатели равнялись соответственно 460 и 312 г, т. е. выше в 2,2 и 1,7 раза (взвешено 196 сусликов). 27 июня 1980 г. в капканы попали два самца, весившие 620 и 640 г.

Дневная активность. Утренний выход на поверхность начинался у одних сусликов через 36–40 мин, у других – через 60–67 мин после освещения площадки солнцем. Первое время суслики бесцельно бегают друг за другом, затем приступают к кормежке. Наблюдавший аналогичное поведение, П.А. Пантелеев (1981) объясняет это проявлением термической активности, обеспечивающей разогрев зверьков. Судя по попаданию в капканы, самцы более активны в первой половине дня, самки – во второй.

В период наблюдений суслики не совершали дальних передвижений, максимальное удаление от собственной норы не превышало 10 м. Однако в других местах отмечено передвижение зверьков к кормовым участкам на расстояние 50–60 м ранней весной, когда суслики сбегают по склонам вниз, к ручьям, где всегда обильна зеленая растительность. Суслики кормятся в течение всего дня, лишь на непродолжительное время скрываясь в норе.

За 40–60 минут до захода солнца за горы суслики окончательно уходят с поверхности. Во время дождей, довольно частых весной, зверьки

отсиживаются в норах, однако на короткое время все же выходят на кормежку вблизи норы. При обильной росе суслики также кормятся недалеко от норы, причем передвигаются прыжками, стараясь не замочить брюшко.

Миграционная активность. Наблюдения проводились в горно-степном поясе на участках территории, заселенные сусликами, но отделенные друг от друга водными, рельефными, эдафическими и иными препятствиями шириной до 300 м. Такие препятствия, вероятно, преодолимы. Некоторые полосы разделения микропопуляций (широкие ленты балок, отрогов, водоразделов) хотя и не представляют, по визуальному определению, трудности для преодоления, но являются, по-видимому, существенной преградой, так как не содержат никаких следов пребывания сусликов (защитных нор, экскрементов, подкопов луковиц и т. п.).

Для определения миграционной активности горного суслика основным методов было мечение зверьков в относительно изолированных поселениях путем отрезания пальцев. Кроме того, применялась окраска урзолом и раскладка приманки с содержанием тетрациклина (Клевезаль, Мина, 1980). В последнем случае к 120 г овсяных хлопьев «Геркулес» добавляли 150 мл крутого кипятка, 3 таблетки тетрациклина и растительное масло, все тщательно перемешивали. Из полученного теста делали шарики, которые раскладывали у нор сусликов. До этого поставили контроль за поедаемостью сусликами приманки.

В работе использованы ловушки с открывающейся внутрь дверцей, описанную Wobeser and Leighton (1979), с нашей модификацией.

В 1980 г. было помечено 104 суслика (77 самцов и 27 самок) путем отрезания пальцев. Через год на месте мечения поймано 7 зверьков (5 самцов и 2 самки), в новых местах обитания – 16 сусликов (таблица 5).

Таблица 5

Миграция горных сусликов, помеченных в чегемском стационаре весной 1980 г.

Пол	Помечено зверьков	Из них добыто через год	Расстояние от места мечения, м				
			0	100–200	201–300	301–400	401–450
Самцы	77	13	5	2	5	1	-
Самки	27	10	2	2	2	2	2

Максимальное переселение отмечено у самцов на расстояние 350 м, а у самок – на 450 м, в последнем случае зверек перебрался на другой берег р. Кек-Таш, неширокой (2,5–3 м), но с довольно быстрым течением. Такого рода препятствия зверьки преодолевают, перепрыгивая с камня на

камень, также, как и реки шириной до 6 м. Через более серьезные водные преграды, как упомянутые выше реки, миграции сусликов происходят по мостам. Строительство моста в пределах участка, занимаемого сусликами, обычно влечет за собой появление на противоположном берегу нового поселения, размеры которого зависят от давности постройки моста.

Горные суслики смело входят в воду при преодолении заболоченных или залитых талой водой участков. Поэтому реки Центрального Кавказа не являются препятствиями для эпизоотического контакта между отдельными близкими поселениями. Самым серьезным изолирующим фактором служат леса, сплошные заросли кустарников, лишенные растительности обрывы, каменные осыпи, нагромождения скал на больших участках.

Для определения полового и возрастного состава мигрирующих сусликов были установлены постоянные линии отлова. Результаты отлова показаны в таблице 6. Установлено, что менее всего перемещаются годовалые суслики, хотя они составляют основную часть популяции.

Таблица 6

Половозрастной состав горных сусликов на постоянных линиях в мае 1981 и 1982 гг.

Год	Кол-во дней отлова	Пол сусликов	Всего добыто	Из них имели возраст				
				1 год	2 года	3 года	4 года	5 лет
1981	6	самцы	45	8	25	11	1	-
		самки	39	6	27	5	-	1
1982	6	самцы	16	2	8	3	2	1
		самки	20	3	15	2	-	-

Из 39 мигрирующих самок было 2 яловых (5,13%), 2 беременных (5,13%), остальные – рожавшие и кормящие.

Суслики активно перемещаются между поселениями, расположенными на расстоянии 300–400 м.

Таким образом, миграционная активность свойственна горным сусликам всех возрастов и обоих полов, перемещения не вызваны поисками корма. Скорее всего, это связано с поисками и подготовкой подходящих нор для подрастающего потомства и саморегуляцией плотности поселений.

Нужно учитывать, что сусликам, в том числе и горному, свойственна биокоммуникация. Им необходимы близкие соседи, с которыми можно общаться звуковыми сигналами, поддерживать ольфакторные и зрительные связи. Необходимость общения с себе подобными может

толкать сусликов, оставшихся в одиночестве после эпизоотии или другой причины вымирания близких соседей, на переселения на достаточно большие расстояния. Кроме того, расселение можно рассматривать как основу ауткроссинга, так как оно не зависит от плотности населения зверьков, имеет место в течение всего периода сезонной активности и свойственно как самцам, так и самкам горного суслика. При переселении вполне возможна передача возбудителя чумы из одних микропопуляций в другие, особенно из тех, где прошла интенсивная эпизоотия чумы, в поселениях, еще не затронутые чумой.

При любой плотности населения сусликов не отмечено отчетливо выраженных индивидуальных кормовых участков. В то же время норы строго охраняются и при попытке зверька приблизиться к чужой норе он изгоняется хозяином.

4.2 Динамика численности горных сусликов в разных ландшафтно-эпизоотологических районах

Численность горного суслика, как и у всех грызунов, изменяется циклически. Наши данные позволяют продемонстрировать динамику численности по ЛЭР, начиная с 1987 года (рисунок 11).

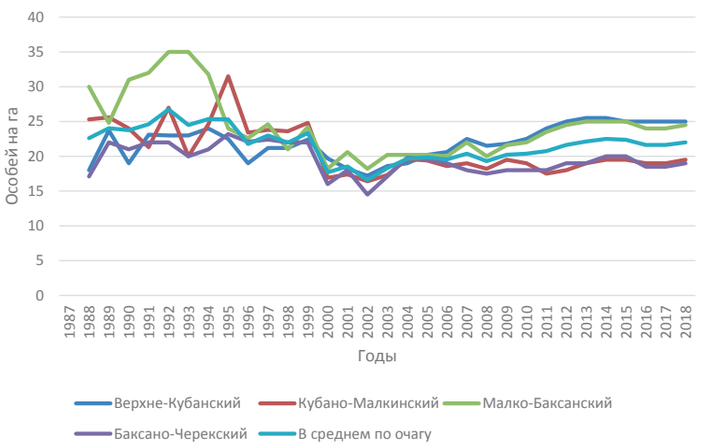


Рисунок 11. Динамика численности горного суслика за 30-летний период по ЛЭР и в среднем по очагу

Существующие литературные данные позволяют оценить численности и ее сглаженный по 3 точкам тренд, начиная с 1973 г. (рисунок 12).

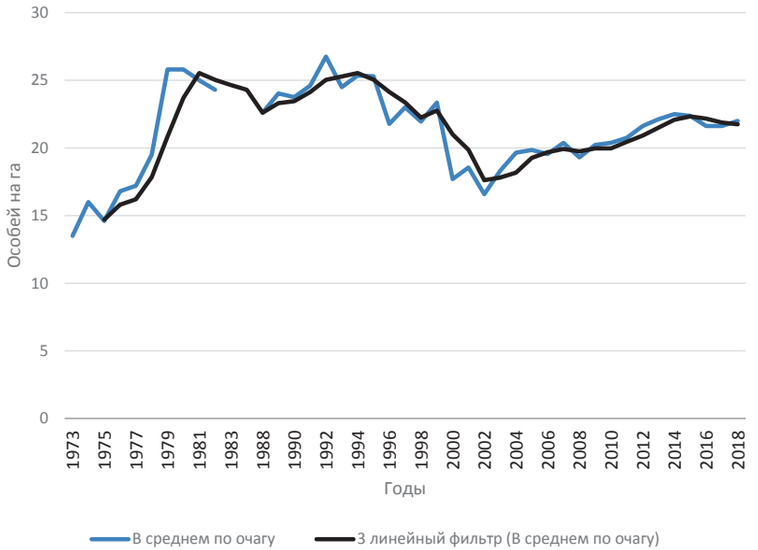


Рисунок 12. Динамика численности горного суслика в среднем по очагу за 45-летний период

Применение квартильного анализа позволяет выделить следующие градации численности (таблица 7).

Таблица 7

Градации численности горного суслика особей на га (по результатам учета за 30-летний период)

Градация численности	Верхне-Кубанский	Кубано-Малкинский	Малко-Баксанский	Баксано-Чегемский	В среднем по очагу
Депрессия	До 19,95	До 18,80	До 20,80	До 18,00	До 20,04
Низкая	19,96–22,50	18,81–19,50	20,81–24,00	18,01–19,00	20,05–21,78
Средняя	22,51–24,00	19,51–23,70	24,01–25,00	19,01–21,51	21,79–23,18
Высокая	Свыше 24,00	Свыше 23,70	Свыше 25,00	Свыше 21,51	Свыше 23,18

Циклы довольно протяженные во времени: за 45-летний период наблюдения зарегистрировано 2 подъема, с 1979 по 2000 годы и с 2009 года по настоящее время. Соответственно, с 1973–1978 гг. и 2001 по 2008 годы популяция горного суслика в очаге пребывала в депрессивном состоянии. Последний подъем численности еще не вывел популяцию на уровень высокой численности. В настоящее время численность оценивается как «средняя». То есть наблюдаемый цикл численности составляет примерно 30 лет, что соответствует цикличности динамики численности малого суслика в Прикаспии и Предкавказье (Малый суслик…, 2016).

При анализе численности по ЛЭР отметим, что наиболее высокая численность характерна для Малко-Баксанского ЛЭР (медиана 24,35 особей на га) с размахом колебаний 16,8 (18,2 до 35 особей на га) за исследуемый период. Наименьшая численность отмечена в Баксано-Чегемском ЛЭР: медиана 19,0, численность колебалась от 14,5 до 23,2 особей на га (размах колебания 8,7). Наиболее стабильная численность в Верхне-Кубанском ЛЭР. При медианном значении численности 22,5 особей на га размах колебаний равен 8,3.

Таблица 8

Статистические характеристики численности горного суслика за 30-летний период

Статистические характеристики	Верхне-Кубанский	Кубано-Малкинский	Малко-Баксанский	Баксано-Чегемский	В среднем по очагу
Среднее	21,99677	20,87742	24,34516	19,49355	21,67823
Медиана	22,5	19,5	24	19	21,775
Мода	25	19	24	22	21,625
Интервал	8,3	15,1	16,8	8,7	10,175
Минимум	17,2	16,4	18,2	14,5	16,575
Максимум	25,5	31,5	35	23,2	26,75

Численность достоверно различается по медианному уровню (тест Манна-Вилкоксона-Уитни) между Кубано-Малкинским и Малко-Баксанском ЛЭР, между Малко-Баксанским и Баксано-Чегемским, Верхне-Кубанским и Баксано-Чегемским ($p<0.01$).

Отсутствует достоверная ранговая корреляция Спирмена между Верхне-Кубанским и Кубано-Малкинским, Баксано-Черекским ЛЭР (таблица 9).

Таблица 9

Кросс-корреляция между численностью горного суслика в различных ЛЭР за 30-летний период

Градация численности	Верхне-Кубанский	Кубано-Малкинский	Малко-Баксанский	Баксано-Чегемский
Верхне-Кубанский		0,08	0,53	0,24
Кубано-Малкинский	0,08		0,64	0,79
Малко-Баксанский	0,53	0,64		0,53
Баксано-Черекский	0,24	0,79	0,53	

Данные статистических тестов подтверждаются результатами кластерного анализа. Кубано-Малкинский и Баксано-Чегемский ЛЭР имеют наиболее сходную динамику численности, однако территориально разобщены (рисунок 13). В наибольшей степени динамика численности горного суслика отличается в Верхне-Кубанском ЛЭР.

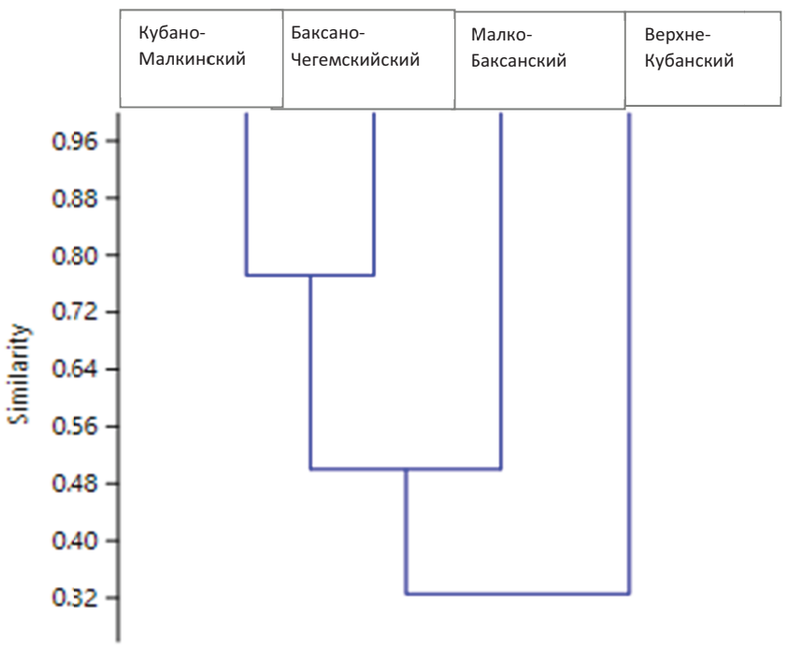


Рисунок 13. Степень сходства динамики численности горного суслика в различных ЛЭР Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы

Условно по динамике численности горного суслика территорию очага можно разделить на две части: Верхне-Кубанский, Малко-Баксанский участки и Кубано-Малкинский, Баксано-Чегемский ЛЭР.

Синхронные пики численности для всех ЛЭР отмечены в 1991, 2009 и в 2013 годах, а спады в 1998, 2000, 2002, 2008 годах.

Таким образом, статистические тесты свидетельствуют о правильном разделении очаговой территории на ЛЭР. Причины значительного сходства динамики численности в Кубано-Малкинском и Баксано-Чегемском ЛЭР требуют изучения. Наличие синхронных пиков и спадов численности горного суслика на всей территории очага, а также общий тренд движения численности на протяжении 30 лет дают основание преположить, что динамика численности этого грызуна регулируется общими для всей популяции экологическими факторами. На территориях ЛЭР, вероятно, включаются местные факторы, модифицирующие, но не отменяющие воздействие общих.

Половозрастная структура популяции горного суслика обсуждается нами для территории всего очага на основании данных журналов вскрытия грызунов за 1987–2014 годы, представленных ФКУЗ «Кабардино-Балкарская ПЧС» Роспотребнадзора и по данным П.Ф. Емельянова с соавторами (неопубликованная рукопись…).

По данным П.Ф. Емельянова с соавторами, при полном облове 15 одногектарных площадок, заложенных в поселениях горного суслика на территории стационара, было добыто 842 взрослых суслика, среди которых преобладали годовалые зверьки (64%). Двухлетние особи составляли около 30%, трехлетние – 5%, четырехлетние – 0,8% и пятилетние – 0,1%. Возраст определяли по разработанной нами шкале степени стертости коренных зубов в верхней и нижней челюстях (Емельянов, 1983, 1984).

Таким образом, продолжительность жизни горного суслика равна 5, максимум, 6 годам.

Из-за сложности оперативного определения точного возраста сусликов, в практике противочумной службы разделяются только молодые сеголетки и взрослые половозрелые зверьки.

Общее количество зверьков и их разделение по полу/возрасту представлено в таблице 10. Проценты даны от общего количества отловленных зверьков.

Таблица 10

Половозрастной состав популяции горного суслика

Годы	Всего отлов-лено	Самка	Самец	Мо-лодая самка	Мо-лодой самец	% са-мок	% сам-цов	% моло-дых самок	% мо-лодых самцов	% мо-лодых
1987	2649	982	887	431	349	37,071	33,48	16,27	13,17	29,45
1988	2558	764	937	376	481	29,87	36,63	14,70	18,80	33,50
1989	2636	862	931	407	436	32,70	35,32	15,44	16,54	31,98
1990	2659	807	858	451	543	30,35	32,27	16,96	20,42	37,38
1991	2798	881	996	417	504	31,49	35,6	14,90	18,01	32,92
1992	2886	840	954	480	612	29,11	33,06	16,63	21,21	37,84
1993	1114	318	319	256	221	28,55	28,64	22,98	19,84	42,82
1994	1236	413	340	223	260	33,41	27,51	18,04	21,04	39,08
1995	1658	416	427	314	501	25,09	25,75	18,94	30,22	49,16
1998	2854	769	868	616	601	26,94	30,41	21,58	21,06	42,64
1999	315	107	102	50	56	33,97	32,38	15,87	17,78	33,65
2000	2411	737	714	508	452	30,57	29,61	21,07	18,75	39,82
2001	1305	466	412	229	198	35,71	31,57	17,548	15,17	32,72
2002	1683	497	416	397	373	29,53	24,72	23,59	22,16	45,75
2003	1809	494	482	417	416	27,31	26,64	23,05	22,99	46,05
2004	3350	955	1153	646	596	28,51	34,42	19,28	17,79	37,07
2005	797	160	215	191	231	20,076	26,98	23,96	28,98	52,95
2006	1425	296	383	363	383	20,77	26,88	25,47	26,88	52,35
2007	809	158	247	168	236	19,53	30,53	20,77	29,17	49,94
2008	802	163	271	186	182	20,32	33,79	23,19	22,69	45,89
2009	1439	532	451	216	240	36,97	31,34	15,01	16,68	31,69
2010	2685	877	993	402	413	32,66	36,98	14,97	15,38	30,35
2011	3266	764	1163	626	713	23,39	35,61	19,17	21,83	40,99
2012	3345	721	1060	720	844	21,55	31,69	21,52	25,23	46,76
2013	3153	844	1000	643	666	26,77	31,72	20,39	21,12	41,52
2014	3052	1068	1150	349	485	34,99	37,68	11,44	15,89	27,33

Матрица кросс-корреляций Спирмена, построенная на данных таблицы 10, представлена в таблице 11.

Таблица 11

Коэффициенты корреляции Спирмена между показателями половозрастного состава и численности популяции горного суслика

	В среднем по очагу	% самок	% самцов	% молодых самок	% молодых самцов	% молодых
В среднем по очагу		0,20004	0,26851	-0,52779	-0,0931	-0,24043
% самок	0,20004		0,30615	-0,72	-0,87154	-0,87385
% самцов	0,26851	0,30615		-0,70923	-0,57923	-0,70077
% молодых самок	-0,52779	-0,72	-0,70923		0,69923	0,87
% молодых самцов	-0,0931	-0,87154	-0,57923	0,69923		0,93923
% молодых	-0,24043	-0,87385	-0,70077	0,87	0,93923	

Самцы преобладают в популяции как среди молодых, так и среди половозрелой части популяции. В целом за исследуемый период мы не выявили простых, четко выраженных связей между половозрастным составом и численностью горного суслика. Однако корреляционный анализ Спирмена, выполненный методом скользящего окна (Дубянский, 1994), показал, что популяция отреагировала на спад последовательным превышением доли взрослых самок в популяции в течение 5 лет, с 1999 по 2003 гг. ($R=0.83$, $p<0,05$) при уровнях численности, которые мы определяем, как «депрессия». Соответственно, произошло ярко выраженное увеличение доли молодых зверьков в популяции ($R= -0.9$, $p<0.05$), что привело к постепенному увеличению численности.

Из таблицы 11 следует, что регуляция структуры популяции происходит следующим образом: если в популяции увеличивается доля взрослых самок, то вновь рождается больше самцов. Численность горных сусликов коррелирует с долей молодых самок в популяции. В годы увеличения численности отмечается уменьшение доли молодых самок и наоборот.

Преобладание самцов свидетельствует о снижении потенциала роста численности популяции горного суслика в настоящее время.

При упреждении в 2 года значений половозрастной структуры популяции горного суслика и его численности наблюдается достоверная обратная корреляция с долей молодых самок ($R=0.42$, $p<0,05$).

При трех и четырех, пяти и шестилетнем лаге наблюдается прямая корреляция с долей взрослых самцов в популяции и обратная – с долей молодых самок и молодых зверьков (таблица 12).

Таблица 12

Коэффициенты корреляции Спирмена между показателями половозрастного состава и численности популяции горного суслика при 3-х летнем упреждении значений половозрастной структуры популяции горного суслика и его численностью

	В среднем по очагу	% самок	% самцов	% молодых самцов	% молодых самок	% молодых
В среднем по очагу		0,19595	0,00614	0,076388	0,010521	0,019026
% самок	0,27982		0,19028	2,65E-07	0,000135	5,09E-08
% самцов	0,55356	0,28327		0,002011	2,29E-04	1,32E-04
% молодых самцов	-0,37675	-0,85108	-0,60969		0,001155	1,25E-10
% молодых самок	-0,52257	-0,71291	-0,69554	0,63419		5,42E-08
% молодых	-0,48488	-0,874	-0,7136	0,9306	0,87318	

Структура популяции связана с численностью в последующие годы и, вероятно, оказывает на нее влияние, что позволяет использовать этот фактор в прогнозах численности этого грызуна и, соответственно, в прогнозах эпизоотической активности очага.

Межвидовые контакты. По наблюдениям П.Ф. Емельянова с соавторами (неопубликованная рукопись) и данным М.П. Тарасова и др. (1983), в местах поселений горного суслика встречаются дагестанская полевка и малая лесная мышь. Численность их невелика и не превышает 4–5% попадания на 100 ловушко-ночей. При облове нор горного суслика мы имели несколько случаев попадания в капканы лесных мышей. Эти грызуны, по-видимому, пользуются норами сусликов, потому что из 30 блох, снятых с 9 малых лесных мышей, пойманных на площадках по учету сусликов, 18 принадлежали к специфическому для горного суслика виду *C. tesquorum*. На склонах г. Бермамыт отмечен высокий уровень контакта горного суслика с предкавказским хомяком, посредством обмена блохами (Казаков и др., 2002). В окрестностях а. Хасаут нами зарегистрированы совместные поселения горного сулика с обыкновенной, гудаурской и малоазийской полевками. Здесь же регулярно отлавливались малые лесные мыши и дагестанские полевки. На большей части ареала наиболее тесные территориальные связи горного суслика имеются с водяной полевкой (Казаков и др., 2002).

Конкуренция. Исходя из литературных данных и собственных наблюдений, можно предположить, что среди грызунов у горного суслика конкурентов нет, за исключением водяной полевки. Во время

массовой вспышки численности водяной полевки, произошедшей в 1999–2000 гг., наблюдалось резкое сокращение численности и поселений горного суслика в местах их совместного обитания на фоне эпизоотии чумы в поселениях последнего (Казаков и др, 2002). В это же время зарегистрирован всплеск численности и у обыкновенной полевки. Наблюдения показали, что на фоне массового размножения водяных и обыкновенных полевок суслики совершенно не выдерживали конкуренции с ними. По наблюдениям на плато Бечасын норы полевок обоих видов повсеместно встречались вперемежку с норами горного суслика, а в ряде мест Приэльбрусья численность водяной полевки доходила до 500 экземляров на 1 га., а обыкновенной полевок от 120 до 500 (Казаков и др., 2002).

Враги. Горный суслик является объектом питания волка, лисицы, куницы, ласки, перевязки, пернатых хищников – степного орла, беркутов, могильника, обыкновенного канюка, тетеревятника. На них также могут охотиться ворон, серая ворона. Иногда на него охотится медведь, что можно видеть по раскопанным до гнезда норам.

4.3 Биология, распространение и экология других млекопитающих – носителей возбудителя чумы на Центральном Кавказе

Природно-климатические условия Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы делают возможными формирование и существование ряда различных группировок животных, в том числе мелких млекопитающих. По результатам наших исследований и при анализе доступных литературных источников в границах Центрально – Кавказского высокогорного природного очага чумы установлено обитание 46 видов наземных млекопитающих, в том числе 21 вид грызунов и 7 видов насекомоядных (таблица 13).

Таблица 13

Виды грызунов, обитающие в пределах Центрально – Кавказского высокогорного природного очага чумы

Виды грызунов	Численность вида по высотным поясам			
	горная степь	субальпийский пояс	альпийский пояс	субнивальный пояс
Обыкновенная белка Sciurus vulgaris	++			

Виды грызунов	Численность вида по высотным поясам			
	горная степь	субальпийский пояс	альпийский пояс	субнивальный пояс
Горный суслик Spermophilus musicus	+++	++++	++++	+
Соня лесная Dryomys nitedula	+++	++		
Полчок Glis glis	+			
Мышовка Штранда Sicista strandi	+	+		
Клухорская мышовка Sicista kluchorica		++		
Обыкновенный слепыш Spalax microphthalmus	+++	++		
Серый хомячок Cricetulus migratorius	+	+		
Обыкновенный хомяк Cricetus cricetus	++	+		
Предкавказский хомяк Mesocricetus raddei	++	++		
Водяная полевка Arvicola amphibius	++	++++	++	
Снеговая полёвка Chionomys nivalis	++	+++	++	
Гудаурская полевка Chionomys gud	++	+++	++	
Малоазийская полёвка Chionomys roberti	++	++		
Дагестанская полевка Microtus daghestanicus	++	+++		
Обыкновенная полевка Microtus arvalis	++++	++++	++	
Мышь – малютка Micromys minutus	+	+		
Полевая мышь Apodemus agrarius	+++			
Малая лесная мышь Sylvaemus uralensis	+++	+++	++	
Домовая мышь Mus musculus	+++	+		

Виды грызунов	Численность вида по высотным поясам			
	горная степь	субальпийский пояс	альпийский пояс	субнивальный пояс
Серая крыса Rattus norvegicus	+++	+		
Белогрудый еж Erinaceus roumanicus	+			
Кавказский крот Talpa caucasica	+++	+++		
Кавказская бурозубка Sorex satunini	+++	++	+	
Бурозубка Волнухина Sorex volnuchini	+++	++	+	
Бурозубка Радде Sorex raddei	++			
Белобрюхая белозубка Crocidura leucodon	++			
Малая белозубка Crocidura suaveolens	++			
Кутора Шелковникова Neomys teres	++	+++		

*вид двойник кустарниковой полевки. В северной части очага, а также по долинам рек возможно нахождение и кустарниковой полёвки. **вид двойник восточноевропейской полевки, населяющей равнинное Предкавказье. Возможно ее нахождение и в горах Большого Кавказа.

Примечание: ++++ виды многочисленные; +++ виды обычные; ++ виды редкие, но характерные; + виды редкие, не характерные

Второй по численности, после горного суслика, является группа полевок: водяная, дагестанская, обыкновенная и снеговые *Chionomys*. Численность некоторых видов подвержена в отдельные годы значительным колебаниям. Особенно это касается водяных полевок, у которых с периодичностью в 20–30 лет наблюдаются подъемы численности свыше 500 зверьков на один гектар [Тарасов М.М., 1992]. Несмотря на высокие пики численности и контакты с блохами горных сусликов, водяные полевки не вовлекаются в чумные эпизоотии, хотя трижды отмечались факты, в 1973, 1974 и 1981 гг., обнаружения в шерсти зверьков данного вида зараженных чумой сусликовых блох *C. golovi*.

В выловах, осуществленных сотрудниками ФКУЗ «Кабардино-Балкарская ПЧС» Роспотребнадзора с 1987 по 2015 г., помимо горного суслика, регистрировались другие виды (таблица 14).

Таблица 14

Виды и доля вылова мелких млекопитающих в Центрально-Кавказском высокогорном природном очаге чумы

№	Вид животного	Количество экземпляров	Доля в вылове (%)
1	Бурозубка Волнухина *Sorex volnuchini*	1	0,002
2	Гудаурская полевка *Chionomys gud*	5	0,012
3	Землеройка	6	0,015
4	Серая крыса *Rattus norvegicus*	15	0,036
5	Ласка *Mustela nivalis*	5	0,012
6	Соня лесная *Dryomys nitedula*	8	0,019
7	Домовая мышь *Mus musculus*	611	1,48
8	Малая лесная мышь *Sylvaemus uralensis*	205	0,50
9	Полевая мышь *Apodemus agrarius*	12	0,029
10	Водяная полевка *Arvicola amphibius*	106	0,26
11	Дагестанская полевка *Microtus daghestanicus*	6	0,015
12	Обыкновенная полевка *Microtus arvalis*	21	0,051
13	Серый хомячок *Cricetulus migratorius*	1	0,002
14	Снеговая полёвка *Chionomys nivalis*	3	0,007
15	Перевязка *Vormela peregusna*	1	0,002

ГЛАВА 5. ЭКОЛОГО-ЭПИЗООТОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА БЛОХ, ПАРАЗИТИРУЮЩИХ В ПОСЕЛЕНИЯХ ГОРНОГО СУСЛИКА

Изучением образа жизни блох, паразитирующих в поселениях горного суслика, в связи с их ролью в эпизоотиях в Центрально-Кавказском высокогорном природном очаге чумы, занимались многие исследователи. Многолетние наблюдения за переносчиками чумы в природе были дополнены экспериментами в лабораториях. В результате этого к настоящему времени в научной литературе имеются обширные сведения по распространению, образу жизни, биологии, экологии, фенологии и эпизоотологическому значению этих паразитов. Выявлены сроки наступления основных биологических явлений в жизни блох, взаимосвязь фенологии паразитов с фенологией хозяина и проявлением эпизоотического процесса в природном очаге чумы.

В поселениях горного суслика паразитируют блохи семи видов. Однако распространение этих паразитов по ареалу хозяина неравномерно. Численность имаго блох и ее сезонная динамика, экология и фенология блох, паразитирующих на отдельных участках ареала горного суслика различны, а вследствие этого различно и участие блох в эпизоотическом процессе в качестве переносчиков возбудителя чумы.

Анализ научной литературы позволил выявить основные популяционно-экологические факторы, определяющие распространение, численность, экологию и участие отдельных видов блох и их сообществ в качестве переносчиков возбудителя инфекции на территории Центрально-Кавказского высокогорного природного очага (Белявцева, 2006, 2006, Белявцева и др, 2016).

Среди абиотических факторов наиболее важными для существования блох являются природно-климатические. Влияние этих факторов осуществляется, во-первых, непосредственно на блох, и, во-вторых, через эволюционно выработанную зависимость образа жизни паразитов от образа жизни их хозяев. Климатические условия определяют ареалы паразитов, лимитируя территориями, пригодными для существования каждого вида блох, а также численность и фенологию паразитов на конкретных участках их ареалов. Основными внешними биотическими факторами, определяющими различия фенологии блох, являются популяционные особенности образа жизни хозяина – горного суслика (фенология которого также зависима от климатических условий мест обитания и существенно различается на участках поселений, расположенных в разных высотных поясах Приэльбрусья). К основным вну-

тренним экологическим факторам, определяющим возможность существования блох и особенности образа их жизни на участках ареалов хозяина с разными климатическими условиями относятся видовые особенности: питания, размножения, преимагинального развития паразитов, продолжительности жизни, приуроченности имаго к микробиотопу, специфичности паразито-хозяинных отношений.

Все перечисленные выше факторы (в комплексе) определяют особенности образа жизни блох, паразитирующих на отдельных участках поселений горного суслика в Приэльбрусье, а, следовательно, и особенности участия их в эпизоотическом процессе на территории Центрально-Кавказском высокогорном природном очаге чумы.

Следует отметить различную степень изученности образа жизни отдельных видов блох, паразитирующих на горном суслике. Значительно больший научный интерес представляют виды блох, имаго которых являются переносчиками инфекции в природных очагах чумы – *C. t. elbrusensis* и *N. s. setosa* (в восточной части очага), а также массовые виды, часто обнаруживаемые зараженными.

В отдельные годы в эпизоотический процесс в единичных случаях вовлекаются мелкие грызуны: полевки, мыши (лесные и домовые), а также блохи, собранные с них (Евченко и др. 2007; Евченко 2008; Евченко и др. 2018).

5.1 Распространение блох горного суслика по территории Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы

Условия для существования блох на выделенных участках ареала хозяина во всех высотных поясах различны.

Для иллюстрации особенностей распространения видов блох, паразитирующих в поселениях горного суслика, по территории Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы приводим анализ сбора имаго этих паразитов (1988–1990 гг.). Объем используемого для анализа материала составил более 450 тыс. экз. имаго блох всех семи видов, паразитирующих в поселениях горного суслика: *C. t. elbrusensis, N. s. setosa*, *F. semura*, *O. i. ilovaiskii*, *C. g. golovi*, *C. orientalis* и *R. li*. Сборы охватывали все основные фенологические периоды жизни сусликов и блох. При анализе только разовых (в течение года) результатов учета паразитов, не приводятся о видах блох, имаго которых существуют в природе короткий период года. К ним относятся *F. semura* и *O. i. ilovaiskii.* В популяциях этих блох имаго встречаются только весной и в начале лета, в остальное время эти паразиты представлены особями на преимагинальных стадиях развития. Некорректно могут быть оценены также виды блох, численность имаго которых в определенные периоды резко снижается (отмирание старых блох) или наоборот – возрастает (выплод молодых имаго).

Для иллюстрации различий видового состава блох, обитающих в разных частях ареала хозяина, использованы показатели доминирования (индексы доминирования – ИД) имаго отдельных видов блох в суммарных годовых сборах паразитов этой систематической группы. Блох собирали во всех элементах микробиотопа, где встречаются их имаго: в шерсти добытых сусликов, во входах в их норы и в гнездах зверьков. Исследования показали, что наиболее информативными, отражающими состав фаунистических комплексов блох на том или ином участке ареала горного суслика, являются показатели видовых индексов доминирования имаго блох в гнездах зверьков, поскольку достаточно выраженная привязанность имаго к шерсти хозяев и миграционная активностью к устьям нор характерны только для *C. t. elbrusensis.* Имаго других видов блох в шерсти хозяев и во входах в их норы практически не встречаются.

Таблица 15

Видовые индексы доминирования (ИД) имаго блох в гнездах горного суслика на территории Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы

Участки ареала горного суслика	Климатические высотные пояса	Видовые ИД имаго блох в гнездах горного суслика (в %)						
		C. t. elbrusensis	C. g. golovi	F. semura	N. s. setosa	C. orientalis	R. li	O. i. ilovaiskii
Западное Приэльбрусье	Горная степь	74,1	25,2	0,7	0	0	*	0
	Субальпийский пояс	51,4	43,7	0,5	0	0	3,5	0,9
	АльпийскТий пояс	54,3	21,1	11,5	0	0	12,0	1,1
Северно Приэльбрусье	Горная степь	76,5	18,0	4,0	0	0	0	1,5
	Субальпийский пояс	66,9	25,9	4,3	0	0	*	2,9
	Альпийский пояс	64,4	22,1	5,3	0	0	4,3	3,9
Восточное Приэльбрусье	Горная степь	64,0	8,5	4,7	18,3	4,5	0	0
	Субальпийский пояс	58,5	18,4	2,7	17,4	2,1	0,6	0,3
	Альпийский пояс	67,3	21,9	3,2	1,0	0,3	5,2	1,1
Долины рек Чегем и Черек	Горная степь	55,9	3,1	4,4	8,3	28,3	0	0
	Субальпийский пояс	65,8	20,6	3,0	3,9	6,7	0	0

***** – найдены единичные особи.

Наиболее значимыми для преимагинального развития и существования имаго блох являются гидротермические условия, причем параметры их (как оптимальные, так и минимально приемлемые для существования) различны для каждого вида паразитов (Дарская, Карандана, 1978). Вследствие этого вышеперечисленные виды блох распространены по территории очага неравномерно (Акиев и др. 1972; Лабунец и др., 1974; Дятлов, и др., 2001; Белявцева, и др., 2007; Белявцева, и др., 2012; Белявцева, и др., 2018). При этом ареалы отдельных видов паразитов могут как совпадать с ареалом хозяина, так и существенно от него отличаться, а численность блох на участках с разными условиями для существования – значительно колебаться, что соответственно находит отражение в показателях среднегодовых видовых индексов доминирования в гнездах горных сусликов (таблица 15).

По всему ареалу горного суслика обитают блохи только трех видов: *C. t. elbrusensis, C. g. golovi* и *F. semura*. Остальные – на участках, с приемлемыми для них климатическими условиями.

Такие специфические паразиты суслика как: *C. t. elbrusensis, N. s. setosa, F. semura* и *O. i. ilovaiskii* (размножение которых в природе отмечено только в его гнездах) – строго привязаны не только к ареалу хозяина, но и к границам его поселений.

Основной переносчик возбудителя чумы в очаге – *C. t. elbrusensis* доминирует по всему ареалу хозяина. Связано это с достаточно широким диапазоном гидротермических условий, пригодных как для метаморфоза (Дарская, Карандана, 1978), так и существования имаго этого паразита. В гнездах сусликов доля имаго этого вида составляла 51,4–76,5 % (таблица). Вследствие достаточно выраженной у имаго *C. t. elbrusensis* приуроченности к шерсти хозяина и характерной для паразита миграционной активности, эти паразиты доминируют в сборах блох из шерсти сусликов и из входов в их норы. По ареалу горного суслика эти показатели колеблются от 79,3 до 98,0 %, и от 75,0 до 93,4 %, соответственно (Белявцева, и др., 2007).

Для таких видов как: *N. s. setosa, C. g. golovi* и *C. orientalis* характерна выраженная привязанность имаго к гнездам хозяев (где они практически все и сосредоточены), в шерсти сусликов и во входах в их норы они единичны.

На сусликах и на полевках паразитируют (при этом и размножаясь в природе в гнездах обоих хозяев) *C. g. golovi* и *C. orientalis*. Поэтому блохи этих видов не так строго привязаны к границам поселений сусликов. На непригодных для сусликов, смежных с поселениями этих грызунов участках, занятых полевками, эти паразиты нередко встречаются в их гнездах. Видовые особенности биологии *C. g. golovi* и *C. orientalis* лимитируют распространение их на территориях с приемлемыми для них климатическими условиями, а также регулируют численность паразитов, что находит отражение в значительных различиях индексов доминирования блох этих видов в отдельных частях их ареалов.

Показатели доминирования имаго *C. g. golovi* в гнездах хозяев (влаголюбивого паразита, а поэтому редкого в Предкавказье, но обитающего по всему ареалу горного суслика в Приэльбрусье), заметно повышаются по территории очага (с повышением влажности) с востока на запад. Различны они и в разных высотных поясах, такая тенденция отмечена на всех участках горного суслика. Наиболее высокий показатель доминирования *C. g. golovi* в гнездах хозяев (ИД – 43,7) отмечен в субальпийском поясе Западного Приэльбрусья, где во второй половине лета сочетание показателей гидротермических условий наиболее благоприятны для развития особей, находящихся на преимагинальных стадиях развития.

Ареалы *N. s. setosa* и *C. orientalis* ограничены восточной частью ареала горного суслика. Причем и здесь они встречаются в поселениях зверьков, расположенных не выше 2500 и 2000 м над уровнем моря (соответственно). Суровый климат альпийского пояса стал для них преградой при расселении в Западном Приэльбрусье.

На участках поселений горного суслика, расположенных в горной степи и субальпийском поясе Восточного Приэльбрусья, там, где индексы доминирования имаго *N. s. setosa* в гнездах сусликов наиболее высокие (18,3 % и 17,4 % соответственно), этот паразит принимает участие в эпизоотическом процессе в качестве дополнительного переносчика возбудителя чумы.

По всему ареалу горного суслика паразитирует *F. semura,* вследствие малочисленности индексы доминирования этого паразита невысоки (таблица 16). Блохи более влаголюбивого вида – *O. i. ilovaiskii* (также малочисленного по всему ареалу) встречаются в поселениях хозяина в субальпийском и альпийском поясах, кроме наиболее засушливого Чегем-Черекского участка. Имаго *F. semura*, и *O. i. ilovaiskii* существуют короткий период года (весной и в начале лета). Наиболее высокие показатели численности имаго этих паразитов отмечены после выхода сусликов из спячки. В этот период (в случае обострения эпизоотической ситуации) они могут стать случайными переносчиками возбудителя чумы. Блохи реликтового вида – *R. li* встречаются только в высокогорьях При-

эльбрусья (в основном в альпийском поясе), где в период эпизоотий они также могут принимать участие в эпизоотическом процессе.

Таким образом, фаунистические комплексы блох в разных частях Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы отличаются и формируются из видов, способных к существованию в климатических условиях конкретного участка ареала хозяина. Имаго основного переносчика возбудителя чумы – блох *C. t. elbrusensis* доминируют по всей территории очага. Вместе с этим видовой состав паразитов, способных принимать участие в эпизоотическом процессе в качестве дополнительного (*N. s. setosa*), и случайных (*F. semura*, *O. i. ilovaiskii* и *R. li*) переносчиков возбудителя чумы может быть различен.

5.2 Эколого-эпизоотологическая характеристика основного переносчика возбудителя чумы на территории Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы – блохи Citellophilus tesquorum elbrusensis (Goncharov, 2011)

Паразиты сусликов блохи *C. tesquorum* распространены от Украины до Китая, и по ареалу они образуют несколько подвидов (Иофф, 1936). На Северном Кавказе в поселениях сусликов паразитирует два подвида блох *C. tesquorum*. В Восточном Предкавказье, на малом суслике – *C. t. ciscaucasicus* Ioff, 1936; в поселениях горного суслика в Приэльбрусье – *C. t. elbrusensis* (Goncharov, 2011), (Гончаров, 2011). Ареал его полностью совпадает с ареалом хозяина (Котти 2014; Белявцева и др. 2018). В популяциях *C. tesquorum* и в Предкавказье, и в Приэльбрусье в течение года завершают развитие особи двух массовых генераций (Белявцева, 2004; 2012).

Благодаря более длительному периоду активной жизни сусликов в горах, чем на равнине (где суслику характерна летне-осенняя спячка), большей привязанности зверьков к норам и гнездам, уровень обилия блох в поселениях горного суслика (особенно в высокогорьях) очень высок (Лабунец с соавт., 1974; Лабунец, Карандина, 1975; Никульшин, 1979, 1980; Никульшин с соавт., 1984; Белявцева, 1999, 2009).

Выход из коконов молодых имаго *C. t. elbrusensis* как 1-ой, так и 2-ой генераций в горах более растянут (Белявцева, 2004; 2012), чем на равнине, а сроки его наступления зависят от высотного пояса. На участках горной степи в выводковых гнездах сусликов в июне отмечен выход из коконов имаго блох 1-ой генерации, в других гнездах он растянут с июля до августа. В субальпийском поясе: в первой половине

июля – в выводковых гнездах и со второй половины июля – в гнездах других категорий. В зоне альпийских лугов: во второй половине июля – в выводковых гнездах и в августе – в гнездах других категорий.

К сентябрю в горной степи из яиц, отложенных самками 1-ой генерации, заканчивают метаморфоз блохи 2-ой генерации, большая часть которых выходит из коконов и приступает к питанию на сусликах до их залегания в спячку, но в размножение молодые блохи, как правило, не включаются. В поселениях сусликов, расположенных в субальпийском поясе, метаморфоз большинства особей 2-ой генерации *C. t. elbrusensis* заканчивается в середине сентября; в альпийском – к началу октября. Часть блох 2-ой генерации выходит из коконов осенью, остальные (позже завершившие преимагинальное развитие) зимуют на стадии «имаго в коконе», выплаживаются они весной, после выхода сусликов из зимней спячки.

В количественном отношении 2-я генерация *C. t. elbrusensis* обитающих в субальпийском и альпийском поясах Приэльбрусья более многочисленна, чем 1-я, в Предкавказье – наоборот. Вследствие этого в субальпийском и альпийском поясах наиболее высокие индексы обилия имаго *C. t. elbrusensis* в гнездах сусликов и на зверьках отмечены осенью, перед залеганием сусликов в спячку, и весной, сразу после выхода из нее. В горной степи значительных сезонных колебаний численности имаго *C. t. elbrusensis* не наблюдается (Никульшин, 1979, 1980; Никульшин с соавт., 1984; Белявцева, 1999; Дятлов с соавт. 2001). В горах у *C. t. elbrusensis* резкой смены генераций, характерной этим паразитам на равнине, не наблюдается, длительное время существуют имаго обоих поколений.

На территории Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы *C. t. elbrusensis* является основным (причем на большей части очага и единственным) переносчиком возбудителя инфекции (*N. s. setosa* – дополнительный переносчик, только в восточной части очага). Возможно, это благодаря высокой численности *C. t. elbrusensis* на всей территории очага чумы, и тому, что значительная часть имаго в горах переживает зиму питавшимися, т. е. потенциально зараженными. Среди них особи двух генераций: старые блохи 1-ой генерации и молодые имаго 2-ой генерации, вышедшие из коконов осенью, до залегания сусликов в спячку (часть из них приступают к питанию на активном хозяине в период затухания эпизоотий среди сусликов).

В экспериментах при температуре 18–20° С образование блока преджелудка отмечено у 23 % зараженных чумой *C. t. elbrusensis*, паразитирующих в Приэльбрусье. При температуре 13° С этот феномен наблюдается в 35 %. Зараженные блохи способны длительно (около года) хранить возбудителя чумы в своем организме и передавать его здоровым животным (Осипова С.П., 1974; Осипова С.П. с соавт., 1978).

Высокая трофическая активность имаго *C. t. elbrusensis* способствует заражению большого числа особей при питании блох на больном чумой суслике. Достаточно выраженная приуроченность паразитов к шерсти хозяев (Иофф, 1941) – широкому разносу зараженных переносчиков чумы по территории поселений сусликов (особенно в период расселения молодых зверьков, когда миграционная активность их повышается), что ведет к возникновению и распространению эпизоотий (Белявцева, Брюханова, 2002, Белявцева, 2009; Белявцева и др, 2009; Белявцева и др. 2016).

5.3 Эколого-эпизоотологическая характеристика второстепенного и случайных переносчиков возбудителя чумы на территории Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы, других видов блох горного суслика Neopsylla setosa setosa (Wagn., 1898)

Специфические паразиты сусликов, блохи *N. setosa* распространены в степях и полупустынях от Румынии, Болгарии, Турции на западе до Тянь-Шаня и Джунгарии на востоке, где образуют несколько подвидов, два из которых обитают на Кавказе. В Восточном Предкавказье (в поселениях малого суслика) и в восточной части ареала горного суслика (в Баксанской, Чегемской и Черекской долинах) паразитируют блохи номинативного подвида – *Neopsylla setosa setosa* (Котти 2014; Белявцева и др. 2018).

Типичный представитель «блох гнезда» [Иофф, 1941] *N. s. setosa* является массовым паразитом сусликов, однако количественные показатели обилия имаго блох этого вида и фенология этого паразита неодинаковы в разных частях ареалов его хозяев.

Паразит сусликов блоха *N. s. setosa* (совместно с *C. t. ciscaucasicus*) – основной переносчик возбудителя чумы в поселениях малого суслика на территории природных очагов Восточного Предкавказья. На территории Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы имаго *N. setosa* в качестве дополнительного переносчика принимают участие в эпизоотическом процессе в Восточном Приэльбрусье.

При паразитировании на горном суслике в популяциях *N. setosa* (также, как и в Предкавказье) в течение года завершают метаморфоз особи одной массовой и одной дополнительной генераций. В связи с отсутствием у горного суслика летне-осенней спячки у блох отмечена растянутость срока размножения, а вместе с этим и периода преимагинального развития особей дочерней генерации. На участках горной степи значительная часть молодых имаго (раньше завершивших метаморфоз) выходит из коконов и паразитирует на сусликах до залегания зверьков в спячку. До сентября эти блохи принимают участие и в размножении, давая начало 2-ой дополнительной генерации, значительно большей, чем на равнине, а также в эпизоотическом процессе, пик активности которого приходится на это время. Часть имаго *N. setosa* переживает зиму питавшимися. Они – хранители возбудителя чумы в течение зимнего периода. Имаго, вышедшие из коконов позже, питаются, однако в размножение не включаются. Остальные особи, закончившие развитие в период с октября по ноябрь, зимуют в коконах. В поселениях горных сусликов расположенных выше (в субальпийском поясе), большинство имаго *N. setosa*, как и на равнине, зимуют в коконах и выходят из них весной следующего года. Продолжительность жизни имаго *N. setosa* в горах больше, чем на равнине; а вследствие постепенного замещения старых отмирающих имаго молодыми особями дополнительной генерации в популяциях блох этого вида, обитающих в Восточном Приэльбрусье, отсутствует заметная депрессия численности имаго, характерная для блох, обитающих в Восточном Предкавказье (Никульшин, 1980; Шинкарева с соавт., 1994; Белявцева, 2006, 2009)

Наряду с *C. t. ciscaucasicus*, имаго блох *N. s. setosa* являются переносчиками чумы в поселениях сусликов в природных очагах этой инфекции. В.С. Ващенок (1988), давая оценку способности имаго *N. s. setosa* к заражению, блокообразованию, хранению и трансмиссии возбудителя чумы, относит их к высокоактивным переносчикам, в то время как *C. t. ciscaucasicus* – к активным.

В опытах при температуре от 16° С до 22° С и подкормке блох один раз в 3–5 суток доля имаго *N. s. setosa* с блоком преджелудка колебалось от 35,8 % до 87,5 %, но в большинстве случаев она составляла 53–75%. При температуре 23–24° С процент блокированных особей сокращался в 2–4,6 раза. Отмечено, что с увеличением или уменьшением срока пребывания зараженных блох с хозяином соответственно повышается или снижается доля особей с блоком преджелудка. Сроки блокообра-

зования у имаго *N. s. setosa* растянуты от 3 до 110 дней, максимальная продолжительность хранения микроба чумы в имаго в эксперименте составила 142 дня (Губарева с соавт., 1976, Дятлов с соавт., 2001).

В Приэльбрусье блохи *N. s. setosa* в качестве дополнительного переносчика принимают участие в эпизоотическом процессе только в восточной части Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы, там, где они встречаются (Дятлов и др., 2001; Моногр. 2018; Белявцева и др. 2016).

Frontopsylla (Scalonola) semura Wagn. et Ioff, 1926

Паразитирующие на сусликах блохи *F. semura* распространены от Украины до Центрального Казахстана. На Северном Кавказе блохи этого вида в небольшом количестве встречается на равнине, в предгорьях и в горах Центрального Кавказа, по ареалам малого и горного сусликов. По ряду морфологических признаков блохи *F. semura* выделенны в отдельный подрод – *Scalonola*, с единственным видом (Гончаров, 1997).

В поселениях горного суслика имаго блох этого вида встречаются в небольшом количестве весной и в начале лета (единичные особи до осени) (Акиев с соавт., 1972; Лабунец с соавт., 1974; Белявцева, Брюханова, 2000, 2002; Белявцева,и др., 2018). По степени приуроченности имаго к микробиотопу *F. semura* относятся к промежуточной группе между «блохами шерсти» и «блохами гнезда» (Иофф, 1941), паразиты присутствуют как в гнездах сусликов, так и на зверьках.

В течение года в Приэльбрусье, так и в Предкавказье в популяциях *F. semura* завершют развитие особи одной генерации.

Наиболее высокие показатели обилия имаго этих блох отмечены весной, сразу после пробуждения горного сусликов от зимней спячки. Популяция *F. semura* в это время представлена молодыми имаго, вышедшими из коконов с активизацией зверьков. Блохи, приступив к паразитированию, быстро включаются в размножение (в обитаемых гнездах – до 98 % самок с увеличенными ооцитами). Происходит быстрое старение имаго. В Приэльбрусье (субальпийский пояс) имаго *F. semura* выходит из коконов в апреле, в июне около 60 % самок – особи старших возрастных групп, к августу они отмирают (Белявцева, Брюханова, 2000, 2002; Белявцева и др., 2018). Продолжительность жизни имаго *F. semura* в Приэльбрусье дольше.

Преимагинальное развитие блох нового поколения из яиц, отложенных самками отмершей генерации, заканчивается осенью. В природе выплод молодых имаго происходит весной, после пробуждения сусликов.

Эпизоотологическое значение *F. semura* изучено недостаточно. Весной, когда численность имаго блох этого вида наиболее высокая, при проведении эпизоотологического обследования энзоотичных по чуме территорий Приэльбрусья неоднократно обнаруживали имаго *F. semura* зараженных возбудителем чумы.

Экспериментальные исследования показали, что небольшое число зараженных чумой имаго *F. semura* способны к блокообразованию (1,8 % зараженных особей) и к передаче возбудителя инфекции здоровым животным. Образование чумного блока преджелудка наблюдали при температуре 17,5° С и подкормке зараженных имаго *F. semura* раз в 3–5 дней. Зараженные блохи способны прожить более трех месяцев (до 101 дня), однако блокированные особи жили очень недолго (3 и 5 дней) (Флегонтова, 1951). В эксперименте оказалась возможной передача инфекции и зараженными чумой, но не образовавшими блок преджелудка блохами *F. semura* (Князева, Величко, 1990). Учитывая, что имаго *F. semura* в природе встречаются только весной, роль блох этого вида в хранении инфекции мала. Однако в случае возникновения в поселениях горного суслика эпизоотии в весенний период, когда численность имаго *F. semura* наиболее высока, они видимо могут принимать участие в эпизоотическом процессе (Белявцева и др. 2016; Белявцева и др. 2018).

Oropsylla idahoensis ilovaiskii (Wagn. et Ioff, 1926)

Блоха *O. idahoensis* – специфический паразит сусликов. Блохи номинативного подвида *O. i. idahoensis* Baker,1904 обитают в Северной Америке, а *O. i. ilovaiskii* распространены от Украины до Китая. На Центральном Кавказе *O. i. ilovaiskii* паразитирует в поселениях горного суслика на высотах от 1800 до 3000 м над уровнем моря, кроме Чегемского и Черекского ущелий (Лабунец с соавт., 1974; Гончаров, 1978; Лабунец с соавт., 1980; Дятлов с соавт., 2001; Белявцева, 1999, 2018; Белявцева, Брюханова, 2002).

Ввиду малочисленности *O. i. ilovaiskii*, сведений по биологии блох этого вида в литературе мало. По степени приуроченности имаго к микробиотопу *O. i. Ilovaiskii,* также как и *C. t. ciscaucasicus* и *F. semura* относятся к промежуточной группе между «блохами шерсти» и «блохами гнезда» (Иофф, 1941), паразиты присутствуют как в гнездах сусликов, так и на зверьках.

В течение года в Приэльбрусье, так и в Предкавказье в популяциях *O. i. ilovaiskii* завершют развитие особи одной генерации.

Наиболее высокие индексы обилия имаго отмечены сразу после выхода сусликов из зимней спячки. Популяция *O. i. ilovaiskii* в это вре-

мя представлена молодыми имаго, вышедшими из коконов с активизацией зверьков. Блохи приступают к паразитированию и включаются в размножение. Блохи быстро стареют и отмирают.

Из яиц, отложенных самками, к концу лета заканчивают метаморфоз имаго нового, дочернего поколения. В природе они остаются в коконах до весны следующего года. Срок метаморфоза у *O. i. ilovaiskii* короче, чем у *F. semura*, однако в природе выплод имаго этих видов блох отмечен в одно и то же время, после пробуждения хозяев-сусликов. В горах срок жизни имаго *O. i. ilovaiskii* больше, единичные особи встречаются в течение всего лета (Лабунец соавт., 1980; Белявцева, Брюханова, 2002, Белявцева и др. 2016; Белявцева, 2018).

Эпизоотологическая роль *O. i. ilovaiskii* невелика, т.к. имаго блох этого вида существуют в природе короткий отрезок времени (весной) при минимальной численности. Тем не менее, экспериментальные исследования показали, что при заражении чумой единичные особи *O. i. ilovaiskii* способны к блокообразованию и передаче инфекции здоровым животным (Мокриевич с соавт., 1983).

Ctenophthalmus (Medioctenophthalmus) golovi golovi Ioff et Tifl., 1930

Паразитирующие на полевках и сусликах блохи *C. golovi* распространены на юго-востоке Российской Федерации, найдены в Киргизии, Пакистане, республиках Закавказья. На Кавказе обитают три известных подвида *C. golovi*, два из них – на территории Северного Кавказа. На горных сусликах в Приэльбрусье паразитируют блохи номинативного подвида – *C. g. golovi* (Котти, 2014).

По степени приуроченности имаго к микробиотопу *C. g. golovi* является характерным представителем «блох гнезда» (Иофф, 1941). Наиболее высокие показатели численности и доминирования имаго этих паразитов отмечены в гнездах хозяев в субальпийском и альпийском поясах Западного Приэльбрусья, особенно осенью, перед залеганием сусликов в спячку и весной, после их активизации. Доля имаго *C. g. golovi* в это время в гнездах хозяев здесь достигает 70 % и 50 % (среди имаго блох всех видов), а на сусликах – 15 % и 5 % (соответственно) (Акиев с соавт., 1972; Лабунец с соавт.,1974; Никульшин, 1980; Дятлов с соавт., 2001; Белявцева, 1999; Белявцева, Артюшина, 2004, Белявцева с соавт., 2007).

В популяциях *C. g. golovi*, паразитирующих в поселениях горного суслика, течение года завершают развитие особи двух массовых генераций (Белявцева, 1999; Белявцева, Артюшина, 2004; Белявцева с соавт., 2007, Белявцева, 2012).

Количественные показатели обилия имаго *C. g. golovi* по сезонам изменяются следующим образом. В пределах всех высотных поясов самые высокие индексы обилия наблюдаются осенью, перед залеганием сусликов в спячку, и весной, сразу после выхода из нее (Никульшин, 1979, 1979, 1980; Белявцева, Артюшина, 2004).

Весной, после активизации сусликов, в популяциях *C. g. golovi* большинство имаго – это молодые особи 2-ой генерации, зимовавшие на стадии имаго и «имаго в коконе» и небольшое количество старых блох 1-ой генерации.

В гнездах с зимующим хозяином холодный период года переживают и личинки *C. g. golovi* (старших возрастов), весной они продолжают развитие. Блохи приступают к питанию и размножению, причем раньше и более активно, чем *C. t. ciscaucasicus* и *N. s. setosa*. Имаго стареют и отмирают, индексы обилия имаго понижаются в 1,5–2 раза. Основная часть популяции *C. g. golovi* к концу мая – началу июня представлена особями, находящимися на разных стадиях преимагинального развития.

Выход из коконов молодых имаго 1-ой генерации отмечен со второй половины июля – начала августа (в разных высотных поясах). Молодые блохи включаются в размножение, из яиц, отложенных ими, в сентябре завершают развитие особи 2-ой генерации. Часть молодых имаго в горной степи и субальпийском поясе выходит из коконов еще до залегания сусликов в спячку (Белявцева, 1999; Белявцева, Артюшина, 2004; Белявцева с соавт., 2007, Белявцева, 2012)..

Алиментарная и генеративная активность имаго в сентябре невысока, однако в гнездах, где суслики постоянно обитают в это время, молодые имаго паразитируют и размножаются до залегания хозяев спячку. Часть имаго 2-ой генерации, позже завершивших метаморфоз, остаются в коконах до весны (в альпийском поясе – большая) (Никульшин, 1979). Вследствие длительного периода активной жизни сусликов в горах резкой смены генераций у *C. g. golovi* не наблюдается, некоторое время паразитируют особи разных генераций, а сроки выхода из коконов молодых блох (конца 1-ой и начала 2-ой генераций) накладываются друг на друга (Белявцева, 1999; 2007; Белявцева, Артюшина, 2004).

Экспериментальные исследования показали, что доля зараженных особей при кормлении имаго *C. g. golovi* на агонирующей, больной чумой белой мыши составляет 90–100% (Осипова, Брюханова, 1980). Однако в дальнейшем образования блока преджелудка у зараженных имаго *C. g.*

golovi и передачу возбудителя чумы здоровым белым мышам осуществить не удалось. Тем не менее, на территории Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы от имаго *C. g. golovi* неоднократно выделяли культуры возбудителя этой болезни (Дятлов с соавт., 2001). Учитывая многочисленность блох этого вида на Центральном Кавказе (особенно в Западном Приэльбрусье), следует отметить целесообразность бактериологического исследования имаго блох этого вида с целью выявления эпизоотийных территорий в очаге (Никульшин, 1979; Белявцева, 1999; 2007; Дятлов с соавт., 2001; Белявцева, Артюшина, 2004, Белявцева и др. 2016).

Ctenophthalmus (Euctenophthalmus) orientalis Wagn., 1898

Ареал блохи блохи *C. orientalis*, паразита сусликов (европейского, крапчатого, малого и горного), полевок и других мелких грызунов, обитающих в степных и лесостепных ландшафтах, простирается от стран Центральной Европы (на западе) до Оренбургской и Уральской областей (на востоке).

На Северном Кавказе *C. orientalis* – обычный паразит многих видов грызунов, в том числе сусликов. В Приэльбрусье *C. orientalis* обитают только в восточной части ареала горного суслика (в Черек-Безенгийском, Чегемском и Баксанском ущельях), в двух высотных поясах: горной степи и субальпийском поясе (до высоты 2000 м над уровнем моря) (Дятлов с соавт., 2001; Хажнагоева с соавт., 2004; Белявцева и др. 2007; Белявцева и др. 2018).

При паразитировании на незимоспящих грызунах (полевках) самки *C. orientalis* размножаются в течение всего теплого периода года, при этом не менее 4-х генераций успевают полностью завершить свое развитие (Брюханова с соавт., 1978).

Для малого суслика в Предкавказье, кроме зимней спячки, характерна и летне-осенняя спячка. На спящем суслике *C. orientalis* не размножаются (Брюханова, 1973). Видовые особенности фенологии хозяина – малого суслика – значительно сокращают период размножения паразита. До залегания сусликов в летне-осеннюю спячку блохи размножаются, стареют и к лету почти полностью отмирают, в популяциях отмечается депрессия численности имаго. Окончание метаморфоза большинства особей дочерней генерации приходится на период летне-осенней спячки сусликов, из коконов они выходят весной. Таким образом, в Предкавказье при паразитировании *C. orientalis* на малом суслике особи только одной генерации успевают завершить развитие в течение года.

При паразитировании на горном суслике в популяциях *C. orientalis* в течение года завершают метаморфоз особи одной массовой и одной дополнительной генераций. Наблюдения показали (Хажнагоева с соавт., 2004, Белявцева с соавт., 2008; 2017), что сезонная динамика численности имаго *C. orientalis,* паразитирующих в поселениях горного суслика в двух высотных поясах Баксанской долины, имеет значительные отличия от таковой, наблюдаемой в Предкавказье. В Приэльбрусье у горного суслика отсутствует летне-осенняя спячка (характерная для малого суслика), зверьки в горах активны с апреля по сентябрь. Вследствие этого период размножения *C. orientalis* более продолжителен, чем в Предкавказье. Средние показатели обилия (ИО) имаго блох в гнездах хозяев колеблются в пределах от 1,1 до 3,6 (в обоих высотных поясах). На сусликах и во входах нор блохи единичны.

Заметных сезонных изменений численности имаго от весны до осени не выявлено, отсутствует летняя депрессия численности имаго, характерная блохам, паразитирующим на малом суслике в Предкавказье. Отмечено даже некоторое повышение численности имаго в августе-сентябре, свидетельствующее о том, что часть молодых блох, закончив преимагинальное развитие, выходит в это время из коконов, замещая собой в популяции старых блох родительской генерации. Подтверждением этому служат наблюдения за динамиками возрастного состава имаго в популяции паразита.

Молодые блохи, вышедшие из коконов до сентября, приступают к размножению. Из яиц, отложенных самками 1-ой генерации, развиваются особи небольшой по численности дополнительной (2-ой) генерации. Особи дополнительной (2-ой) генерации завершают метаморфоз после залегания сусликов в спячку. Зимуют они и особи 1-ой генерации, поздно закончившие свое развитие, на стадии «имаго в коконе», из коконов выходят весной с активизацией хозяина.

Экспериментальные исследования показали, что при кормлении имаго блох *C. orientalis* на агонирующей белой мыши, зараженной чумой, блохи легко заражаются, но образования блока преджелудка у них не происходит, однако в единичных случаях (при содержании зараженных имаго *C. orientalis* при температуре 13° С), они могут передавать инфекцию здоровым животным (Осипова, Брюханова, 1980). Таким образом, имаго *C. orientalis* могут быть только случайными переносчиками возбудителя чумы (Белявцева и др., 2016).

Rhadinopsylla (Ralipsylla) li Arg., 1941

Паразитирующие на горном суслике блохи *R. li* в небольшом количестве обнаружены только в высокогорьях (от Баксанского ущелья на востоке до верховьев реки Кубань и ее притоков на западе). Приэльбрусские *R. li* – реликтовые блохи центрально-азиатского происхождения, морфологически они наиболее близки к номинативному подвиду *R. li*, паразитирующему на длиннохвостом суслике на Алтае (Лабунец с соавт., 1974; Дятлов с соавт., 2001). Экология и эпизоотологическое значение блох этого вида практически не изучены.

На территории Центрально-Кавказского природного высокогорного очага чумы от имаго *R. li* неоднократно выделяли штаммы возбудителя чумы (Сырвачева с соавт., 1987), однако ввиду малочисленности блох и ограниченности их ареала эпизоотологическое значение *R. li* в очаге невелико. Вместе с этим следует отметить, что в природных очагах чумы Средней Азии и Сибири доказано участие в эпизоотическом процессе *R. li* (других подвидов). Так, в природных очагах чумы на Тянь-Шане имаго *R. l. ventricosa* способны к длительному хранению возбудителя чумы в своем организме (Шарец с соавт., 1958; Шварц с соавт, 1961). В Тувинском природном очаге чумы имаго *R. l. transbaikalica* способны к заражению, образованию блока преджелудка (4,7% особей на 15–24 сутки содержания их при температуре 7–8° С при подкормке один раз в три дня) и к передаче возбудителя чумы длиннохвостому суслику (Базанова, Вержутский, 2001). Дальнейшие исследования помогут уточнить роль блох этого вида в эпизоотическом процессе в высокогорьях Центрального Кавказа, особенно в Западном Приэльбрусье, где отсутствует дополнительный переносчик – блохи *N. s. setosa*, а индексы обилия имаго *R. li* в гнездах сусликов в альпийском поясе достаточно велики (от 1 до 37) (Сырвачева с соавт., 1987).

5.4 Роль отдельных видов блох горного суслика в поддержании эпизоотического процесса на территории Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы

Различия климатических условий в местах обитания блох, в совокупности с видовыми возможностями паразитов к существованию в этих условиях определяют различия фенологии паразитов (Белявцева, 2006). Вследствие этого в популяциях блох, обитающих в разных

частях ареалов хозяев, сроки наступления основных фенологических явлений, а также показатели сезонных динамик: численности имаго и гонотрофической активности паразитов; возрастного состава (имаго и преимагинальных фаз) – существенно отличаются. Различно и участие блох в эпизоотическом процессе в качестве переносчиков возбудителя чумы на отдельных участках очаговой территории в Приэльбрусье [2, 4, 5, 6]. (Дятлов и др. 2001; Белявцева и др., 2016; Белявцева и др., 2016; Белявцева и др., 2018)

Объективная оценка эпизоотической ситуации на территории Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы невозможна без регулярных наблюдений за эколого-эпизоотическим состоянием популяций блох на всех участках энзоотичной территории (Белявцева и др., 2016; Белявцева и др., 2018).

Роль отдельных видов блох в поддержании эпизоотического процесса в природном очаге чумы оценивается по совокупности сведений, полученных при изучении образа жизни паразитов в природе, дополнив их результатами экспериментов в лаборатории. Наиболее значимыми показателями являются:

– способность имаго блох к заражению, хранению возбудителя чумы и передаче его здоровым зверькам;

– обитание вида в зоне природной очаговости чумы и паразитирование на основных ее носителях;

– наличие имаго блох в популяции в течение всего года;

– достаточно большая продолжительность жизни имаго;

– достаточно высокий уровень численности имаго блох в периоды повышения эпизоотической активности в очаге.

Исходя из вышеперечисленных показателей только один вид блох (из семи, паразитирующих на горном суслике – основном носителе возбудителя чумы в очаге) – *C. t. elbrusensis* полностью отвечает критериям основного переносчика возбудителя чумы (Моногр. Природные очаги Кавказа, Прикаспия, Средней Азии и Сибири, 2004) на территории Центрально-Кавказского высокогорного природного очага.

В силу способности имаго блох этого вида к заражению, хранению возбудителя чумы и передаче его здоровым зверькам, особенностей распространения по ареалу хозяина, годового жизненного цикла, сезонных динамик численности и гонотрофической активности имаго, *C. t. elbrusensis* способен самостоятельно, без участия других переносчиков, обеспечить постоянную циркуляцию возбудителя в очаге.

Специфический паразит горного суслика *C. t. elbrusensis* обитает по всему ареалу хозяина, связано это с достаточно широким диапазоном гидротермических условий, пригодных как для метаморфоза (Дарская, Карандина, 1978), так и для существования имаго этого паразита.

По всему ареалу хозяина *C. t. elbrusensis* доминирует среди блох других видов. В гнездах зверьков их доля среди имаго блох всех видов составляет 51,4–76,5 % (Белявцева и др., 2007; Белявцева и др., 2018). Вследствие достаточно выраженной у имаго *C. t. elbrusensis* приуроченности к шерсти хозяина высока их доля в сборах из шерсти сусликов (от 79,3 до 98,0 %) (Белявцева и др., 2007), что определяет ведущее значение блох этого вида в разносе инфекции по территории очага. Для имаго *C. t. elbrusensis* характерна миграционная активность по ходам нор, среди блох всех видов, собранных во входах в норы сусликов, их доля составляет от 75,0 до 93,4 % (Белявцева и др., 2007).

Экспериментально доказана для имаго этого паразита способность к образованию блока «преджелудка» (до 23–35 % зараженных особей) и передачи ими возбудителя чумы здоровым животным (Осипова и др., 1978).

Изучение годового цикла *C. t. elbrusensis* показало, что имаго существуют круглогодично (Никульшин, 1980; Белявцева, 1999). Выход из коконов молодых блох первой генерации (для которых характерна высокая алиментарная активность) совпадает с началом периода повышения эпизоотической активности в очаге (Дятлов и др., 2001; Никульшин, 1980; Белявцева и др., 2018). Особи второй (массовой) генерации выходят из коконов и приступают к паразитированию в период подготовки зверьками гнезд к зимней спячке. Зараженные при питании на больных сусликах, они (и старые особи первой генерации) являются хранителями возбудителя чумы в течение зимнего межэпизоотического периода (Дятлов и др., 2001; Никульшин, 1980; Белявцева и др., 2018).

Критериям для второстепенного (в Восточном Приэльбрусье) переносчика возбудителя чумы (Моногр. Природные очаги Кавказа, Прикаспия, Средней Азии и Сибири, 2004) на территории Центрально-Кавказского высокогорного природного очага соответствует *N. s. setosa*.

Оценивая способность имаго этого паразита к заражению возбудителем чумы, хранению и передаче его здоровым зверькам, В.С. Ващенок (Ващенок, 1988) относит блох *N. s. setosa* к категории высокоактивных переносчиков (в то время как *C. tesquorum* – к категории активных переносчиков). Экспериментально доказано, что от 35,8 до 87,5 % зараженных возбудителем чумы имаго блох этого вида образуют блок

«преджелудка» (Губарева и др., 1976). Однако по причине ограниченности ареала *N. s. setosa* (обитающего только в восточной части ареала хозяина), блохи этого вида не способны самостоятельно (без основного переносчика – блох *C. t. elbrusensis*) обеспечить поддержание эпизоотического процесса на всей территории Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы. Вместе с этим в горной степи и субальпийском поясе Восточного Приэльбрусья в гнездах хозяев доля имаго *N. s. setosa* среди блох всех видов достаточно высока и составляет 18,3–17,4 % (соответственно) (Дятлов и др., 2001; Белявцева и др., 2007; Белявцева и др., 2018). На этой территории блохи *N. s. setosa* относительно регулярно вовлекаются в эпизоотический процесс в качестве второстепенного (дополнительного) переносчика (Дятлов и др., 2001; Белявцева и др., 2016; Белявцева и др., 2018).

Для имаго *N. s. setosa* характерна выраженная привязанность к гнездам хозяев (где они практически все и сосредоточены), в шерсти сусликов и во входах в их норы они единичны. Вследствие этого наиболее значима роль *N. s. setosa* в поддержании микроочаговости чумы, когда питавшиеся на больном суслике (на хозяине норы или на забежавшем в нее зверьке) зараженные блохи не разносятся по поселению, а остаются в гнезде, где произошло их инфицирование, создавая тем самым риск заражения для забегающих в эту нору здоровых сусликов (Белявцева и др., 2016; Белявцева и др., 2018). Однако роль в разносе инфекции по территории очага *N. s. setosa* значительно уступает основному переносчику возбудителя чумы – *C. t. elbrusensis* (Белявцева и др., 2016; Белявцева и др., 2018).

Критериям случайных переносчиков возбудителя чумы (Моногр. Природные очаги Кавказа, Прикаспия, Средней Азии и Сибири, 2004), которые способны к заражению и передаче возбудителя инфекции, но в силу особенностей распространения, численности, годового жизненного цикла крайне редко вовлекается в эпизоотический процесс на территории Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы, соответствуют паразитирующие на горном суслике блохи: *F. semura*, *O. i. ilovaiskii, R. li*. В экспериментах единичные зараженные чумой имаго *F. semura* и *O. i. ilovaiskii* оказались способными к блокообразованию и к передаче возбудителя инфекции здоровым животным, для *F. semura* доказана и «безблоковая» передача возбудителя (Князева, Величко, 1990; Флегонтова, Малафеева, 1962; Мокриевич 1983). Однако учитывая, что имаго блох этих видов в природе встречаются только

весной при очень низкой численности (причем *O. i. ilovaiskii* не на всей территории очага), эпизоотологическое значение их невелико. Только в случае возникновения в поселениях сусликов эпизоотий чумы в весенний период, они могут принимать участие в эпизоотическом процессе в качестве случайных переносчиков возбудителя инфекции (Дятлов и др., 2001; Белявцева и др., 2016; Белявцева и др., 2018, 2018а, 2018б).

Блохи *R. li* на территории Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы обнаружены только в высокогорьях (Дятлов и др., 2001; Сырвачева и др.,1987; Белявцева и др., 2007, Белявцева и др., 2018). Экология этого паразита практически не изучена, экспериментальных исследований возможностей заражения и передачи возбудителя чумы блохами *R. li* из Приэльбрусья не проводилось.

Ввиду ограниченности ареала (при малой численности) эпизоотологическое значение *R. li* в очаге невелико (Дятлов и др., 2001; Сырвачева и др.,1987; Белявцева и др., 2007, Белявцева и др., 2006). Тем не менее, подвиды *R. li*, обитающие в Средней Азии и Сибири, выполняют определенную роль в эпизоотических процессах в природных очагах чумы, расположенных в этих регионах (Шарец с соавт., 1958; Шварц с соавт, 1961; Базанова, Вержутский, 2001).

Имаго блох *C. g. golovi* и *C. orientalis* при питании на больном чумой суслике заражаются (на территории Центрально-Кавказского высокогорного природного очага от них неоднократно выделяли культуры возбудителя этой болезни) (Дятлов и др., 2001). Однако к образованию «чумного блока» и передаче возбудителя здоровым зверькам имаго этих видов не способны (вместе с этим, в эксперименте, в единичных случаях при температуре 13^{o}C отмечена возможность передачи инфекции зараженными имаго *C. orientalis* здоровым животным) (Осипова, Брюханова, 1980). Учитывая высокую численность имаго *C. g. golovi* и *C. orientalis* на Центральном Кавказе (Дятлов и др., 2001; Белявцева и др., 2007; Белявцева и др., 2018), следует считать целесообразным их бактериологическое исследование с целью выявления эпизоотийных территорий в очаге (Дятлов и др.,2001; Никульшин, 1980; Белявцева и др., 2016).

Таким образом, видовой состав блох, паразитирующих в поселениях горного суслика, количественные и качественные показатели состояния популяций паразитов (численность и возрастной состав имаго, состав по фазам развития микропопуляций блох в гнездах хозяев, алиментарная и генеративная активность имаго) различны на отдельных участках очаговой территории и значительно изменяются в течение года. Вследствие этого наиболее эффективное участие в эпизоотическом процессе на территории Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы как блох, являющихся основными переносчиками возбудителя чумы, так и блох других видов (способных к трансмиссии возбудителя чумы) возможно только в определенные фенологические периоды жизни паразитов и их хозяев.

ГЛАВА 6. ПАРАЗИТО-ХОЗЯИННЫЕ СВЯЗИ ГОРНОГО СУСЛИКА И БЛОХ, ПАРАЗИТИРУЮЩИХ В ЕГО ПОСЕЛЕНИЯХ

Изучение образа жизни блох, паразитирующих в поселениях горного суслика, и особенностей участия их в качестве переносчиков возбудителя инфекции в эпизоотическом процессе на территории Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы невозможно без сведений о паразито-хозяинных связях блох и горного суслика. Наиболее важными при этом являются сведения о синхронности фенологии блох горного суслика с фенологией хозяина, норовой деятельности зверьков и роли сезонной динамики использования гнезд сусликами в процессе размножения блох, активность которого, в свою очередь, определяет в дальнейшем численность имаго паразитов в гнездах хозяев-сусликов.

6.1 Синхронность фенологии блох горного суслика с фенологией хозяина и проявлением эпизоотической активности на территории Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы

Сроки основных феноявлений в жизни этих паразитов точно совпадают по времени с определенными (наиболее выгодными для существования их популяций) сезонными явлениями в жизни хозяина (Белявцева, Брюханова, 2002; Белявцева, и др. 2013). Количественные и качественные показатели состояния популяций блох всех видов (численность имаго и особей на преимагинальных фазах развития, возрастной состав, алиментарная и генеративная активность паразитов) значительно изменяются в течение года. Вследствие этого наиболее эффективное участие блох (способных к трансмиссии возбудителя чумы) в эпизоотическом процессе возможно только в определенные фенологические периоды.

Сезонная последовательность основных феноперiодов в популяциях блох, имаго которых присутствуют в природе в течение всего года (*C. t. elbrusensis, N. s. setosa*, *Ct. orientalis* и *C. g. golovi*) такова (Белявцева, Брюханова, 2002; Белявцева, 2010):

– феноперiод активизации блох после зимнего гонотрофического покоя;

– феноперiод гонотрофической активности имаго и преимагинального развития особей дочерних генераций; если у паразитов в течение

года заканчивают развитие особи двух генераций (Белявцева, 2012) (*C. t. elbrusensis* и *C. g. golovi*) этот феноперiод имеет две фенофазы: первая фенофаза охватывает период размножения имаго 2-ой генерации предшествующего года и преимагинального развития особей 1-ой генерации текущего года; вторая фенофаза охватывает период размножения имаго 1-ой генерации текущего года и преимагинального развития особей 2-ой генерации текущего года;

– феноперiод подготовки популяций к зимнему гонотрофическому покою;

– феноперiод зимнего гонотрофического покоя.

Начало феноперiода активизации блох совпадает с периодом выхода сусликов из зимней спячки. На этот момент популяции паразитов всех видов представлены особями на стадии имаго и небольшим числом личинок *C. g. golovi*, переживших холодный период года в гнездах с зимующим хозяином. Большинство среди имаго – это молодые особи, вышедшие из коконов или перед залеганием сусликов в спячку или весной в период активизации зверьков, меньшую часть составляют старые блохи, питавшиеся и размножавшиеся в предшествующем году (Никульшин, 1980; Белявцева, 2010; Белявцева и др. 2018). В случае протекания в предшествующем году эпизоотии чумы, среди имаго, переживших зиму питавшимися, могут быть зараженные особи. Контакт их с сусликами (весьма активными и подвижными в период гона) может привести к развитию эпизоотий. В зимовочных гнездах, где суслики постоянно живут в ранневесенний период, блохи, имеющие возможность паразитировать, приступают к размножению. Однако активность этих процессов в условиях низких температур невысока. После отселения зверьков в гнезда из летних нор и наступлением периода беременности самок сусликов в популяциях блох отмечено начало феноперiода гонотрофической активности имаго блох и преимагинального развития особей дочерних генераций. Видовые биологические особенности блох (продолжительность преимагинального развития и жизни имаго) в совокупности с особенностями фенологии хозяев и гидротермическими условиями местообитания определяют годовые циклы и число генераций отдельных видов паразитов.

Пик гонотрофической активности у блох совпадает по времени с периодом выкармливания молодняка самками сусликов. В гнездах из летних нор, постоянно обитаемых зверьками в этот период (особенно в выводковых), в результате активного размножения паразитов происходит накопле-

ние особей на преимагинальных фазах развития. Блохи, перезимовавшие на стадиях имаго и «имаго в коконе» стареют и отмирают. Сусликам в этот период характерна привязанность к своим гнездам. Активность эпизоотического процесса снижается, эпизоотии носят локальный характер.

Начало выхода из коконов имаго 1-ой генерации у *C. t. elbrusensis* совпадает по времени с расселением молодых зверьков (Белявцева, Брюханова, 2002; Белявцева, и др. 2013; Белявцева и др. 2016; Белявцева и др. 2018). Повышение численности паразитов; широкий разнос их по территории расселяющимися зверьками; повышение контактов грызунов с зараженными блохами, сохранившимися в норах, ставшими необитаемыми после гибели от чумы хозяев; повышение паразитарных контактов, как среди сусликов, так и между сусликами и грызунами других видов способствует развитию эпизоотического процесса. Пик активности эпизоотий в Приэльбрусье совпадает с периодом расселения молодых зверьков и синхронным с ним периодом выхода из коконов имаго *C. t. elbrusensis* 1-ой генерации (Дятлов, и др., 2001; Белявцева, Брюханова, 2002; Белявцева, и др. 2013).

В Приэльбрусье период размножения имаго *C. t. elbrusensis* 1-ой генерации продолжительнее (до середины сентября). Это обусловлено длительным сроком активной жизни горных сусликов. Часть молодых имаго *C. t. elbrusensis* 2-ой генерации выходит из коконов в период обновления хозяевами зимовочных гнезд, при этом часть молодых блох успевает приступить к паразитированию (Никульшин, 1980; Дятлов, и др., 2001; Белявцева, 2009). В случае протекания в это время эпизоотии чумы они имеют возможность заразиться, питаясь на больных сусликах.

Такие видовые биологические особенности блох, как продолжительность преимагинального развития и жизни имаго, определяют годовые циклы и число генераций паразитов. В популяциях *C. g. golovi* в Приэльбрусье в течение года успевают завершить метаморфоз особи двух генераций (Белявцева, Артюшина, 2004; Белявцева, 2012). У *N. s. setosa* в Приэльбрусье (как и в Предкавказье) отмечены основная и дополнительная генерации. Большинство особей основной генерации зимуют в коконах, однако часть имаго успевают выйти из коконов летом. Размножаясь, они дают начало дополнительной генерации (Никульшин, 1980; Белявцева, 2009). Блохи *C. orientalis* на спящих сусликах не размножаются, поэтому дополнительная генерация у этого паразита отмечена только в Приэльбрусье, где горные суслики активны до осени (Белявцева, и др. 2008; Белявцева, и др. 2018).

Феноперіод подготовки популяций блох к зимнему гонотрофическому покою характеризуется постепенным снижением генеративной активности паразитов, затуханием эпизоотий среди сусликов. В Приэльбрусье этот период совпадает с периодом подготовки сусликами зимовочных гнезд.

Феноперіод гонотрофического покоя у блох совпадает с периодом зимней спячки хозяев. Поздно отложенные яйца и личинки (кроме личинок *C. g. golovi*, старшего возраста, в гнездах с зимующим хозяином), не завершившие до зимы свое развитие, с наступлением зимних холодов погибают. Во время периода зимнего гонотрофического покоя имаго блох характеризуются большой продолжительностью жизни. Заразившиеся в период эпизоотий имаго *C. t. elbrusensis* (и *N. s. setosa* – в Восточном Приэльбрусье) являются хранителями возбудителя чумы в течение зимнего межэпизоотического сезона.

Блохи *F. semura* и *O. i. ilovaiskii* на стадии имаго существуют короткое время – 2–3 месяца. У этих паразитов два феноперіода (Белявцева, Брюханова, 2000; Белявцева, Брюханова, 2002; Белявцева, и др. 2018, Белявцева, и др. 2018): имагинальный и преимагинальный. Выход блох из коконов приурочен к периоду активизации сусликов после зимней спячки. Молодые блохи физиологически активны, паразитируют, размножаются, быстро стареют и отмирают. В поселениях малого суслика в Восточном Предкавказье имаго этих видов полностью исчезают к началу лета, в поселениях горного суслика в Приэльбрусье единичные особи встречаются и летом. После отмирания имаго популяции этих паразитов составляют особи дочернего поколения, находящиеся на преимагинальных стадиях развития. Завершив метаморфоз, они переживают зимний период на стадии «имаго в коконе». Паразиты могут стать случайными переносчиками возбудителя чумы только в весенний период, когда в популяциях присутствуют имаго.

Блохи *R. li* в небольшом количестве обнаружены только в высокогорьях (Лабунец, 1972, Сырвачева и др. 1987). Фенология блох этого вида практически не изучена.

6.2 Роль гнезда хозяина в процессе размножения блох горного суслика

Блохи, паразитирующие в поселениях горного суслика, – гнездово-норовые паразиты. Выяснение особенностей образа жизни блох невозможно без сведений о местообитании паразитов – гнездах сусликов, о структуре нор зверьков и закономерностях сезонного использования их грызунами.

Горные суслики селятся колониями, индивидуальные участки этих зверьков состоят из комплекса нескольких нор. Часть из них – защитные норы, без гнезд. Другие норы – с гнездами. Среди них выделяют постоянные норы с зимовочными гнездами и летние норы с летними гнездами (включая выводковые) (Свириденко, 1937; Вагнер и др., 1975; Ткаченко и др., 1985; Ткаченко, 1987; Штоль с соавт., 1994; Белявцева с соавт. 2001; Белявцева, 2004; Белявцева и др., 2017). Функциональное назначение и сезонное использование хозяевами гнезд в постоянных и летних норах различно (рисунок 14).



Рисунок 14. Схема динамики использования горным сусликом зимовочных и летних гнезд (субальпийский пояс)

В зимовочных гнездах из постоянных нор горные суслики переживают холодный период года в состоянии зимней спячки. Весной, после выхода из спячки, зверьки переселяются в гнезда из летних нор, однако зимовочные гнезда в постоянных норах зверьки охраняют и периодически посещают. В период подготовки к зимней спячке суслики возвращаются в постоянные норы, обновляют зимовочные гнезда.

В постоянных норах более сложного строения может быть несколько гнезд, используемых сусликами в разные периоды жизни (одни как зимовочные, другие как летние). В таких норах зверьки живут во все

периоды, меняя только гнезда. Освоение летних нор в пределах таких индивидуальных участков активизируется только в период расселения молодых сусликов; используются они недолго.

Зимовочные гнезда обычно устраиваются сусликами в постоянных норах (молодые зверьки иногда остаются в зиму в бывшем выводковом гнезде летней норы).

Гнездовая камера зимовочного гнезда объемная, а глубина ее залегания больше, чем у гнезд других категорий использования. Зимовочные гнезда горных сусликов часто бывают многолетнего функционирования, в которых хорошо различимы слои субстрата гнезда, находящиеся на различных стадиях сохранности. Верхний слой подстилки – самый свежий. Это светлое сухое рыхлое сено, запасенное зверьком в период подготовки гнезда к предстоящей зимней спячке (конец лета – начало осени). Даже весной эта часть подстилки сохраняет еще свои теплоизолирующие свойства. Часть этого слоя в гнездах, добытых в апреле, бывает перетертой (возможно грызун просыпался во время оттепели).

Иногда гнездо, видимо неудачно построенное, при весеннем таянии снега бывает подмочено, намокшая подстилка при этом теряет рыхлую структуру (а с ней и теплоизолирующие свойства) и быстро темнеет. Такие гнезда в дальнейшем часто изолируются земляными пробками и к следующей зимовке зверьками не обновляются.

Ниже слоя субстрата подстилки гнезда, обновленного перед последней зимовкой, находятся более старые слои: подстилка предшествующего сезона, которая к этому времени слежалась, потемнела, но еще хорошо сохранила структуру сена, и самый нижний, еще более старый слой субстрата (темный полуперепревший, «торфовидный», часто проросший плесенью). Этот слой, быть может, собирался и не один год, но с уверенностью судить об этом не представляется возможным.

Некоторые зимовочные гнезда бывают двухслойные, в которых свежая часть субстрата устроена на еще сохранившей структуру сена слежавшейся подстилке предшествующего сезона или на более старой «торфовидной». В первом случае, очевидно, что гнездо построено сравнительно недавно (два года назад), а во втором – можно сделать вывод, что в предшествующем периоде гнездо какое-то время было необитаемым, что возможно связано или с гибелью хозяина, или постройкой сусликом другого зимовочного гнезда. Очень редко встречаются однослойные зимовочные гнезда, построенные чаще всего молодыми сусликами.

Однако далеко не все зимовочные гнезда проходят вышеописанный сезонный цикл динамики использования их хозяевами – горными сусликами. Нередко суслики, по каким-либо причинам, оставляют гнезда, совсем не посещая их какое-то время, а иногда покидая их, в дальнейшем в эти гнезда не возвращаются вовсе, изолируя земляными пробками.

Необитаемыми гнезда могут стать вследствие гибели хозяина (в том числе и в случае протекания эпизоотии чумы). Через какой-то промежуток времени они могут быть вновь заселены сусликами (чаще всего молодыми зверьками при поиске гнезда для предстоящей зимовки в процессе расселения их из выводковой норы).

Об обитаемости (или необитаемости) добытых гнезд можно судить по физиологическому состоянию собранных блох. Длительное отсутствие в гнезде хозяина-прокормителя (и даже только периодическое посещение гнезда зверьком) наглядно отражается на показателях алиментарной и генеративной активности кровососов. В дальнейшем в оставленных гнездах происходят и количественные изменения – постепенное отмирание паразитов.

Летние норы (с выводковыми гнездами самок, летними гнездами самцов и яловых самок и гнездами, используемые молодыми зверьками в период расселения) обитаемы летом, в период активной жизни зверьков. В выводковых гнездах из летних нор самки сусликов выкармливают детенышей. На участках со сложными постоянными норами в качестве летних гнезд суслики использует одно из гнезд этой же норы.

Весной, после выхода сусликов из зимней спячки, сохранность субстратов летних гнезд, в которых суслики длительно жили летом предшествующего года, различна.

Выводковые гнезда предшествующего года (глубина залегания гнездовых камер которых несколько больше других летних гнезд) сохраняются к периоду переселения сусликов в летние гнезда лучше. Субстраты подстилки в них имеют структуру рыхлого сена, гнезда обычно большие по объему. Молодые зверьки использовали эти гнезда дольше, затаскивали в гнезда траву в течение всего лета, пополняя подстилку выводковых гнезд, построенных самками сусликов ранней весной, поэтому структура подстилки часто выглядит неоднородной.

Небольшие по объему гнезда, построенные самцами и яловыми самками на меньшей глубине, часто бывают намочены тающим снегом и дождем. Влажная подстилка быстро теряет рыхлость структуры и темнеет.

Летние гнезда, также как и зимовочные, бывают с подстилкой нескольких лет использования, слои субстрата в них находятся на разных стадиях сохранности. Чаще это выводковые гнезда. Однако среди гнезд из летних нор однослойных значительно больше. Субстрат гнезд, построенных в предшествующем году, даже если подмок, слежался и потемнел, к весне еще сохраняет структуру сена. В этих гнездах при разборке встречаются блохи. В более старых гнездах (которые были необитаемыми и в предшествующем году) субстрат «торфовидный», влажный, проросший плесенью. Блох в таких гнездах обычно нет.

Освоение летних нор и обновление субстратов подстилки летних гнезд происходит постепенно. Ранней весной суслики обновляют гнезда остатками прошлогодней травы, в дальнейшем – свежей (клочки свежей зеленой травы часто можно обнаружить летом, когда сухой еще нет).

Субстраты так и не освоенных зверьками гнезд в летних норах, вследствие того, что многие из них весной были подмочены тающим снегом, а затем и дождями к концу лета, представляют собой комок темного, слежавшегося, часто проросшего плесенью сена, иногда еще сохранившего свою структуру. Блохи в таких гнездах постепенно отмирают.

Место постоянного обитания и размножения для блох, паразитирующих на сусликах, – гнездо хозяина. Необходимое условие для размножения этих паразитов – постоянное присутствие в гнезде активного суслика, обеспечивающего регулярное питание кровососов – имаго блох. В гнездах со спящим сусликом блохи, паразитирующие в его поселениях, практически не питаются и не размножаются (рисунок 15).

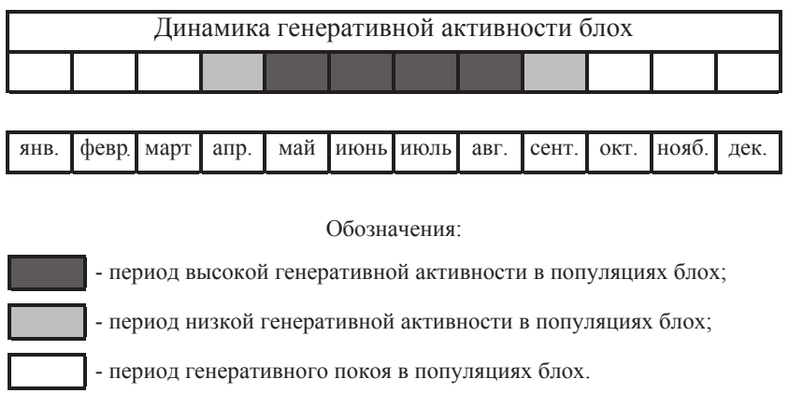


Рисунок 15. Схема динамики генеративной активности блох, паразитирующих в поселениях горного суслика (субальпийский пояс)

В случае совпадения периода постоянного пребывания в гнезде активного хозяина – прокормителя с периодом размножения блох, паразиты, питаясь и размножаясь, накапливаются в субстрате гнезда как на стадиях преимагинального развития, так и имаго (Мялковская, Пушкарев, 1973; Белявцева, 1999; 2004; 2007; 2008; Белявцева и др., 2001; Белявцева и др., 2016; Белявцева и др., 2017).

Преимагинальное развитие всех видов блох, паразитирующих на сусликах, проходит только в гнездах хозяев. Гидротермический режим микроклимата гнезд является наиболее подходящим для развития паразитов на всех стадиях метаморфоза (яйца, личинки трех возрастов, куколки), особенно обитаемых гнезд, в которых суслики своим присутствием создают благоприятный температурный режим, способствующий быстрому метаморфозу. Кроме того, в субстратах гнезд личинки блох всегда могут найти необходимое для них питание – экскременты имаго, состоящие из полупереваренной крови сусликов.

С периодом беременности и выкармливания молодняка у сусликов совпадает по времени период наивысшей генеративной активности всех видов блох, паразитирующих в их поселениях. Оптимальные условия для реализации репродуктивных возможностей паразитов и метаморфоза особей дочернего поколения в этот период отмечены именно в выводковых гнездах сусликов. Обогрев гнезда самкой с выводком повышает алиментарную и генеративную активность имаго блох, имеющих постоянный доступ к прокормителю, и создает оптимальный гидротермический режим для развития особей дочернего поколения, находящихся на преимагинальных стадиях развития.

В период подготовки к зимней спячке суслики возвращаются в постоянные норы, обновляют зимовочные гнезда. К этим гнездам (ставших наиболее обитаемыми) и приурочено в это время размножение тех видов блох, имаго которых существует круглогодично.

Период генеративного покоя у блох всех видов, паразитирующих на горном суслике, совпадает с периодом зимней спячки хозяина, блохи зимующие на стадии имаго в это время не питаются и не размножаются (даже при наличии в зимовочном гнезде спящего суслика). Особи, завершившие метаморфоз позже зимуют на стадии «имаго в коконе».

Таким образом для горных сусликов характерна сезонная смена гнезд в норах на своих индивидуальных участках. Структура и сезонная динамика использования зимовочных и летних гнезд, различна. В зимовочных

гнездах зверьки переживают холодный период года в состоянии спячки. В теплый период года активные зверьки обитают в летних гнездах.

Динамика использования сусликами гнезд находит отражение в процессе размножения блох, паразитирующих в их поселениях. Местом обитания блох являются все гнезда хозяина, однако только те, в которых постоянно обитает активный зверек, – местом размножения паразитов. Эти гнезда являются также местом преимагинального развития особей из яиц, отложенных размножающимися самками блох. В случае совпадения периода длительного пребывания активного суслика в гнезде с периодом активного размножения блох, паразиты, питаясь и размножаясь, накапливаются в этих гнездах на стадиях метаморфоза, а затем и имаго.

6.3 Роль внутрипопуляционной структуры поселений горного суслика в процессе размножения блох в его гнездах

Разнообразие горного ландшафта в Приэльбрусье определяет различия условий существования горного суслика в отдельных частях его поселений. Экспозиция и крутизна склонов ущелий и долин горных рек, наличие участков с грунтом, пригодным для постройки нор (без заболоченности почвы) и кормовых угодий определяют плотность сусликов на участках поселений, структуру нор индивидуальных участков и сезонную динамику использования их зверьками. Это в свою очередь отражается на образе жизни блох, обитающих в гнездах сусликов на участках с разной структурой нор (Белявцева, 1999; 2004; 2007; 2008; Белявцева и др., 2001; Белявцева и др., 2016; Белявцева и др., 2017).

Исследования выявили наличие в поселениях горных сусликов в Приэльбрусье участков с постоянными норами простого строения (с одним зимовочным гнездом) и участков со сложными постоянными норами (с несколькими гнездами). Одно из гнезд – зимовочное, другие – используются зверьками как летние.

Большую часть поселений горных сусликов занимают участки с постоянными норами простого строения. В зависимости от расположения плотность зверьков на них различна. На небольших участках с оптимальными условиями для обитания сусликов плотность зверьков высока. Однако основная часть поселений, с постоянными норами простого строения, расположена по склонам, где условия обитания грызунов менее благоприятны. Плотность зверьков здесь ниже.

По склонам, на небольших выровненных террасовидных площадках, удобных для норовой деятельности расположены группировки по-

стоянных нор более сложного строения – с несколькими гнездами, а летние и защитные норы зверьки обычно устраивают ниже террасы с группировкой постоянных нор нескольких зверьков.

На участках с простым строением постоянных нор (как с высокой, так и с низкой плотностью сусликов) сезонная динамика смены нор зверьками сходна. Весной после выхода из зимней спячки суслики осваивают летние норы на своих индивидуальных участках, а гнезда в этих норах становятся местом постоянного обитания сусликов в течение всего летнего периода. Выводковые гнезда на таких участках самки устраивают в летних норах. Постоянные норы и зимовочные гнезда суслики летом посещают и охраняют, но постоянно там не живут. В период подготовки к зимнему периоду зверьки возвращаются в постоянные норы и обновляют зимовочные гнезда к предстоящей зимней спячке.

На участках с постоянными норами простого строения период высокой генеративной активности блох совпадает с периодом постоянного пребывания сусликов в гнездах из летних нор. В этих гнездах (в результате активного размножения паразитов, особенно в выводковых гнездах) и происходит накопление блох на стадиях преимагинального развития, а затем, после завершения метаморфоза и имаго (таблица 16).

Таблица 16

Динамика численности имаго массовых видов блох в гнездах горного суслика на участках с постоянными норами простого строения (Западное Приэльбрусье, субальпийский пояс)

Время добычи гнезд. Феноперио д у сусликов	Характер использования нор и гнезд сусликами	Общий индекс оби-лия (ИО) имаго блох	Видовой состав* (%)	
			C. t. elbrusensis	C. golovi
Апрель. Выход сусликов из зимней спячки, гон	Гнезда из летних нор (обитаемые в предшествующем году, в том числе выводковые)	317,7	30,4	69,6
	Гнезда из постоянных нор (зимовочные текущего года)	253,9	51,4	48,6
Конец июля. Период расселения молодых сусликов	Гнезда из летних нор (обитаемые в текущем году, в том числе выводковые)	363,5	18,1	81,9
	Гнезда из постоянных нор (зимовочные текущего года)	95,0	38,9	61,1
Время добычи гнезд. Феноперио д у сусликов	Характер использования нор и гнезд сусликами	Общий индекс оби-лия (ИО) имаго блох	Видовой состав* (%)	
			C. t. elbrusensis	C. golovi
Сентябрь. Период подготовки сусликами зимовочных гнезд	Гнезда из летних нор (обитаемые в текущем году, в том числе выводковые)	692,5	24,9	75,1
	Гнезда из постоянных нор (зимовочные, обновляемые к предстоящей зимней спячке)	204,4	39,8	60,2

* – В месте проведения исследований (Западное Приэльбрусье, субальпийский пояс, ур. Еникол) два вида блох: *C. t. elbrusensis* и *C. g. golovi* являются массовыми паразитами горного суслика. Суммарная доля их имаго (среди блох всех видов) составляет от 95 % (весной) до 100 % (осенью).

Вследствие того, что в зимовочных гнездах из постоянных нор в летний период паразиты лишены регулярного питания (суслик посещают их только периодически) активность размножения блох низкая. А в сентябре, в период обновления зверьками зимовочных гнезд, генеративная активность паразитов снижается вследствие низких температур.

Таким образом, на участках поселений горных сусликов с постоянными норами простого строения численность имаго переносчиков возбудителя чумы в гнездах из летних нор значительно выше, чем в гнездах из постоянных нор (таблица 16) (Белявцева, 1999; 2004; 2007; 2008; Белявцева и др., 2001; Белявцева и др., 2016).

На участках с постоянными норами сложного строения сезонная динамика использования гнезд другая. В сложных постоянных норах суслики обитают во все феноперио ды жизни. Происходит только смена гнезд. После выхода из зимней спячки суслики оставляют зимовочные гнезда и осваивают другие, в этой же норе, используя их как летние (самки – как выводковые). Посещение оставленных зимовочных гнезд, а, следовательно, и подкормка блох в них здесь происходит более регулярно. В период подготовки к зимней спячке суслики обновляют бывшие зимовочные гнезда (или обустраивают другие, но в этой же норе).

Постоянный (в течение всего периода размножения блох) доступ паразитов к питанию способствует активному размножению блох во

всех гнездах из сложных постоянных нор и накопление в них особей на стадиях преимагинального развития, а затем и имаго.

Летние норы на таких участках расположены обычно ниже площадок, занятых постоянными норами, ближе к подножью склона. От снега весной они освобождаются на одну – две недели позже, чем террасы с постоянными норами. Освоение летних нор сусликами идет постепенно, активизируясь только с началом расселения молодняка.

Так как период постоянного использования гнезд из летних нор зверьками на этих участках непродолжителен (до начала подготовки зимовочных гнезд в постоянной норе), период размножения блох в этих гнездах также невелик. Следовательно, значительного запаса имаго блох в гнездах из летних нор на участках с постоянными норами сложного строения не происходит, численность имаго в гнездах из летних нор заметно ниже, чем в гнездах из сложных постоянных нор (таблица 17).

Таблица 17

Численность имаго массовых видов блох в гнездах горного суслика на участках с постоянными норами сложного строения (Западное Приэльбрусье, субальпийский пояс)

Время добычи гнезд. Феноперiод у сусликов	Характер использования нор и гнезд сусликами	Общий индекс обилия (ИО) имаго блох	Видовой состав* (%)	
			C. t. elbrusensis	C. golovi
Апрель. Выход сусликов из зимней спячки, гон	Гнезда из летних нор (обитаемые в предшествующем году)	128,7	45,2	54,8
	Гнезда из постоянных нор (зимовочные текущего года и другие, обитаемые в предшествующем году, в том числе выводковые)	641,6	34,8	65,2
Конец июля. Период расселения молодых сусликов	Гнезда из летних нор (осваиваемые молодыми сусликами при расселении)	90,1	65,7	34,3
	Гнезда из постоянных нор (зимовочные текущего года и другие, обитаемые в текущем году, в том числе выводковые)	217,5	31,7	68,3
Сентябрь. Период подготовки сусликами зимовочных гнезд	Гнезда из летних нор (обитаемые в текущем году)	234,8	26,1	73,9
	Гнезда из постоянных нор (зимовочные, обновляемые к предстоящей зимней спячке и другие обитаемые в текущем году, в том числе выводковые)	723,9	24,5	75,5

* – В месте проведения исследований (Западное Приэльбрусье, субальпийский пояс, ур. Еникол) два вида блох: *C. t. elbrusensis* и *C. g. golovi* являются массовыми паразитами горного суслика. Суммарная доля их имаго (среди блох всех видов) составляет от 95 % (весной) до 100 % (осенью).

В течение зимы в гнездах из летних нор (как на участках с постоянными норами простого строения, так и на участках с постоянными норами сложного строения) отмечена большая гибель блох, зимующих на стадии имаго, чем в гнездах со спящими хозяевами.

В сезонном перераспределении имаго блох (в пределах гнезд индивидуального участка сусликов) немаловажное значение имеют видовые особенности приуроченности блох к отдельным элементам микробиотопа. Так, часть имаго блох основного переносчика возбудителя чумы в очаге – *C. t. elbrusensis* (которым характерна выраженная привязанность к шерсти хозяина) перетаскиваются сусликами при сезонной смене нор в гнезда наиболее обитаемые в тот или иной период жизни.

Различия в сезонной динамике использования сусликами нор на участках с разным строением постоянных нор являются основными причинами различий процесса размножения блох в этих гнездах и накопления в них имаго паразитов. На участках с постоянными норами простого строения это гнезда из летних нор, на участках с постоянными норами сложного строения – все обитаемые гнезда из постоянных нор.

6.4 Показатели возрастного состава и физиологического состояния микропопуляций блох в гнездах горных сусликов – критерии при определении характера сезонного использования их зверьками

Размножение и преимагинальное развитие блох всех видов, паразитирующих на горном суслике, проходит только в гнездах с активным хозяином. Таким образом, возможность питаться и размножаться у блох, обитающих в зимовочных и летних гнездах, используемых сусликами в разные сезоны года, различна, что отражается на состоянии микропопуляций паразитов, населяющих эти гнезда.

В свою очередь, показатели возрастного состава, алиментарной и генеративной активности, блох, обитающих в гнездах, в комплексе с визуальной оценкой состояния субстратов гнезд (Белявцева и др., 2017) яв-

ляются ценной информацией, позволяющей сделать заключение о характере использования сусликами гнезд, добытых в процессе эпизоотологического мониторинга Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы (Белявцева, 2007; Белявцева и др., 2017; Белявцева и др, 2018). Для получения объективных данных разбирать добытые гнезда и микроскопировать собранных блох следует сразу после добычи гнезд, т. к. показатели физиологического состояния паразитов быстро меняется.

Для характеристики использования сусликами гнезд (на момент добычи) надежными критериями являются показатели алиментарной и генеративной активности имаго блох, обитающих в этих гнездах. Алиментарный показатель – доля особей (среди питавшихся имаго блох) с содержимым желудка на 1–2-ой стадиях переваривания крови (Иофф, 1949). Высокий алиментарный показатель (при наличии в гнезде среди питавшихся паразитов особей с содержимым «желудка» на всех стадиях переваривания крови) свидетельствует о постоянном присутствии в гнезде активного хозяина. При периодическом посещении гнезда зверьком, содержимое «желудка» питавшихся имаго блох одного вида обычно находится на близких стадиях переваривания крови. При случайном посещении сусликом гнезда в необитаемой норе только единичные питавшиеся особи присутствуют среди не питавшихся имаго или блох с остатками крови в желудке. Наличие в гнезде среди взрослых (питавшихся) самок блох значительной доли размножающихся особей, с ооцитами на всех стадиях развития (без признаков резорбции), свидетельствует о постоянном обитании в гнезде активного суслика. Присутствие в гнезде самок блох с признаками резорбции зрелых ооцитов указывает на нерегулярное питание кровососов, а, следовательно, на периодическое посещение гнезда хозяином.

Наличие в гнезде только единичных самок *Cit. t. elbrusensis* с увеличенными ооцитами свидетельствует о заносе их в шерстm хозяина при случайном посещении зверьком норы. Приуроченность к шерсти хозяина достаточно выражена у имаго *Cit. t. elbrusensis* – массового паразита горного суслика. Вследствие этого они перетаскиваются сусликами в шерсти из гнезд периодически или случайно посещаемых в гнезда, постоянно обитаемые в тот или иной периоды активной жизни. Активизируется этот процесс в периоды сезонной смены нор сусликами, а также в период расселения молодых зверьков. Для таких видов блох как: *N. setosa*, *C. g. golovi*, *C. orientalis*, также массовых (в разных частях ареалов сусликов), характерна приуроченность имаго к гнезду.

Таким образом, индексы доминирования *Cit. t. elbrusensis* в гнездах, где суслики постоянно живут (на момент добычи), будут выше.

Зимний период (со спящим хозяином) в небольшом количестве переживают только личинки *C. g. golovi*. Наличие их в субстрате гнезда в ранневесенний период, свидетельствует об использовании гнезда сусликом в качестве зимовочного. В период активного существования сусликов (начиная с выкармливания самками молодняка и заканчивая периодом летней спячки малых сусликов, обновления зимовочных гнезд и залегания в спячку – горных) наличие в субстратах подстилок гнезд большого количества личинок свидетельствует о длительном и постоянном пребывании зверьков в этих гнездах.

При массовом выходе из коконов имаго блох летом, когда алиментарная активность паразитов высока, в обитаемых гнездах сусликов доля молодых, не питавшихся имаго, обычно не превышает 15–30 %. Весной и осенью, когда алиментарная активность блох низкая – 30–40 %. Большие показатели свидетельствуют о нерегулярном посещении гнезда хозяином. Если их доля составляет 60–100 % – то, видимо, гнездо оставлено хозяином еще до завершения паразитами преимагинального развития, и выхода из коконов.

Высокие показатели обилия имаго блох в гнездах свидетельствуют о длительном использовании гнезда сусликом в период размножения паразитов.

Анализируя результаты, полученные на момент добычи гнезда, следует сопоставить их со сведениями о годовых циклах и фенологией блох в месте сбора материала. При анализе следует учитывать сроки массовых выходов из коконов имаго блох каждого вида и сроки отмирания старых блох, в результате чего в популяциях паразитов отдельных видов могут наблюдаться периоды повышения или депрессии численности имаго.

ГЛАВА 7. ЭПИЗООТИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ ОЧАГА

С 1971 года по 2007 год в очаге регистрировались эпизоотии, подтвержденные бактериологическим методом лабораторного исследования. С 2008 по 2020 годы циркуляция возбудителя чумы не установлена, хотя единичные случаи положительных результатов ПЦР при анализе полевого материала регистрировались ежегодно. В 2021 году в очаге была снова обнаружена эпизоотия чумы.

7.1 Динамика эпизоотической активности очага в многолетнем аспекте

Существование Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы установлено в 1971 году (Акиев, Варшавский, Голубев, 1974; Абдурахманов, Земельман, Ташев и др., 1973; Акиев, Грижебовский, Земельман, 1978).

За все время наблюдения за Центрально-Кавказским природным очагом чумы было выделено 5563 штамма микроба чумы. Из них в западной части очага, расположенной на территории Карачаево-Черкесской Республики (КЧР), изолированы 3200 (57,4 %) культур возбудителя чумы. В восточной части, которая находится в Кабардино-Балкарской Республике (КБР), – 2363 (42,6 %).

Эпизоотическая активность природного очага на разных этапах наблюдения имеет определенные особенности. На фоне общей тенденции ее снижения (рисунок 17) представляется возможным выделить пять периодов активности очага: первый – 1971 -1981, второй – 1982–2000, третий – 2001–2006, четвертый – 2007 по 2020 годы, пятый начался в 2021 году.

Первый период характеризуется отсутствием факторов природного и антропогенного характера, которые могли бы существенно повлиять на паразитарную систему природного очага, изменив при этом особенности его функционирования.

Во втором периоде отмечается снижение эпизоотической активности в связи с проведением крупномасштабных мероприятий по регулированию численности основных носителей и переносчиков чумы в рамках «Программы поэтапного оздоровления Центрально-Кавказского природного очага чумы в 1982–1990 гг.» (Акиев, Голубев, Юндин. и др., 1972; Акиев, 1991; Акиев, 1985; Найден, Акиев, Грижебовский, 1983; Найден и др., 1984).

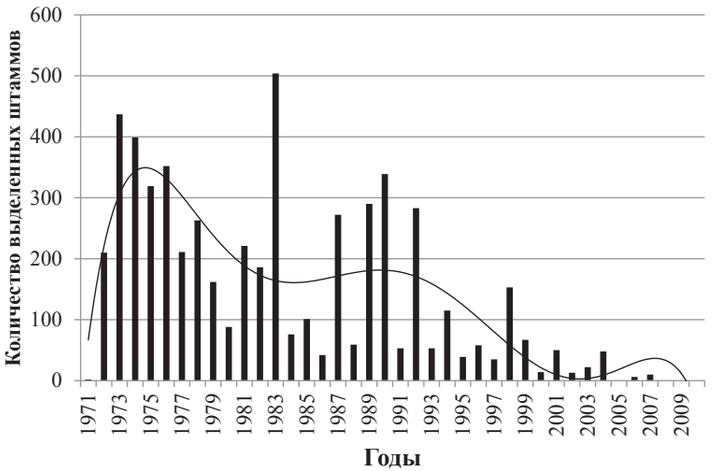


Рисунок 16. Количество ежегодно выделяемых штаммов микроба чумы в Центрально-Кавказском высокогорном природном очаге чумы

Третий период ознаменовался мощным воздействием факторов природного и антропогенного характера. Следует отметить, что в это время имело место недостаточное финансирование эпизоотологического обследования. Однако данное обстоятельство существенно не повлияло на число выделенных штаммов, т. к. при организации эпизоотологического обследования учитывался тот факт, что большая часть штаммов (79,2 %) выделена на участках, расположенных в семи (21,2 %) из 33 первичных секторов, охватывающих территорию Центрально-Кавказского высокогорного природного очага. Именно эти секторы продолжали обследовать с прежней интенсивностью.

Четвертый период начался в 2007 г. и продолжался по 2020 г. Характеризовался отсутствием положительных результатов бактериологического исследования полевого материала на чуму. Тем не менее, продолжается регистрация положительных результатов иммунологического и генетического исследования полевого материала. Так в июне 2016 г. в горной степи долины р. Баксан методом ИФА в трех пробах блох *Cit. tesquorum* из входов нор и гнезда горного суслика, отобранных в точках «Кююлюм» и «г. Тырныауз, ЖБИ» обнаружен антиген возбудителя чумы. Эти же пробы оказались положительными при исследовании методом ПЦР.

Пятый период – регистрация эпизоотии чумы после 14-летнего их отсутствия.

В первый период выделено 2664 штамма микроба чумы или 48 % от числа штаммов, изолированных в очаге за весь период наблюдения, во второй – 2739 (33,7 %), в третий – 145 (18,3 %). Ежегодно в первый период выделяли в среднем 266,2 ± 34,61, во второй период – 144,16 ± 30,64 и в третий – 14,9 ± 6,12 штаммов микроба чумы.

Различия между первым и вторым периодами, а также вторым – третьим обладают статистической значимостью: $t = 2,64;\ P < 0,2$ и $t = 4,137;\ P < 0,001$, соответственно.

Интенсивность и экстенсивность эпизоотических проявлений в очаге тесно связаны. Это подтверждается значимой корреляцией (R-0.77, p<0.01) между количеством выделенных штаммов и количеством секторов первичных районов, в которых были зарегистрированы эпизоотии (рисунок 17).

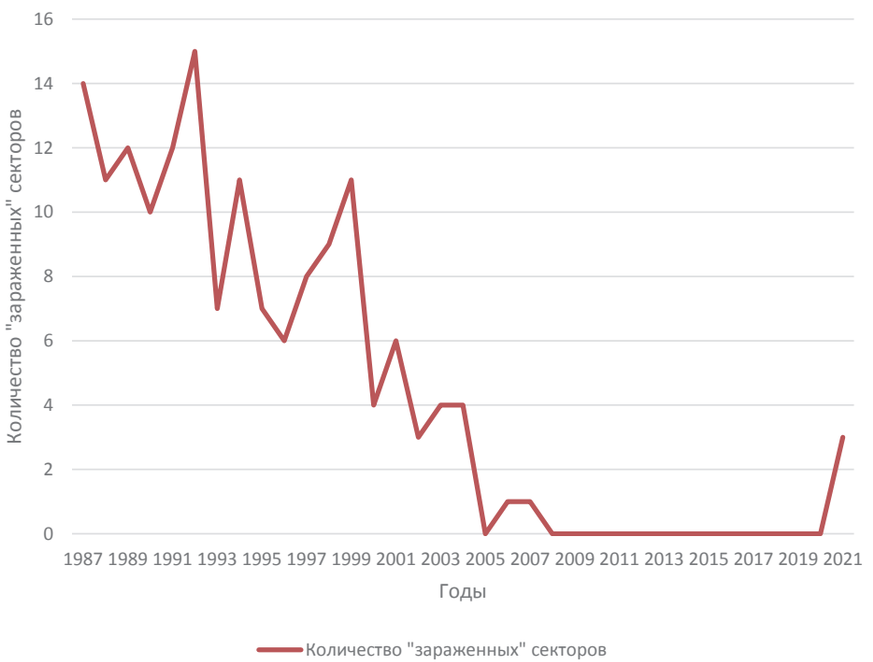


Рисунок 17. Количество секторов, в которых регистрировалась эпизоотия бактериологическим методом

По одной из гипотиз, из природных факторов, обусловивших депрессию очага, первостепенное значение имеет глобальное изменение климата. В начале XXI века на Центральном Кавказе имели место не

характерные для данного региона погодные аномалии, соответственно повлекшие за собой реакцию на сложившееся ранее биотическое равновесие. Так, неустойчивая погода весны и жаркое засушливое лето 2000 года отрицательно сказались на размножении сусликов и их нажировке перед залеганием, в чем основную роль сыграла скудная кормовая база. При этом особенно пострадали развивающиеся молодые суслики, значительная часть которых залегла в спячку недостаточно нажированной. В итоге снизились и средняя численность носителей по очагу с 24 экз. / га до 18 экз. / га, и эпизоотическая активность очага. В 2000 г. выделены 14 штаммов микроба чумы на пяти эпизоотических участках вместо 60 штаммов с 13 участков в 1999 г.

В 2002 году, напротив, наряду с очень холодным периодом весны, имело место небывало дождливое лето, вызвавшее затопление многих поселений сусликов, что крайне осложнило расселение сеголеток. В результате сложившаяся структура поселений зверьков была нарушена на большой части субальпийских участков очага. Эпизоотическая ситуация 2002 года была сравнима с таковой в 2000 году: с пяти зараженных участков было изолированы всего 13 штаммов микроба чумы, а средняя численность носителя в целом по очагу снизилась до 16 экз. / га.

Следующим экстремальным годом стал 2005, когда на популяции суслика вновь воздействовала аномальная летняя жара, повлекшая раннее выгорание растительности, особенно в горной степи, что в очередной раз вызвало бескормицу перед залеганием зверьков.

Антропогенный фактор состоит в снижении нагрузки на пастбища в пределах Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы. На примере горных пастбищ, расположенных на территории Кабардино-Балкарской Республики, показано, что с 1990 г. по 2006 г. произошло сокращение выпасаемого скота в пять раз. При этом общая площадь пастбищ уменьшилась в 2,5 раза, а нагрузка на горные пастбища сократилась более чем в 2,5 раза (Каплоев М.Ж., Маломусов А.Х., 2007). Данное обстоятельство инициировало восстановление многолетней растительности. Эфемерные травы заменились злаково-разнотравной растительностью (тимофеевка степная, ежа сборная, кострец пестрый, ячмень фиолетовый и др.), обильно произрастающими сорняками, а в отдельных местах подлеском (сосна, березы). Такие изменения в растительном покрове сказались на пространственном распределении, численности и популяционной организации основного носителя. Существует мнение, что горный суслик в связи с особенно-

стями биокоммуникации (в первую очередь необходимость зрительных контактов) может обитать только в биотопах с низким и разреженным травостоем. Преобладание высокотравной растительности, имеющее место в настоящее время, вынуждает зверьков покидать такие участки, что в конечном итоге привело к исчезновению целого ряда поселений носителя (Мадянов, 2006).

По данным специалистов Кабардино-Балкарской противочумной станции (Мозлоев, Темботов, Мадянов, 2006) к 2003 г. площади поселений горного суслика сократились почти на две тысячи га (таблица 18).

К примеру, поселения в урочище Ингушли, занимавшие некогда 5000 га, в настоящее время представляют собой несколько разрозненных пятен общей площадью не более 150 га.

Таблица 18

Площади поселений горного суслика по районам и участкам Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы по состоянию на 1983 и 2003 годы

Районы	Участки	Число поселений	Общая площадь поселений (га) по состоянию на	
			1983 г.	2003 г.
I. Верхне-Кубанский	1. Учкулан-Горалыкольский	21	1862	1500
	2. Уллукам-Уллухурзукский	11	2513	2500
	3. Кубанский	15	548	500
	4. Садырлярский	7	6330	5000
	Итого по району	54	11253	9500
II. Кубано-Малкинский	1. Верхне-Худесский	10	2371	2000
	2. Харбазский	22	9655	6000
	3. Бийчесынский	40	4235	3500
	4. Эшкоконский	23	1152	1000
	5. Хасаутский	11	2574	2000
	6. Чемарткольский	нет данных	нет данных	2500
	Итого по району	106	19987	17000
III. Малко-Баксанский	1. Кыртык-Ирикский	12	4668	нет данных
	2. Тызыло-Инальский	3	6007	5000
	3. Гижгитский	7	9035	5000
	4. Кинжал-Шаукольский	12	18803	16000
	5. Баксанский левобережный	нет данных	нет данных	1960
	Итого по району	34	38513	31000
IV. Баксано-Чегемский	1. Баксанский правобережный	16	3329	3000
	2. Актопракский	5	2947	нет данных
	Итого по району	21	6276	6500
V. Чегемо-Черекский	не дифференцирован	21	8822	3500
Всего по очагу		234	84836	65000

Ряд поселений в урочищах Харбас, Кара-Тюбе, слияние рек Мушт-Арбачалыкол, Тахтамыш, верховья реки Чечик-Таханасу, Ипподром, Бермамыт, Каин-Тюбе, Чемарткол и других исчезли полностью.

Таким образом, анализ функционирования Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы в многолетнем аспекте показал наличие трех периодов эпизоотической активности, из которых третий характеризуется мощным воздействием на паразитарную систему очага факторов природного и антропогенного порядка с результатом резкого снижения эпизоотической активности. Причем манифестация эпизоотического процесса, начиная с 2007 года реализуется редкими и вызывающими сомнения положительными находками сусликов с антителами к микробу чумы и положительными результатами иммуногенетических методов исследования. Природный фактор, периодически проявляющийся, состоит в аномальных для природного очага климатических явлениях – летняя засуха, зимние сильные холода, разливы горных рек.

Антропогенный фактор, постоянно действующий в течение достаточно длительного времени, выразился в снижении нагрузки на пастбища. Значительное сокращение выпасаемого скота на отгонных пастбищах в пределах Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы привело к зарастанию урочищ высоким травостоем и подлеском, делая их непригодными для обитания горного суслика. Ареал обитания горного суслика сократился почти на две тыс. га по сравнению с 1983 годом.

При составлении прогнозов разных сроков действия эпизоотической активности Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы целесообразно, по нашему мнению, учитывать важную роль антропогенного фактора. На сегодняшний момент нагрузка на

пастбища от выпаса сельскохозяйственных животных остается на низком уровне, хотя обозначились предпосылки к увеличению в ближайшее время. Продолжается зарастание мест, в прошлом пригодных для заселения сусликами, многолетней растительностью.

7.2 Пространственная структура Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы

Большая часть штаммов (79,2 %) выделена на участках, расположенных в семи (21,2 %) из 33 первичных секторов, охватывающих территорию Центрально-Кавказского высокогорного природного очага (рисунок 18, А. Б).

Два сектора (1442 и 1531) расположены в восточной части природного очага, в горной степи долины реки Баксан Малко-Баксанского и Баксано-Чегемского эпизоотических районов (Эльбрусский район КБР). В их пределах располагаются 19 урочищ, где циркулируют преимущественно типичные штаммы микроба чумы основного подвида, а в структурной организации паразитарной системы присутствуют в качестве основных переносчиков блохи *Cit. tesquorum* и *N. setosa.*

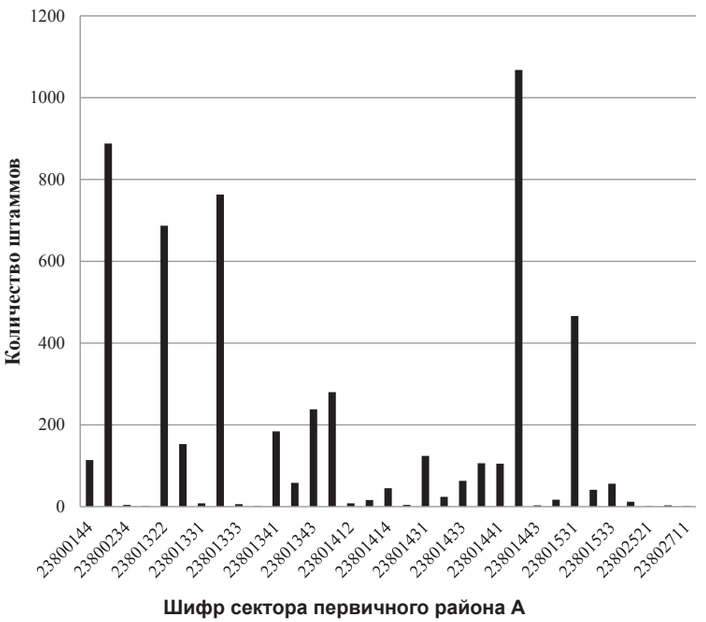


Рисунок 18 (А).

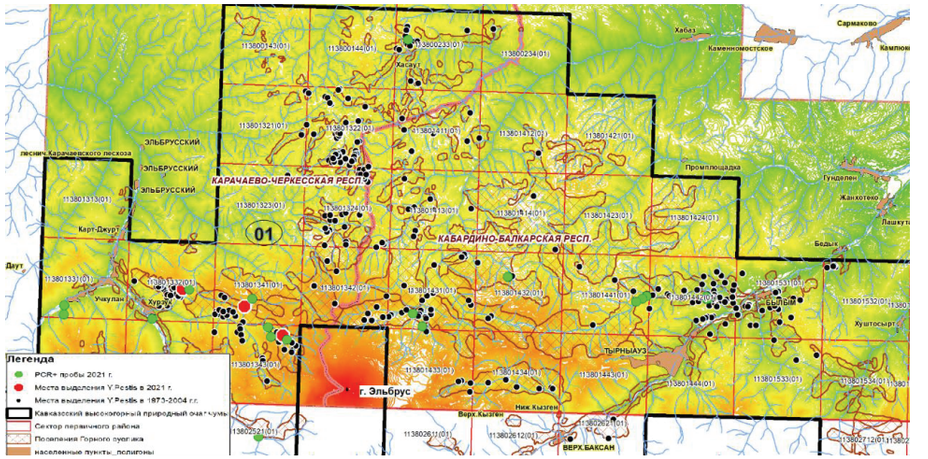


Рисунок 18 (Б). Количество выделенных штаммов микроба чумы в первичных секторах природного очага (А) и их распределение по территории

В пределах этих урочищ выделено 1546 (65,7 %), штаммов микроба чумы от числа изолятов на территории КБР – восточной части Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы.

Пять секторов относятся к западной части очага: Верхне-Кубанскому эпизоотическому району (Карачаевский район КЧР) – 1332, 1343 и Кубано-Малкинскому (Малокарачаевский район КЧР) – 1322, 1411, 0233. В этих районах выделяются штаммы микроба чумы высокогорного варианта, характеризующиеся пролинзависимостью, наличием криптической плазмиды с молекулярной массой 3 МД, сниженной вирулентностью для лабораторных животных, а также более выраженной гетерогенностью ряда биохимических признаков. В качестве исключения следует назвать факты выделения пролиннезависимых штаммов в окрестностях аула Хасаут в 1976 г. и 1993 г. В паразитарной системе этой части очага отсутствуют блохи вида *N. setosa,* которые в очагах сусликового типа играют важную роль в сохранении возбудителя чумы в межэпизоотические периоды.

В значительной мере частота выделения штаммов микроба чумы обусловлена эпидемиологической значимостью указанных выше участков: их эпизоотологическое обследование проводится чаще по сравнению с удаленными и малопосещаемыми территориями. Так, в секторах 1442 и 1531 находятся населенные пункты – г. Тырныауз и п. Былым с дачами и огородами в окрестностях.

В секторах Малокарачаевского района КЧР – 0233, 1322 сконцентрированы животноводы, работники отгонных пастбищ с их кошарами (постройки для жилья) и кошарами (местами содержания сельскохозяйственных животных). В Карачаевском районе КЧР секторы 1332 и 1343 включают населенные пункты п. Учкулан и п. Хурзук, урочище Битюк-Тюбе с минеральными источниками. Кроме того, все секторы активно посещаются различными контингентами временного населения – туристами, отдыхающими, пасечниками, косарями, работниками изыскательских партий и др. Поселения горных сусликов, расположенные в указанных секторах, обследуются в первую очередь, чему также способствует транспортная доступность, особенно в весеннюю распутицу. В случае выявления эпизоотий осуществляются мероприятия по снижению численности носителей и переносчиков с последующими контрольными исследованиями полевого материала. В конце эпизоотического сезона эти поселения обследуются вновь с целью прогноза возможности вовлечения в эпизоотии синантропных грызунов. Поселения горных сусликов, расположенные в труднодоступных местах, в лучшем случае обследовались один раз в сезон, а в связи с ограничением финансирования могут не обследоваться в течение нескольких лет.

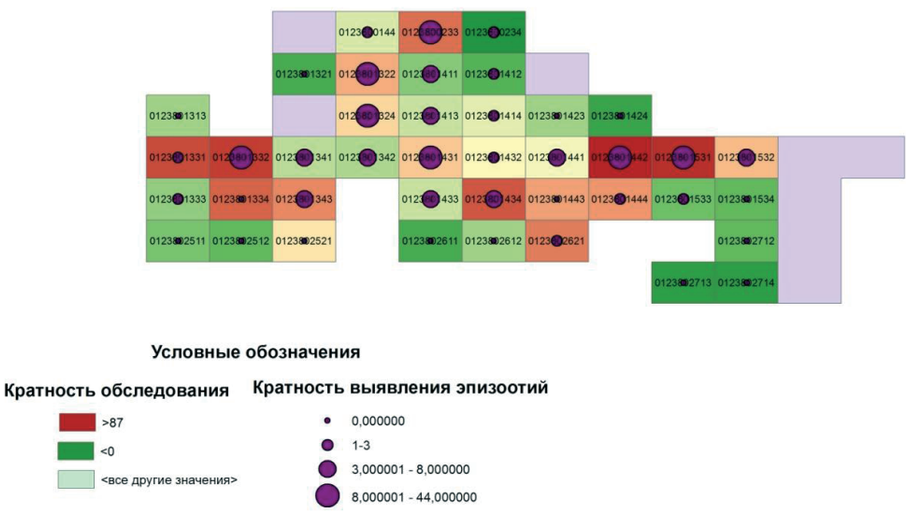


Рисунок 19. Кратность обследования и кратность регистрации эпизоотий чумы в Центрально-Кавказском высокогорном природном очаге чумы

Между кратностью регистрации эпизоотий чумы в секторе и кратностью обследования сектора наблюдается достоверная корреляционная связь (коэффициент ранговой корреляции Спирмена r = 0,685 при p<0,05). Однако характер связи достаточно сложный. Существует ряд секторов, в которых эпизоотия не обнаруживается даже при многократном обследовании, или обнаруживается в единичных случаях. Наблюдаются и противоположные ситуации: эпизоотии выявляются при редком обследовании (рисунок 19).

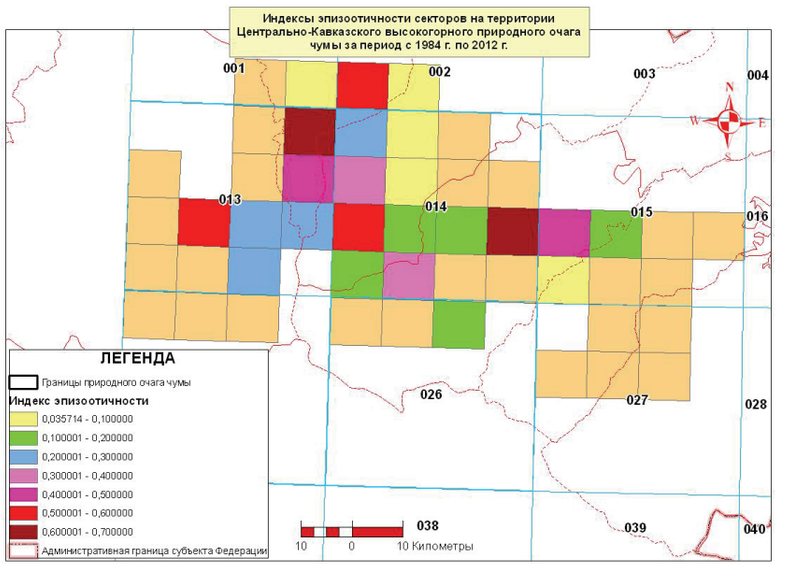


Рисунок 20. Индекс эпизоотичности территории Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы (составитель Мезенцев В.М.)

Эти особенности обследования сказались на эпизоотическом районировании очага (рисунок 20), к результатам которого следует относится с определённой осторожностью.

7.3 Особенности паразитарной структуры природного очага

В восточной части очага, расположенной в Кабардино-Балкарской республике (КБР), качественный состав сочленов паразитарной триады сходен с равнинными природными очагами сусликового типа. Здесь распространены типичные штаммы чумного микроба, а основные носители – горные суслики – по генетическим критериям стоят ближе к малым сусликам Предкавказья

[Онищенко, Кутырев, 2004]. Однако видовой спектр основных переносчиков чумы в различных группах поселений горных сусликов существенно отличается. Для анализа выбраны три группы поселений горного суслика. Первая группа объединяет поселения в восточной части очага, в которых имеются в качестве одного из основных переносчиков блохи *N. setosa*.

Вторая группа – поселения горного суслика в восточной части очага, на которых блохи *N. setosa* или не встречаются, или их численность находится на очень низком уровне. Третья группа поселений находится в западной части очага, в пределах Карачаевского и Малокарачаевского районов Карачаево-Черкесской республики (КЧР). Штаммы чумного микроба, циркулирующие здесь, обладают сниженной вирулентностью, ауксотрофностью по пролину, наличием дополнительной четвертной плазмиды. В качестве основных переносчиков выступают блохи только одного вида – *Cit. tesquorum*.

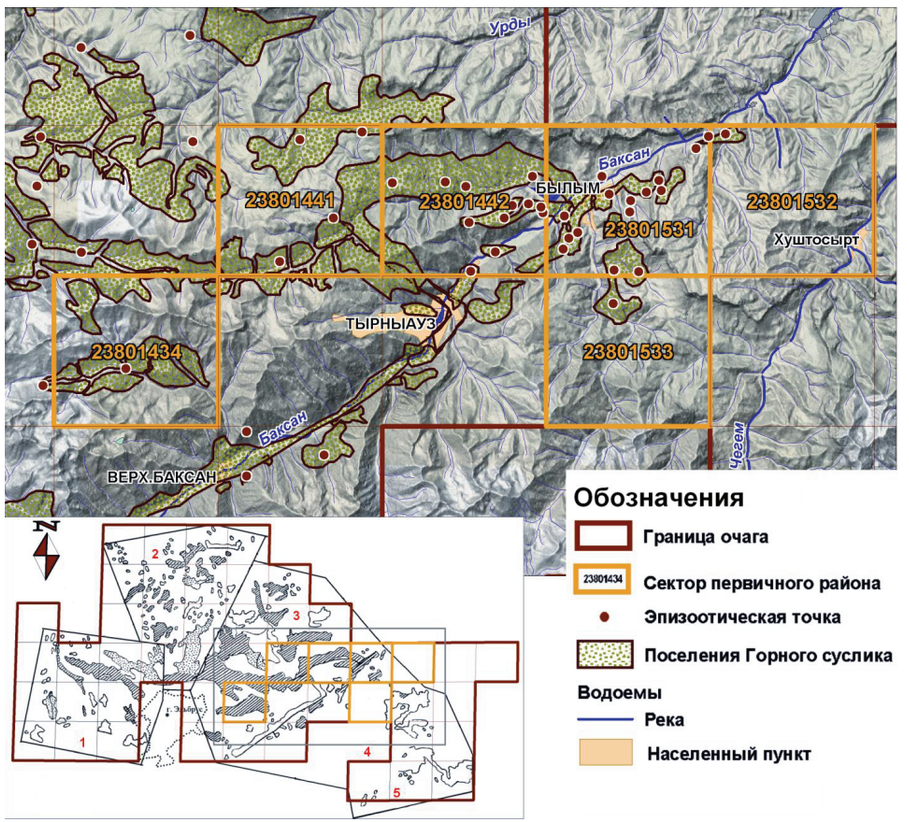


Рисунок 21. Карта-схема Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы (внизу) и участок природной очаговости в горной степи долины р. Баксан (вверху)

Обозначения ландшафтно-эпизоотологических районов: 1 – Верхне-Кубанский,

2 – Кубано-Малкинский, 3 – Малко-Баксанский, 4 – Баксано-Чегемский,

5 – Чегемо-Черекский.

Непосредственными критериями дифференциации первой и второй групп послужили данные о выделении штаммов чумного микроба от блох *N. setosa*. По этому признаку к первой группе отнесены поселения горных сусликов, расположенные в пределах шести первичных секторов: 23801434, 23801441, 23801442, 23801531, 23801532, 23801533 (рисунок 21).

Они находятся преимущественно в горной степи долины р. Баксан как на правом берегу, т. е. в Баксано-Черекском ландшафтно-эпизоотологическом районе, так и на левом – в Малко-Баксанском ландшафтно-эпизоотологическом районе Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы. Их общая площадь составляет около 4800 га, что равно 48–50 % площади всех поселений, расположенных на горно-степных участках Малко-Баксанского и западной части Баксано-Черекского ландшафтно-эпизоотологических районов.

Эти поселения получили названия урочищ, в которых они расположены: 1-е ущелье, 3-е ущелье, Былым, Былым (огороды), Верхний Перк, Гижгит I, Гижгит II, Калакол, Камук, Коштан, Кырбаши, Кюльходжар, окрестности пос. Былым, Перк, Ранбаши, Сад, Старый Былым, Хычау, Шашбоуат.

Вторая группа объединяет поселения горного суслика в восточной части природного очага, на которых не зарегистрированы зараженные чумным микробом блохи *N. setosa*. В их пределах блохи *N. setosa* могут встречаться в отдельных поселениях горного суслика, но с меньшей численностью по сравнению с горной степью [Никульшин, 1978].

Блохи данного вида не обнаруживались зараженными по данным многолетнего эпизоотологического обследования. Они встречаются преимущественно в зоне субальпийских и альпийских лугов в правобережье р. Малка на западе, и бассейне р. Баксан на востоке.

Общая площадь поселений носителя на них составляет около 21 тыс. га. В их пределах блохи *N. setosa* могут встречаться в отдельных поселениях горного суслика, однако, по данным многолетнего эпизоотологического обследования, случаев их заражения не наблюдалось.

Эпизоотии в урочищах, расположенных в горной степи долины р. Баксан, имеют два пика активности. Первый – весенний, приходится на апрель, второй – на июнь (рисунок 22).

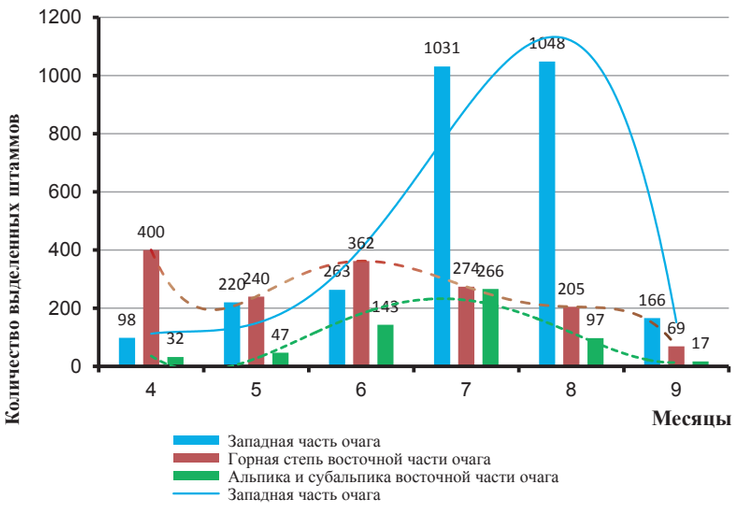


Рисунок 22. Эпизоотическая активность в горной степи р. Баксан, в зонах альпийских и субальпийских лугов восточной части, западной части Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы

Сезонная активность эпизоотий в зонах альпийских и субальпийских лугов восточной части очага имеет характер одновершинной кривой с максимальным количеством выделенных штаммов в июле. При этом она проявляет статистически достоверное сходство с таковою в западной части очага *($r_{s1} = 0,786$)* и одновременно отличается от горной степи долины р. Баксан *($r_{s2} = 0,314$)*.

Сезонность эпизоотий в представленном случае сходна с таковою в западной части очага.

Представляет интерес насколько влияет высотно-климатическая зональность на течение эпизоотий в западной части очага (рисунок 23).

Для анализа эпизоотической активности в зонально-высотных поясах западной части очага нами избраны следующие группы участков. Группа альпийского пояса представлена поселениями: Бечасын, Верховья р. Чечик-Таханасу, Верховья р. Таханасу, Ипподром, Кызыл-Кол, Левый берег р. Чечик-Таханасу, Правый берег р. Чечик-Таханасу, Чечик-Таханасу, Шаушуиб. Горностепной пояс – окрестности а. Хасаут

(Кубано-Малкинский ландшафтно-эпизоотологический район). Поселения на субальпийских участках – Еникол и Садырляр (Верхне-Кубанский ландшафтно-эпизоотологический район).

В целом отмечается одинаковое течение эпизоотий во всех ландшафтно-географических зонах. Пики эпизоотий наблюдаются в июле-августе, весенние подъемы эпизоотической активности в зоне горных степей не зарегистрированы.

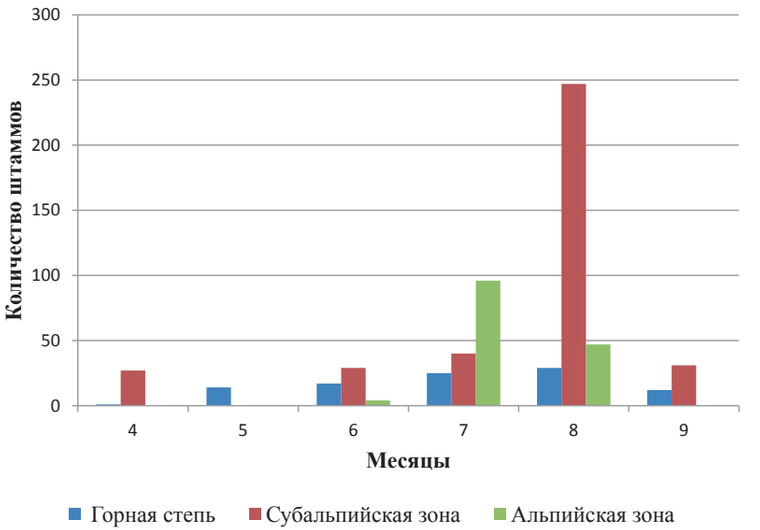


Рисунок 23. Эпизоотическая активность в разных ландшафтно-географических зонах западной части Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы

Таким образом, в структуре паразитарной системы Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы установлено наличие трех участков природной очаговости. Участок природной очаговости в горной степи долины р. Баксан имеет паразитарную систему, сходную по структурной организации и функционированию с равнинными очагами сусликового типа. Он располагается в пределах следующих секторов первичных районов: 23801434, 23801441, 23801442, 23801531, 23801532, 23801533.

Участок природной очаговости западной части составляет основную территорию Центрально-Кавказского высокогорного природного очага. Данный участок в процессе эволюции под действием климатических факторов высокогорья приобрел специфические черты каждого из сочленов паразитарной системы, что послужило основой особен-

ностей его функционирования. Он имеет сходство с Тувинским горным природным очагом чумы, в котором также отсутствуют блохи *N. setosa,* и эпизоотическая активность характеризуется одновершинной кривой с апогеем в июле-августе (Иннокентьева, Попков, Вержуцкий и др., 2002; Базанова, Попков, Галацевич, 2004; Вержуцкий, 2003). Несомненно, что отмеченное сходство является частичным, т. к. Тувинский очаг является полигостальным, а Центрально-Кавказский высокогорный – моногостальным. Оно касается периода 1964–2012 гг., т. е. до выявления эпизоотий на монгольских и серых сурках, когда в качестве основного носителя выступал длиннохвостый суслик [Ростовцев и др., 2007, Попков, и др., 2007, Кутырев и др. 2014]. Сходство очагов может быть использовано для оптимизации приемов эпидемиологического надзора, профилактических мероприятий, а также методологии изучения горных природных очагов сусликового типа.

Участок в зоне альпийских и субальпийских лугов восточной части очага располагается между указанными выше территориями и, видимо, представляет промежуточный вариант в плане структурной и функциональной организации паразитарной системы.

Согласно теории В.Д. Белякова с соавт. (1986), популяции возбудителя инфекции и носителя в эпидемическом (эпизоотическом) процессе претерпевают взаимообусловленные изменения. На разных этапах эпизоотического процесса вирулентность возбудителя то снижается в связи с возрастающей устойчивостью популяции носителя, то повышается, когда устойчивость основного носителя идет на убыль. Эту закономерность для возбудителя чумы отметил И.С. Тинкер (1940) в своей монографии, ставшей классической: «Эпизоотология чумы на сусликах». В частности, им было показано, что патологоанатомические изменения, встречаемые у чумных сусликов в период естественного течения эпизоотии в природе, резко варьируют. В первой половине интенсивного течения эпизоотии в популяции сусликов доминируют септические формы чумы, указывающие на высокую вирулентность возбудителя и высокую восприимчивость сусликов. При этом патологоанатомические изменения выражены в слабой степени, что указывает на скоротечность инфекционного процесса. Во втором периоде течения эпизоотии, в результате постепенного изменения взаимоотношений между вирулентностью возбудителя и резистентностью организма, начинает нарастать количество бубонных форм чумы и в последующем бубонная форма становится единственной. Продолжительность течения инфекции у каждого животного

удлиняется, вследствие чего представляется возможным легко выявить дегенеративные изменения внутренних органов и наличие характерного первичного бубона. В условиях западной части Центрально-Кавказского высокогорного природного очага установлено, что пребывание чумного микроба в организме иммунизированных горных сусликов в ряде случаев ведет к снижению вирулентности [Тарасова, Пилипенко, Таран и др. 1980]. Иными словами, важным признаком функционирования паразитарной системы может служить летальность горных сусликов от чумы в природных условиях.

Сведения о вирулентности 60 штаммов микроба чумы были заимствованы из паспортов штаммов, хранящихся в коллекции ФКУЗ Ставропольский противочумный институт Роспотребнадзора. Вирулентность изучалась в первый год поступления культур. Из горной степи долины р. Баксан удалось найти в коллекции 18 штаммов с определенной вирулентностью, и выделенных в разные месяцы эпизоотического сезона. В западной части Верхне-Кубанского и Кубано-Малкинского ландшафтно-эпизоотологических районов найдено 42 штамма с указанными характеристиками. К сожалению, не удалось обнаружить сведений о вирулентности штаммов из альпики и субальпики восточной части очага.

Дифференциация штаммов по вирулентности проводилась по Г.П. Апарину (1989) на высоковирулентные, вирулентные, средневирулентные, слабо- и авирулентные. Высоковирулентные штаммы вызывают гибель белых мышей в дозе LD_{50} 10–10^{2} м.к.; вирулентные штаммы – LD_{50} от 101 до 10^{3} м.к.; средневирулентные (умеренно вирулентные) – LD_{50} от 1001 до 10^{4} м.к.; слабовирулентные – LD_{50}–10^{4} м.к. и более. Авирулентные штаммы при подкожном и внутрибрюшинном введении не вызывают гибели лабораторных животных.

В горной степи долины р. Баксан из 18 штаммов, выделенных с апреля по август, только пять (28,8 %) определены как вирулентные. Основная доля относится к высоковирулентным. Вирулентные штаммы выделены в июне, т. е. на летнем пике эпизоотической активности, и в августе – на стадии затухания эпизоотий (рисунок 24).

В западной части очага на стадии нарастания эпизоотической активности (май – июнь) выделяются преимущественно вирулентные штаммы микроба чумы. Во время максимальной эпизоотической активности (июль – август) при наличии вирулентных культур появляются слабовирулентные штаммы. На спаде эпизоотий (сентябрь – ок-

тябрь) выделяются средневирулентные и слабовирулентные штаммы микроба чумы (рисунок 25).

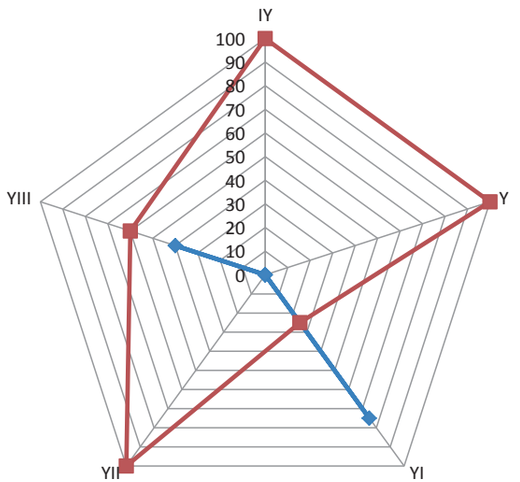


Рисунок 24. Вирулентность штаммов микроба чумы, выделенных в горной степи долины реки Баксан

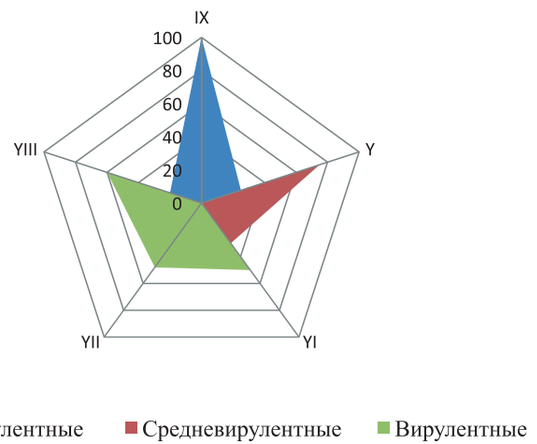


Рисунок 25. Вирулентность штаммов микроба чумы, выделенных в западной части Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы

Таким образом, вирулентность штаммов микроба чумы, выделенных в разных частях Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы, в сезонном аспекте согласуется с основными постулатами учения В.Д. Белякова с соавт. (1987). В горной степи долины реки Баксан на подъеме и пике эпизоотической активности преобладают высоковирулентные штаммы. В период спада эпизоотической активности вирулентность штаммов чумного микроба снижается.

В западной части природного очага в период подъема эпизоотической активности преобладают средневирулентные штаммы, в период наибольшей активности – вирулентные, но при наличии уже слабовирулентных культур, и во время спада – средневирулентные и слабовирулентные штаммы.

Эпизоотии на разных участках природной очаговости имеют свои особенности в части вовлечения в процесс основного носителя на разных стадиях сезона. В горной степи уже в апреле инфицированными были 24,4 % сусликов от всего числа животных из этого участка, исследованных в течение сезона. На пике активности в июне этот показатель составил 33,7 %. В западной части очага в апреле обнаружены инфицированными всего 1 % зверьков, единичными были находки и в мае.

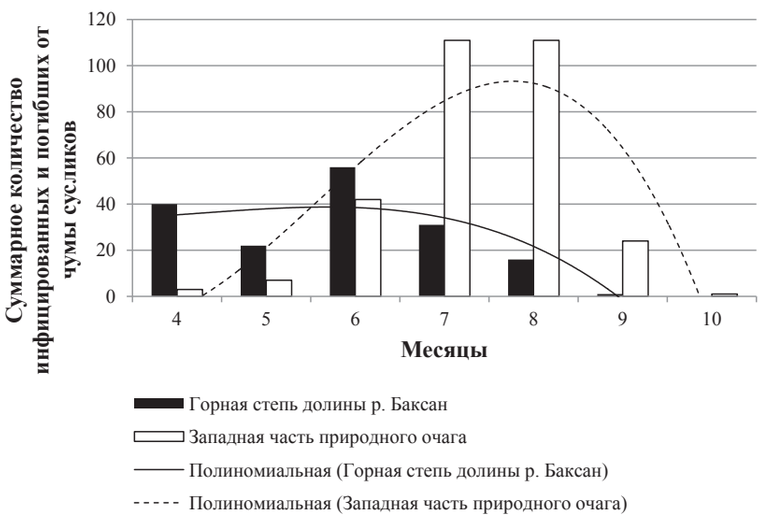


Рисунок 26. Количество инфицированных горных сусликов и трупов этих зверьков, погибших от чумной инфекции, в течение эпизоотического сезона в горной степи долины р. Баксан и западной части природного очага

Пиком активности следует считать июль-август, в этот период зарегистрированы 74,2 % погибших и больных сусликов (рисунок 26).

Летальность в горной степи долины р. Баксан характеризуется высокими показателями в первой половине эпизоотического сезона, которые постепенно снижаются к августу, а в сентябре – периоде, когда происходит залегание сусликов в зимнюю спячку, не обнаруживаются зараженные суслики или трупы этих животных (таблица 19).

В зоне альпийских и субальпийских лугов восточной части очага летальность сусликов растет с апреля, достигая максимальных показателей в августе, и продолжает регистрироваться с некоторым понижением в сентябре.

Различия по этому показателю с горной степью обладают статистической значимостью *(r_{s3} = 0,086)*.

Летальность регистрируется весь эпизоотический сезон, как в горной степи, но с продолжением в сентябре, за счет более позднего залегания горного суслика в зимнюю спячку, а максимальные показатели регистрируются, как в западной части, в середине лета.

Иная картина наблюдается в Кубано-Малкинском и Верхне-Кубанском ландшафтно-эпизоотологических районах, составляющих западную часть природного очага.

В целом динамика летальности у них относится к одной генеральной совокупности: корреляция является статистически значимой (**r_{s4} = 0,943).** В апреле и мае летальность не регистрируется, но уже в июне достигает максимального значения в сезоне. В июле и августе она, снижаясь, остается на достаточно высоком уровне. Кубано-Малкинский и Верхне-Кубанский районы имеют статистически достоверные различия летальности сусликов с территорией восточной части очага, в зоне альпийских и субальпийских лугов (r_{s5} = 0,643 и r_{s6} = 0,586**),** и горной степью в долине р. Баксан (r_{s7} = 0,071 и **r_{s8}** = 0,129 соответственно).

Таким образом, установлены различия в течение эпизоотического процесса по признаку летальности горных сусликов от чумной инфекции на разных участках очага.

Таблица 19

Летальность горных сусликов на разных участках Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы

Участки природного очага	Летальность в течение эпизоотического сезона (%)					
	апрель	май	июнь	июль	август	сентябрь
Горная степь в долине р. Баксан	55	54,5	56,6	30	18,8	0
Альпика и субальпика в восточной части очага	40	37,5	46,2	51,6	57,1	33,3
Западная часть очага, Кубано-Малкинский район	0	0	64	35,4	38,5	5
Западная часть очага, Верхне-Кубанский район	0	0	41,2	25	11,9	7,1

В горной степи долины р. Баксан зараженные чумной инфекцией суслики и трупы регистрируются в течение всего эпизоотического сезона, исключая сентябрь, максимальные значения летальности приходятся на июнь, к концу лета они постепенно снижаются. В западной части природного очага в начале эпизоотического сезона, апреле и мае, летальность не регистрируется, в этот период зараженные суслики обнаруживаются при эпизоотологическом обследовании очень редко. В июне происходит всплеск эпизоотической активности – отмечаются самые высокие значения летальности. В июле летальность начинает снижаться, хотя абсолютное число зараженных сусликов и трупов чумных сусликов достигает наибольших значений.

Участок природной очаговости в зоне альпийских и субальпийских лугов восточной части очага характеризуется промежуточным положением: летальность регистрируется, начиная с весенних месяцев, как в горной степи, но продолжает отмечаться осенью, как в западной части очага.

7.4 Прогнозирование эпизоотической активности Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы

Использованы архивные данные ФКУЗ «Кабардино-Балкарская ПЧС»: журналы вскрытия грызунов, ежегодные отчеты об эпизоотологическом обследовании за 1989–2015 гг. и наши собственные данные за 2010–2016 годы. Метеорологические данные по метеостанции «Кисловодск» за этот же период получены из http://meteo.ru/ и http://www.pogodaiklimat.ru/monitor.php.

Для статистической обработки использованы методы непараметрического корреляционного анализа Спирмена, регрессионный анализ, в том числе метод главных компонент, квартильный анализ, непрерывная последовательная статистическая процедура распознавания

(Гублер, 1978; Дубянский, 1992). Использовался пакет статистических программ Past (http://folk.uio.no/ohammer/past/), пакет анализа Microsoft Excel и программное обеспечение, разработанное В.М. Дубянскими и др., (2018).

Эпизоотическая активность очага измерялась в количестве «зараженных» секторов, т. е. секторов, в которых бактериологически подтверждалась циркуляция микроба чумы (Дубянский, 1992). Мы не использовали данные о носителях с антителами к микробу чумы в связи с неоднозначностью трактовки результатов серологических исследований для этого очага, особенно в последние годы.

Всего было использовано 10 экологических факторов, включающих 74 показателя. Три биотических фактора включали 12 показателей: численность горных сусликов (*Spermophilus musicus* Menetries, 1832) на 1 га по очагу в среднем, численность горных сусликов в Баксано-Чегемском, Верхне-Кубанском, Кубано-Малкинском, Малко-Баксанском эпизоотических участках, процент взрослых самок от всей популяции, процент взрослых самцов от всей популяции, процент молодых самок от всей популяции, процент молодых зверьков от всей популяции, численность блох на 1 га в очаге в целом, численность блох в гнезде горного суслика, индекс обилия блох на зверьках.

Семь абиотических факторов включали 64 показателя: среднемесячная температура воздуха, сумма осадков за месяц, среднемесячное атмосферное давление, количество часов солнечного сияния за месяц, отношение температуры к осадкам (среднемесячные), гидротермический коэффициент (ГТК) Селянинова – за 12 месяцев, солнечная активность, выраженная числами Вольфа-Вольфера по годам, годовая сумма температур, годовая сумма осадков.

Так как значительная часть метеорологических показателей прямого действия нам недоступна, мы можем обсуждать конкретные причины их информативности относительно эпизоотической активности только для среднемесячной температуры, суммы осадков за месяц, солнечной активности и ГТК. Об остальных абиотических факторах, которые являются в значительной степени аппроксимацией показателей прямого воздействия, мы можем дать суждение, как о «благоприятных» или «неблагоприятных».

Прогностическая модель. Для создания прогностической модели мы использовали последовательную статистическую процедуру распознавания (НПСПР), которая широко использовалась для прогнозирования эпизоотической активности различных частей Среднеазиатского природного пустынного очага чумы (Дубянский, 1992). Результаты получены в виде табличной статистической модели, в которой рассчитана важность каждого экологического показателя для экосистемы очага в целом в безразмерной величине – информативности Кульбака, и диапазоны значений каждого показателя с количественной оценкой его возможного влияния на эпизоотическую активность в каждый конкретный год в безразмерной величине – прогностическом коэффициенте (Приложение, таблица 1). Модель построена для распознавания альтернативы: наличие или отсутствие хотя бы одного сектора первичного района, в котором эпизоотия подтверждена бактериологически. Уровень ошибки диагноза выбран 0,01.

Из 74 доступных нам экологических показателей, информативных относительно будущего состояния очага по выбранной альтернативе, оказалось 24. Около 50 % (13) – общие как для диагностики состояния очага в текущем году, так и для прогнозирования состояния очага на будущий год. Из биотических предикторов общими являются показатели численности горного суслика на 1 га в целом по очагу, а также в Верхне-Кубанском, Баксано-Черекском и Кубано-Малкинском участках и процент взрослых самок в популяции. Из абиотических – среднемесячное атмосферное давление в марте, в феврале, отношение температуры к осадкам в октябре, количество часов солнечного сияния в сентябре, феврале, сумма осадков за месяц в июле и марте, среднемесячная температура воздуха в марте.

Согласно порядку расчета модели, серии данных разделяются на 6 диапазонов. Соответственно, при использовании серий многолетних данных желательно, чтобы обучающая группа включала не менее 18 лет (при равновероятном распределении значений хотя бы по три значения на диапазон). Исходя из этого условия проверка прогнозов была сделана с 2008 г. по 2017 годы.

Таблица 20

Краткосрочный (1 год) прогноз наличия или отсутствия хотя бы одного сектора первичного района, в котором эпизоотия подтверждена бактериологически

Год	Прогноз: эпизоотия регистрируется/не регистрируется	Вероятность исполнения	Проверка прогноза
2008	Не регистрируется	99,9	Верный
2009	Не регистрируется	99,9	Верный
2010	Не регистрируется	99,9	Верный

Год	Прогноз: эпизоотия регистрируется/не регистрируется	Вероятность исполнения	Проверка прогноза
2011	Не регистрируется	99,7	Верный
2012	Не регистрируется	99,9	Верный
2013	Не регистрируется	99,9	Верный
2014	Не регистрируется	99,9	Верный
2015	Не регистрируется	99,8	Верный
2016	Не регистрируется	99,9 (90*)	Верный
2017	Не регистрируется	99,9 (95*)	Верный

*Предварительная вероятность исполнения прогноза, расчет основан на неполных данных.

Доступные нам метеорологические данные и часть данных о структуре популяции горного суслика поступают с отставанием на 1–2 года, поэтому прогноз на 2016–2017 годы был дан сначала с предварительным результатом. После поступления данных прогноз на 2016 год был уточнен (таблица 20).

Определено прогностическое значение различных пространственных частей очага. Наиболее информативны показатели численности горного суслика в Верхне-Кубанском и Баксано-Черекском участках. Информативность уровня численности сусликов в Кубано-Малкинском и Малко-Баксанском участках, практически вдвое ниже.

7.5 Использование данных о зараженности случайных носителей и переносчиков возбудителя чумы, как индикаторов интенсивных эпизоотий

Важное значение для оценки состояния природного очага чумы имеет определение условий вовлечения мелких млекопитающих в эпизоотии в Центрально-Кавказском высокогорном природном очаге чумы при эпизоотиях различной интенсивности.

При выяснении основных факторов, способствующих вовлечению мышевидных грызунов в эпизоотии, мы рассматривали два: высокая численность мышевидных грызунов в местах эпизоотий и высокая интенсивность эпизоотий среди основных носителей.

Для решения поставленной цели были проанализированы первичные данные эпизоотологического обследования очага за все годы наблюдения с помощью созданной нами базы данных на основе компьютерной программы Excel Microsoft Office 2000. Кроме того, были использованы результаты полевого эксперимента, проведенного осенью 1992 г. на территории природного очага. Задачей эксперимента было изучить зараженность чумой мелких млекопитающих, отловленных на участках, где в текущем году были зарегистрированы интенсивные эпизоотии среди горных сусликов. Интенсивность эпизоотий оценивали по зараженности зверьков и их эктопаразитов на конкретном участке и в определенный промежуток времени.

За период планового наблюдения за Центрально-Кавказским высокогорным природным очагом чумы зарегистрировано всего девять случаев обнаружения зараженных чумой мелких млекопитающих или их эктопаразитов (таблица 21).

Указанные поселения находятся в секторах первичных районов, где по данным многолетних наблюдений регистрируются наиболее активные эпизоотии. Обнаружение зараженных мелких млекопитающих и их эктопаразитов относятся во всех случаях, кроме одного, к годам высокой активности эпизоотий в пределах не только первичных секторов, но и конкретных урочищ. Исключением стал случай обнаружения трупа бурозубки, из которого выделен возбудитель чумы в урочище Битюк-Тюбе в августе 1978 года. В этот период эпизоотические проявления в местной популяции горного суслика не были отмечены.

Эпизоотии чумы в выше указанных местах характеризовались следующим образом.

Окрестности поселка Былым, 1972 г. Выделен один штамм от лесных мышей. Мыши были отловлены у пос. Былым (Комсомольская ферма) и в двух км от г. Тырныауз.

Таблица 21

Местоположение и сроки изоляции штаммов микроба чумы от мелких млекопитающих и их эктопаразитов при плановом эпизоотологическом обследовании

№ п/п	Объекты выделения штаммов микроба чумы	Сектора первичных районов	Название урочища, где выделены штаммы микроба чумы	Годы и месяцы выделения
1.	Малая лесная мышь	23801531	пос. Былым, Баксано-Чегемского ЛЭР	1972 Сентябрь

№ п/п	Объекты выделения штаммов микроба чумы	Сектора первичных районов	Название урочища, где выделены штаммы микроба чумы	Годы и месяцы выделения
2.	Ct. golovi из шерсти полевки водяной	23801411	урочище Харбас, Кубано-Малкинского ЛЭР	1973 Август
3.	Ct. golovi из шерсти полевки водяной	23800233	долина реки Хасаут, Кубано – Малкинского ЛЭР	1974 Май
4.	L. taschenbergi из шерсти полевки обыкновенной	23800233	долина реки Хасаут, Кубано – Малкинского ЛЭР	1974 Сентябрь
5.	Am. rossicus из шерсти предкавказского хомяка	23800233	долина реки Хасаут, Кубано – Малкинского ЛЭР	1974 Май
6.	Труп кавказской бурозубки	23801343	урочище Битюк-Тюбе, Верхе-Кубанского ЛЭР	1978 Август
7.	Ct. golovi из шерсти полевки водяной	23801442	урочище Гижгит, Малко-Баксанского ЛЭР	1981 Июнь
8.	Малая лесная мышь	23801442	урочище Кырбаши, Малко-Баксанского ЛЭР	1990 Апрель
9.	L. taschenbergi из шерсти малой лесной мыши	23800233	долина реки Хасаут, Кубано – Малкинского ЛЭР	1992 Август

Зараженность основных носителей на данном участке – 33 %, блох без определения видовой принадлежности – 21 %. Численность мелких млекопитающих в 1972 году не отличалась от среднемноголетнего уровня на этой территории очага: 6,6 % против 6,8–8,5 % попаданий в ловушки.

Урочище Харбас, август 1973 г. Интенсивная эпизоотия чумы на горных сусликах: зараженность зверьков составила 15 % без учета найденных трех трупов сусликов, погибших от чумы, а зараженность блох – 10 %.

Видовой состав зараженных блох, помимо массовых видов, собранных с трупов и живых сусликов (C. tesquorum, Ct. golovi, Fr. semura), включал малочисленный вид Or. iloveiskii и блох Ct. golovi, счесанных с водяной полевки. Численность мелких млекопитающих была невысокой, составляя на разных участках очага 1,2–7,1 %.

Урочище Гижгит, 1981 г. Интенсивная эпизоотия. В апреле выделено 95 штаммов микроба чумы. Обнаружено три трупа сусликов. Блохи, счесанные с трупов (без определения) дали 80 культур чумы. В июне зараженность сусликов составила 40 %, июле – 15 %. В шерсти трупов сусликов и их гнездах найдены зараженные чумой клещи Ix. laguri. В весенний период видовая принадлежность блох по техническим причинам не определялась. В июне обнаружена зараженная блоха Ct. golovi в шерсти водяной полевки.

Кырбаши, 1990 г. Самая интенсивная эпизоотия из числа обсуждаемых в данной работе. В апреле выделено 125 штаммов микроба чумы, из них только от трупов горных сусликов 12, зараженность сусликов – 25 %, блох – 30 %. В мае – июне выделено 25 и 22 штамма, июле и августе – по два. В числе зараженных эктопаразитов как массовые виды блох суслика в данном участке очага, так и блохи других видов мелких млекопитающих и клещи. Один штамм выделен от лесной мыши.

Долина реки Хасаут, 1974 г. Эпизоотия характеризовалась как напряженная. Зараженность сусликов в мае составляла 5 %, блох – 4,3 %. В июле эти показатели достигли 15 % и 22 % соответственно. В августе зараженность сусликов оставалась на прежнем уровне, а зараженных блох несколько снизилось (5,7 %). В сентябре был обнаружен один труп суслика, а зараженность блох уменьшилась до 0,84 %, что значительно превышает средние многолетние значения зараженности блох по очагу – 0,2 %. Видовой состав зараженных блох дополнен Or. iloveiskii, L. taschenbergi из шерсти полевки обыкновенной, Am. rossicus из шерсти предкавказского хомяка.

В 1992 году нами были проведены полевые исследования в местах течения интенсивных эпизоотий в текущем году. Так, в долине реки Хасаут наблюдался очередной пик активности эпизоотий чумы на горных сусликах, их зараженность достигла в августе 25 %. В августе в окрестностях аула Хасаут отловлено девять особей мыши лесной, три – мыши домовой, пять – полевки гудаурской и четыре – полевки кустарниковой. В октябре в пределах аула подобрана агонирующая мышь домовая.

На плато Бичесын в октябре были отловлены 21 особь полевки обыкновенной, две – полевки гудаурской, раскопаны шесть гнезд полевки обыкновенной.

При лабораторном исследовании полученного материала из окрестностей а. Хасаут было выделено шесть штаммов микроба чумы, из них два штамма от блох L. taschenbergi, счесанных с лесных мышей, один – от агонирующей домовой мыши. Исследование материала, добытого на плато Бичесын, дало следующие результаты: выделено два штамма от полевок обыкновенных (все добытые мелкие млекопитающие исследовались индивидуально), один штамм от блох Ct. golovi из гнезда полевки обыкновенной.

Соотношение блох в сборах полевого материала выражается в индексах доминирования. Индекс доминирования, предложенный И. Ба-

логом (1958), показатель, отражает отношение числа особей (ni) какого-либо вида к общему числу видов (N) в биоценозе.

В количественном выражении вероятность такого события соответствует индексу доминирования, который представляет собой долю блох учитываемого вида, выраженную в процентах, по отношению к суммарному обилию всех видов в изучаемом материале. Возможно, что индексы доминирования могут служить количественным выражением вероятности участия разных видов в эпизоотическом процессе. В этой связи нами определена корреляция индексов доминирования блох в разных биотопах и количества штаммов микроба чумы (таблица 22). Здесь нами использованы данные Н.Ф. Лабунец [Дятлов с соавт., 2001] об индексах доминирования блох из разных биотопов в Баксанском ущелье. Количество штаммов микроба чумы, выделенное от блох из разных биотопов за весь период наблюдения за природным очагом в данном ущелье, определено нами при помощи электронной базы данных.

Установлено, что индексы доминирования блох разных видов, отловленных во входах нор, коррелируют с количеством выделенных от них штаммов чумного микроба (rs = 0,886). В других биотопах такой корреляции не отмечается, что связано, по-видимому, с относительно небольшой выборкой количественных показателей. Тем не менее можно предположить, что вероятность обнаружения блох, зараженных чумой, в количественном плане выражается величиной индекса доминирования, выраженного в виде десятичной дроби.

Так, *Cit. tesquorum* имеют самый высокий индекс доминирования – 95,1 % (вероятность – 0,951) в шерсти суслика, меньше во входах нор – 79,1 % (0,791), и самые малые значения отмечаются в гнездах – 55 % (0,55).

Таблица 22

Индексы доминирования блох из разных биотопов и количество выделенных от них штаммов микроба чумы

№ п \ п	Виды блох	Биотопы	Индексы доминирования (%)	Количество штаммов (абс.)	Доля зараженных блох (%)
1. 1. 1.	Cit. tesquorum	входы нор	79,1	89	20
		гнездо	55	68	15
		суслик	95,1	113	26
2. 1. 1.	Ct. golovi	входы нор	4	13	3
		гнездо	20,8	20	5
		суслик	1,1	16	4
3. 1. 1.	Ct. orientalis	входы нор	7,6	19	4
		гнездо	8,3	9	2
		суслик	1,1	3	1
4. 1. 1.	F. semura	входы нор	1,7	16	4
		гнездо	1,4	10	2
		суслик	0,6	7	2
5. 1. 1.	N. setosa	входы нор	6,4	24	5
		гнездо	14,2	17	4
		суслик	1,9	7	2
6.	Or. ilovaiskii	входы нор	0,9	2	0,005

В целом по очагу сборы *Cit. tesquorum* имеют индекс доминирования 80 %. При эпизоотиях самого слабого, неинтенсивного течения, обнаруживаются в первую очередь зараженные блохи этого вида и чаще всего из очесов шерсти горного суслика. По мере повышения активности эпизоотического процесса начинают выделяться штаммы чумного микроба от блох с более низкими индексами доминирования. При эпизоотиях очень высокой интенсивности в процесс вовлекаются блохи, численность которых выражается самыми малыми индексами доминирования, такими как у блох *Or. ilovaiskii*, отловленных во входах гнезд, – 0,9 %. Кроме того, при очень интенсивных эпизоотиях могут обнаруживаться неспецифические для горных сусликов эктопаразиты, например, иксодовые клещи.

Из таблицы 23 видно, что малочисленные виды чаще вовлекаются в эпизоотии при интенсивном их течении, т. е. в первый период активности очага.

Таблица 23

Количество штаммов микроба чумы, выделенных от видов блох в периоды различной эпизоотической активности природного очага

Годы	Количество штаммов микроба чумы, выделенных от блох (абс. / %)						
	Citellophilus tesquorum	Ctenophthalmus golovi	Ctenophthalmus orientalis	Frontopsylla semura	Neopsylla setosa	Oropsylla iloveiskii	Rhadinopsylla li
1971 -1981	1764 /83,4	155/7	38 /2	78 /4	64 /3	7 /0,3	7 /0,3
1982–2000	1298 /84	144 /11	12 /1	45 /3	27 /2	18 /1	4 /0,3
2001–2015	104 /90	5 /4,5	1 /0,9	0 /0	2 /1,8	0 /0	0 /0

Во втором периоде определяется тенденция к снижению доли участия малочисленных видов в эпизоотическом процессе. В третьем периоде видна существенная разница с первыми двумя периодами. За 15 лет течения этого периода не обнаружено зараженных блох видов *Fr. semura, Or. iloveiskii* и *Rh. li.* Снижены доли *Ct. golovi, Ct. orientalis, N. setosa*. При этом доля *Cit. tesquorum* увеличилась до 90 %.

Таким образом, заражение чумой мелких млекопитающих и их эктопаразитов в условиях Центрально-Кавказского высокогорного природного очага происходит при высокой интенсивности эпизоотий. Вовлечение в эпизоотии блох разных видов происходит соразмерно с индексами доминирования. Соответственно, индикатором интенсивной эпизоотии могут являться:

– регистрация зараженных возбудителем чумы мелких млекопитающих и их эктопаразитов;

– блох, относящихся к видам с малыми значениями индекса доминирования (*Fr. semura, Or. iloveiskii* и *Rh. li.*).

ГЛАВА 8. ФАКТОРЫ ЭПИДЕМИОЛОГИЧЕСКОГО РИСКА НА ТЕРРИТОРИИ ОЧАГА

Исключительное значение в мониторинге и контроле очага имеют риски заражения людей, их специфика в условиях Центрального Кавказа. Представляется целесообразным выделить факторы биологического и социального плана, которые, несмотря на определенную связь, различаются природой изучаемых явлений.

8.1 Биологические факторы эпидемиологического риска

Способность блох, переносчиков чумы, питаться на человеке в значительной мере определяет возможное эпидемиологическое значение определенных видов блох, особенно если они относятся к массовым видам (Марапулец, Черченко, 1970; Князева, 1986).

Блохи *Cit. tesquorum* – самый многочисленный вид, паразитирующий на горных сусликах. Они являются основным переносчиком в паразитарной системе и наиболее вероятным источником инфекции при возможных эпидемических осложнениях. В природных условиях эти насекомые питаются 1,5–2 раза в день, не испытывая затруднений в поиске основных прокормителей – горных сусликов, численность которых в природном очаге достаточно высока, чтобы иметь потребность в питании на животных других видов. Тем не менее, определенные виды антропоургического воздействия на очаг, а также природные катаклизмы, например, наводнение, нарушают сложившуюся систему трофических связей, вызывая необходимость поиска других прокормителей. Очевидно, что главным фактором при этом является голодание.

Целью данных экспериментов было изучение активности нападения блох *Cit. tesquorum* на нехарактерных хозяев в зависимости от сроков голодания.

Результаты опытов представлены в таблице 24, из которой следует, что блохи активно нападают на своих естественных хозяев – горных сусликов при всех сроках голодания.

На третьи сутки голодания на сусликов напало 72,5 % блох, взятых в эксперименты. Это достоверно чаще, чем на белых мышей ($\varphi 1 = 6{,}622$), белых крыс ($\varphi 2 = 5{,}091$), обыкновенных полевок ($\varphi 3 = 11{,}222$) и людей ($\varphi 4 = 9{,}192$).

К 14 суткам наблюдения этот показатель увеличивается, достигая 95 % у горных сусликов. К этому времени частота нападений на другие объекты тоже увеличилась, хотя и оставалась меньшей, чем у сусликов, кроме белых крыс (φ5 = 3,373). Такая же тенденция имеет место и в отношения числа блох, пивших кровь: на пятые сутки питалось на горных сусликах 2,5 % насекомых, а на 14 сутки значительно больше – 22 % (φ6 = 4,653).

Таблица 24

Активность нападения и питания блох C. tesquorum на хозяев различных видов в зависимости от сроков голодания

Виды хозяев	Срок голодания (сутки)									
	3		5		7		9		14	
	% нападавших (Н) и питавшихся (П)									
	Н	П	Н	П	Н	П	Н	П	Н	П
Горный суслик	72,5	0	75	2,5	82,5	2,5	90	14	95	22
Белая мышь	27	0	35	0	42,5	2,5	50	2,5	77	5
Белая крыса	37,5	0	-	-	47,5	0	62,5	2,5	92,5	17,5
Обыкновенная полевка	5	0	25	0	30	10	42,5	10	50	10
Добровольцы	13	0	27	3,3	40	6,6	40	3,3	80	3,3

Активность питания на других животных также возрастала с девятых суток, приближаясь к значениям, полученным на горных сусликах.

На белых мышей и обыкновенных полевок блохи нападали с меньшей частотой, чем на крыс и, тем более сусликов. При этом активность нападения и питания к заключительному сроку наблюдения возрастали до значений, в целом, сопоставимых с питанием на сусликах.

В опытах с добровольцами возникла необходимость увеличения экспозиции, т. к. за одну минуту на руку человека нападало чрезвычайно малое число блох во все сроки наблюдения. За три минуты на руки добровольцев в первый срок наблюдения напало 13 % блох, затем этот показатель постоянно повышался и достиг 80 % к 14-м суткам эксперимента. Активность питания блох на добровольцах с пятых по 14-е сутки оставалась на одном уровне.

Таким образом, установлено, что блохи *Cit. tesquorum* имеют выраженную специализацию паразитизма: для своей жизнедеятельности они предпочитают своих естественных хозяев – горных сусликов. На животных других видов блохи нападают после периода голодания. Активность нападения на добровольцев существенно возрастала с увеличением срока голодания: если на третьи сутки голодания нападало 13 % блох, то к 14-м суткам доля напавших блох достигала 80 %. При этом кровососание регистрировалось с пятых суток до конца эксперимента примерно на одном уровне активности. Данные результаты в эпидемиологическом отношении можно трактовать следующим образом: в условиях природного очага при ненарушенных трофических связях блох *Cit. tesquorum* заражение людей чумой посредством укусов указанных насекомых является маловероятным событием. Трансмиссивный путь передачи чумной инфекции человеку возможен при лишении блох их основного хозяина – горного суслика, что возможно при некоторых видах антропогенного воздействия на природный очаг: строительные и дорожные работы, связанные с выбросом грунта, а вместе с ним субстратов гнезд горных сусликов на поверхность почвы. Также возможна такая ситуация при длительном нахождении людей в пределах суслиных поселений с установкой палаток на их норах.

Для определения продолжительности жизни блох в условиях, моделирующих субстрат гнезда суслика на поверхности почвы, в августе 1991 и 1992 гг. были проведены полевые опыты.

Опыты, направленные на определение сроков выживания и способности к нападению эктопаразитов, проводились на территории лабораторной базы Ставропольского противочумного института, расположенной в ауле Хасаут (Кубано-Малкинский ландшафтно-эпизоотологический район Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы).

В субстраты трех искусственных гнёзд из сухого сена были помещены 150 экземпляров, предварительно подкормленных на белых мышах блох *Cit. tesquorum* из чистого завода в инсектарии. Ящики находились под открытым небом, сверху они накрывались крышками из частой металлической сетки. В качестве объекта нападения для эктопаразитов использовали мешок из белой фланели, в который помещали бутыль с теплой водой (37° С). Объект укладывали в ящики в разные сроки от начала эксперимента: 7 -14, 16, 20, 22, 24, 25 сутки. Время экспозиции – 1 минута. После этого поверхность гнезда обследовали с использованием фланелевой салфетки. Всех напавших блох с мешка и салфетки собирали для определения видовой принадлежности и регистрации состояния желудочно-кишечного тракта, после чего возвращали в гнезда. Температура воздуха в период проведения полевого опыта колебалась от 18 до 25 о С, несколько раз выпадали осадки в виде дождя.

Наблюдения проводились с седьмых суток после подкормки. К этому времени практически у всех блох переваривание крови в желудках находилось на III – V стадиях по И.Г. Иоффу (1949).

В конце опыта, на 25 сутки наблюдения, проведен учет всех выживших к этому времени эктопаразитов. Из субстратов всех трех гнезд выбрали всего 15 экз. блох, т. е. 10 % от начального числа особей. Суммарно в трех гнездах в указанные сроки отмечено, соответственно 22, 16, 17, 8, 21, 23, 16, 12, 31 24, 17, 14, 9 напавших блох.

Таким образом, к концу срока наблюдения отмечено значительное снижение численности блох *Cit. tesquorum*: 10 % от числа взятых в эксперимент. При этом не наблюдалось выраженной тенденции к снижению числа напавших блох, что указывает на рост активности нападения эктопаразитов по мере нарастания сроков голодания.

Следующий полевой опыт был проведен с использованием гнезд горного суслика, добытых из обитаемых нор, при отсутствии эпизоотий в данном поселении. Гнезда помещались в оцинкованные ящики без дна, вкопанные в почву (Верхне-Кубанский ландшафтно-эпизоотологический район Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы, окрестности аула Учкулан). Наблюдения проводили ежедневно в течение 9 суток с трехкратной повторностью по описанной выше методике.

За время опыта на 1, 2, 3, 5, 6, 7, 8, 9 сутки наблюдения отметили 106, 109, 75, 59, 58, 50, 31, 85 напавших блох, соответственно. Соотношение видового состава среди напавших блох шло в сторону снижения доли *Cit. tesquorum* с 91 % в начале опыта до 65 % на 9 сутки наблюдения и увеличения доли *Ct. golovi* с 9 % до 35 %, соответственно. Среди напавших блох обоих видов молодые, не питавшиеся особи с меконием в желудке, составляли от 15 % до 25 % в течение всего срока наблюдения. Большая часть среди напавших питавшихся блох в первый день наблюдения имела в желудках алую и потемневшую кровь на I-II стадиях переваривания. Через несколько дней доля таких блох резко упала (в 5–7 раз на 3 сутки наблюдения), а процент голодных особей (III – IV стадии переваривания крови) значительно вырос. На 7 день наблюдения и далее все питавшиеся *Cit. tesquorum* находились на поздних стадиях переваривания крови. Среди *Ct. golovi* голодные блохи на 8–9 сутки наблюдения составили более 90 % от питавшихся особей.

Проведенные наблюдения показали, что в субстрате выброшенного на поверхность почвы гнезда горного суслика значительное число

блох *Cit. tesquorum* в течение девяти суток сохраняет жизнеспособность. К концу этого срока практически все питавшиеся блохи являются голодными и способными к активному нападению. Иными словами, в условиях Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы в отличие от очагов, расположенных в аридных провинциях – пустыни, полупустыни, равнинные степи, переносчики чумы сохраняют жизнеспособность достаточно длительное время, будучи лишенными естественных прокормителей. Это делает их эпидемиологически значимыми в условиях проведения строительных, дорожных и других работ, связанными с выбросами грунта, а вместе с ним субстрата гнезд горного суслика на поверхность почвы.

8.2 Социальные факторы эпидемиологического риска

Центрально-Кавказский высокогорный природный очаг чумы располагается в пределах Карачаево-Черкесской республики (Карачаевский и Малокарачаевский районы) и Кабардино-Балкарской республики (Эльбрусский, Зольский, Чегемский районы). Непосредственно на энзоотической территории проживает около 30 тысяч человек. Население г. Тырныауз, самого крупного населенного пункта в пределах энзоотической территории, в настоящее время составляет 18 тысяч человек. Оно сократилось в течение последних 15–20 лет вследствие приостановки деятельности горнометаллургического комбината – градообразующего предприятия, где прежде работало шесть тысяч человек. Численность населения средних по величине населенных пунктов сельской местности – пос. Былым Эльбрусского района, пос. Верхний Баксан Баксанского района, аулов Учкулан, Хурзук, Карт-Джурт Карачаевского района в среднем составляет по две тысячи человек. Остальная часть населения проживает в мелких населенных пунктах с числом жителей от 100 до 200 человек.

Постоянное население занимается животноводством и огородничеством. Некоторые садово-огородные участки находятся в пределах поселений горных сусликов: Перк (Эльбрусский район), в окрестностях аулов Хурзук и Учкулан (Карачаевский район).

Приэльбрусье является всемирно известной зоной отдыха, туризма и рекреации. Ежегодно данная территория может принимать до полумиллиона туристов и отдыхающих как из России, так ближнего и дальнего зарубежья. В этой связи значительные усилия направлены на расширение возможностей климатологического и бальнеологического

лечения, различных видов активного отдыха. Большая часть временного населения территории очага в летний период представлена туристами и отдыхающими. В 70–80 гг. прошлого столетия Центральный Кавказ, с его живописной природой, здоровым климатом и многочисленными минеральными источниками, посещало около 50 тысяч человек, в том числе граждане СССР и стран Европы. Основной поток составляли организованные туристы, которые обслуживались турбазами и экскурсионными бюро.

В постсоветский период активность туристских мероприятий резко сократилась, в связи с событиями в Чеченской и Ингушской республиках и попытками вовлечения в процесс сепаратизма и криминализации других республик Кавказа. Примерно с 2005 г. посещаемость Центрального Кавказа туристами стала расти.

Исследованиями специалистов ФКУЗ Ставропольский противочумный институт Роспотребнадзора и ФКУЗ «Кабардино-Балкарская противочумная станция» уточнен ряд моментов, касающихся факторов социального характера, которые могут способствовать заражению людей в условиях Центрально-Кавказского природного очага чумы. При этом изучались особенности контактов постоянного и временного населения с носителями и переносчиками чумы, а также условия, при которых может активизироваться векторная передача возбудителя чумы человеку и синантропным грызунам. Такого рода исследования активно велись в 80–90-е гг. прошлого столетия и возобновились в настоящее время с участием Управлений Роспотребнадзора по Кабардино-Балкарской и Карачаево-Черкесской республикам. При этом выделены две наиболее многочисленные группы людей, теоретически подверженные риску заражения чумой на эпизоотических участках природного очага: работники отгонного животноводства и разные категории туристов и отдыхающих.

В пределах очага, на плато Бечасын располагаются высокогорные летние пастбища, где в летние месяцы выпасается крупный и мелкий рогатый скот из равнинных районов Карачаево-Черкесии и Кабардино-Балкарии. Количество животноводов, работников, обеспечивающих технологическую цепочку получения, переработки и транспортировки молока, составляло до перестройки от двух до пяти тысяч. В настоящее время эта система производства молочных продуктов разрушена. Однако, несмотря на значительное уменьшение количества скота, практика его выпаса в летнее время на отгонных пастбищах продолжается, сохраняя эпидемиологические риски заражения чумой чабанов, пастухов и членов их семей. Эта категория населения тесно соприкасается с дикой природой. Так, на основании анкетирования животноводов, показано, что 72 % животноводческих объекта находятся на эпизоотической территории [Белогрудова Е.Н. и др., 2000]. При этом половина этих объектов располагается в пределах поселений горных сусликов, где эпизоотии чумы регистрировалась практически ежегодно (индекс эпизоотичности близок к единице). В абсолютных показателях это составляет 240 объектов с населением около 1200 человек. При изучении санитарно-гигиенического состояния жилищ скотоводов и хозяйственных построек установлено, что норы горного суслика располагаются от них на расстоянии 20–50 метров в 28 % случаев, 100–500 метров – в 40 % и 500–1000 метров – 10 %.

Условия проживания животноводов оцениваются как неудовлетворительные в санитарном отношении в большинстве случаев (85 %). Стационарные постройки не благоустроены: полы земляные, электричество, газ, вода не подведены.

При выпасе скота животноводы уходят от животноводческих объектов на 5–10 км, зачастую располагаясь для отдыха на земле поблизости от устьев нор горного суслика.



Рисунок 27. Типичный наряд пастуха на Центральном Кавказе

Как правило, одежда пастухов и в летнее, и в зимнее время оставляет минимально открытые участки кожи, что делает практически невозможным нападение блох в условиях дикой природы (рисунок 27).

Работники отгонного животноводства ежегодно вакцинируются против чумы силами районных медицинских учреждений, охватываются санитарно-разъяснительной работой по вопросам профилактики этой инфекции.

Промыслом сусликов постоянное население, как правило, не занимается. Однако, как показала практика, имеют место отдельные случаи нехарактерного поведения местных жителей на эпизоотической по чуме территории.

Так, в августе 1991 г. нами во время проведения полевых наблюдений установлен факт заболевания неизвестной инфекцией в конце мая – начале июня двух братьев С. и Д. Г-вых – чабанов совхоза Хасаутский. В процессе беседы с братьями, к тому времени выздоровевших, стало известно, что началу заболевания предшествовала заготовка ими шкурок горных сусликов, которых они ловили, сбивая палками и сапогами неподалеку от своего коша. Шкурки заготавливали по просьбе родственников их матери – немцев по национальности, которые прибыли в Карачаево-Черкесию для летнего отдыха. Обдирал сусликов Г-в Д. Шкурки помещали под матрац в жилом помещении, при этом на постели они замечали блох. Через день после промысла заболел Д. Г-в. Больной предъявлял жалобы на слабость, озноб, боль и припухлости в подмышечной области, болезненность и покраснение в области переносицы. На четвертый день заболел другой брат – С. У него отмечался сильный жар и бред. Врач из врачебной амбулатории поселка Кичи-Балык пригласил для консультации специалистов Центральной районной больницы, которые прибыли в сопровождении милиционеров. От предложенной госпитализации братья отказались, мотивируя это невозможностью оставить без присмотра отару овец и стадо крупного рогатого скота. Наблюдение и лечение больных врачи осуществляли на дому, т. е. на коше в течение 10 дней, ежедневно делая инъекции антибиотиков. Диагноз у братьев, как нам удалось выяснить в районной санитарно-эпидемиологической станции, звучал как ОРВИ (острая респираторная вирусная инфекция). Руководство ЦРБ отказалось комментировать этот случай.

У братьев была взята кровь для лабораторного исследования на наличие антител к возбудителю чумы. Результаты исследований, проведенных как в лабораторной базе, так и в институте, оказались отрицательными.

Данное наблюдение свидетельствует о высоком риске заражения животноводов в связи с изменением их поведения, выразившееся в добыче шкурок горных сусликов, что совершенно нехарактерно для местного населения.

Во время описываемых событий эпизоотическая ситуация по чуме в окрестностях а. Хасаут, характеризовалась тем, что в июле, т. е. через два месяца после заболевания людей, зарегистрирована эпизоотия чумы. Выделен один штамм возбудителя чумы от блох C. tesquorum, счесанных из шерсти горного суслика. Однако жители аула отмечали, что в мае они наблюдали массовый падеж мышей в домах. Павших мышей хозяйки сметали вениками. Издохли также три кошки (все, которые были в ауле), поедавшие мышей. Изложенные сведения мы полагаем возможным комментировать следующим образом. Заготовка шкурок горного суслика является нехарактерным видом хозяйственной деятельности для карачаевского населения, проживающего на эпизоотической территории. Причиной тому, первое, – постоянно проводимая информационно разъяснительная работа среди местного населения, подкрепляемая ежегодной вакцинацией и ревакцинацией против чумы, которая в данном контексте выступает как мощный психологический фактор, усиливающий медицинскую пропаганду. Вторым моментом служит менталитет мусульманского населения, который определяет отношение к сусликам как к грязным грызунам – крысам. Поэтому заготовка шкурок должна рассматриваться как фактор риска возникновения эпидемической ситуации по чуме, обусловленный изменением поведения отдельных представителей местного населения. Кроме того, эпидемиологическим риском являются эпизоотии зоонозных инфекций, в том числе чумы, на домашних и сельскохозяйственных животных.

Следует также отметить действия медицинских работников, которые по оперативности и присутствию работников правоохранительных органов, показывали готовность к проведению мероприятий в случае обнаружения больных, подозрительных на заболевание чумой. Не исполнение оперативных планов в части информирования по инстанции о подозрительных случаях характеризует общие установки того времени по сокрытию случаев заболевания чумой.

Проведенная дополнительно информационно-разъяснительная работа среди местного населения силами противочумной станции позволила в определенной мере предотвратить возможность заражения людей в следующем 1992 году, когда в окрестностях аула была зарегистрирована интенсивная эпизоотия чумы на горных сусликах с вовлечением в нее мышевидных грызунов.

Изучение туристских маршрутов с целью совершенствования контроля проводилась нами, начиная с 80-х годов прошлого столетия. Было уста-

новлено наличие нескольких категорий этого контингента: организованные, самодеятельные, неорганизованные, в том числе туристы «выходного дня».

В 1985 году, на пике миграционной активности до распада СССР, в качестве организованных туристов Центральный Кавказ посетило 416380 человек. Эта категория не относится к «угрожаемому контингенту», т.к. в результате многолетней разъяснительной и информационной работы противочумной службы все туристские маршруты были реорганизованы туристскими и спортивными базами таким образом, чтобы полностью исключить пребывание туристов на эпизоотической территории. Другая категория туристов называется “самодеятельные”. Они, представляли собой спортсменов – горных туристов, которые действовали под эгидой территориальных советов по туризму. Прохождение их по маршрутам различной степени сложности контролировалось непосредственно контрольно-спасательной службой. Через территорию Центрально-Кавказского высокогорного природного очага проходило 43 маршрута самодеятельных туристов. Так в 1985 году непосредственно по эпизоотическим участкам природного очага прошло 1136 самодеятельных туристских групп, в составе которых было свыше 14000 туристов. Контроль прохождения их по маршрутам осуществляли контрольно-спасательные службы (КСС) и отряды (КСО), дислоцированные по всему периметру Центрального Кавказа. Через Учкуланский КСО прошло 139 групп с числом туристов 1231, Кисловодский КСО – 52 группы, 546 человек, Черкесская КСС – 134 группы, 1273 человека, Нальчикская КСС – 11 групп, 953 человека, Эльбрусская КСС – 700 групп, 10181 человек.

Нами (Евченко с соавт., 1986; Кузнецова с соавт., 1987; Белогрудова с соавт., 2000) были проведены непосредственные наблюдения за самодеятельными туристами на территории Центрального Кавказа. Кроме того, проанализированы материалы спасательных станций Ставропольского края и Кабардино-Балкарской Республики (КБР). При этом было установлено, что ежегодно регистрировались в Ставропольской краевой спасательной станции около 600 групп самодеятельных туристов, примерно такое же количество отмечалось в Эльбрусской спасательной станции в КБР. В отдельные годы, когда проводились массовые туристские мероприятия (слёты, туриады), количество групп возрастало до 800–1000. Непосредственно эпизоотические участки посещали 25–30 % от указанного числа групп.

Туристская группа, как правило, состояла из 6–10 человек и находилась в пути от семи до 10-ти дней. Походы начинались с конца апреля и продолжались по сентябрь включительно. Пик посещаемости приходился на август (30 %). Туристы приезжали из различных республик, краев и областей бывшего Советского Союза, особенно часто – из Москвы и Московской области, Ленинграда, Киева, Одессы, Харькова.

Неорганизованные туристы и отдыхающие не имели связи с туристскими учреждениями. Их число не поддавалось точному учету. Предположительно оно превышало число самодеятельных туристов в 4–5 раз. Так, в районе перевала Нарт-Джол, соединяющем урочище Джилы-Су и долину реки Худес на территории Карачаево-Черкесской Республики (КЧР), в течение дня (19 августа 1984 года) было встречено пять групп неорганизованных туристов (25 человек) и только одна группа самодеятельных туристов (6 человек). Неорганизованные туристы были представлены жителями близлежащих территорий, в частности Ставропольского края. Они обычно выполняли кольцевые и радиальные маршруты, тогда как самодеятельные туристы имели кольцевые и линейные маршруты с выходами в районы Северного Приэльбрусья, Домбая, Грузии. Особенно популярными были маршруты с входом к побережью Черного моря на территории Грузии.



Рисунок 28. Туристы и отдыхающие на эпизоотическом участке

Самодеятельные туристы составляли особенно важный объект научного изучения, т. к. они оставляли в региональных Советах по туризму и экскурсиям следы своих путешествий в виде отчетов, заявок и других документов.

Так, несмотря на независимость туристских групп на этапе планирования походов, отмечалось полное или частичное совпадение ряда маршрутов и мест стоянок. Это определялось такими общими положениями, как степень сложности путешествия, живописность мест, длина дневного перехода, защищенность стоянок от камнепадов, снежных лавин, ветров, наличие воды и дров для приготовления пищи.

Непосредственное наблюдение за особенностями поведения и быта туристов на эпизоотических участках установлено, что в пик туристского сезона, приходящегося на июль-август, пределах отдельных поселений горного суслика регистрировались до 12 мест стоянок (рисунок 28).

Обследование таких мест показало, что зачастую туристы устанавливали палатки поблизости – в 10–50 см от нор горного суслика, а в некоторых случаях непосредственно на норах. В урочищах Уллу-Кам и Уллу-Хурзук приходилось наблюдать, как туристы раскладывали для просушки одежду и снаряжение на поверхности почвы поблизости от нор горного суслика. Из опроса туристов выяснилось, что в некоторых случаях они ловили для забавы сусликов, особенно молодых зверьков. Во время отдыха туристы загорали, располагаясь как на спальных мешках, так и непосредственно на траве.

Совместно со специалистами Кабардино-Балкарской противочумной станции нами было организовано обследование мест стоянок туристов на эпизоотических участках Верхне-Кубанского ландшафтно-эпизоотологического района Центрально-Кавказского высокогорного природного очага. В урочище Битюк-Тюбе нами были собраны блохи из устьев нор горного суслика на месте стоянки туристов. Лабораторное исследование этого материала позволило выделить культуру чумы от блох *C. tesquorum*. Изложенное позволило заключить, что существует риск заражения людей чумой в походах по Центральному Кавказу. Наиболее вероятным путем заражения представляются укусы инфицированных блох во время длительных привалов в пределах поселений горных сусликов (Евченко с соавт., 1987).

Профилактика чумы среди туристов включала следующие виды работ. Корректировка маршрутов осуществлялась противочумной службой на этапе их планирования через маршрутно-квалификационные комиссии, а перед выходом в путешествие – через подразделения контрольно-спасательной службы.

Эпизоотологическое обследование поселений горного суслика включало обязательный забор материала со стоянок туристов. При обнаружении зараженных чумой сусликов и их блох проводилась полевая дезинсекция на местах стоянок и вокруг радиусом 100 метров.

Значительное внимание уделялось подготовке медицинских учреждений, расположенных на энзоотической территории, в пунктах окончания маршрутов и на вокзалах, откуда убывают туристы.

Санитарно-разъяснительная работа. На территории природного очага работники противочумной службы (зоологические группы) проводили беседы с туристами и распространяли листовки о личных мерах безопасности. Такие же листовки вывешивались в населенных пунктах (в магазинах и отделениях связи), где начинались маршруты. На местах стоянок устанавливались предупреждающие транспаранты.

Выполнение и дальнейшее совершенствование указанных мероприятий позволяло сохранять эпидемическое благополучие по чуме без существенного ограничения рекреационной зоны Центрального Кавказа.

После распада СССР существенно изменились условия рекреационного использование уникальных возможностей Центрального Кавказа. Длительное время в связи со сложными экономическим состоянием России, изменением Государственных границ, напряженной ситуацией на Кавказе в связи с контртеррористическими операциями в Чеченской республике и других территориях региона, туристская активность на Центральном Кавказе резко снизилась. В настоящее время количество туристов и отдыхающих значительно возросла, что связано с развитием туристского бизнеса и обустройством подъездных путей. При общем сохранении основных позиций профилактики среди туристов, имеются ряд особенностей в организации и проведении таких мероприятий. На фоне ограничения полномочий учреждений и органов Роспотребнадзора активизировалась деятельность многочисленных частных незарегистрированных на территориях КБР и КЧР туристских фирм. Они организуют пешие и конные маршруты по Центральному Кавказу для жителей Российской Федерации и иностранных граждан, что формирует риск возникновения и распространения чумы среди указанных категорий временного населения. Так, по данным Хапаева Б.А. (2012), только в КЧР реестр официальных туристических маршрутов содержит 78 автомобильных, конно-пешеходных туристических

направлений. Из этого числа 12 туристических маршрутов проходят по поселениям горного суслика, в которых регулярно регистрируются эпизоотии чумы. Следует учитывать, что конечными пунктами некоторых туристических маршрутов являются такие крупные населенные пункты как города Карачаевск и Черкесск.

Поисково-спасательная служба (ПСС) МЧС РФ – правопреемница КСС, не проводит ни информационно-разъяснительную работу, ни корректировку маршрутов с целью исключения из маршрутов эпизоотических участков. Более того, ее сотрудники зачастую сами не информированы об угрозе заражения чумой.

Специальными наблюдениями ФКУЗ Ставропольский противочумный институт Роспотребнадзора совместно со специалистами ФКУЗ Кабардино-Балкарская противочумная станция в течение 2008–2016 гг. изучена численность туристов, направлений их маршрутов в пределах Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы. Для этого были проанализированы маршрутные листы самодеятельных туристов, имеющиеся в ПСС, а также проведены полевые наблюдения. Установлено, что интенсивность миграционных процессов в рекреационной зоне природного очага чумы постоянно растет. Если в 2009–2012 гг. число туристов в летний период составляло от 3500 до 4000 человек, то в 2014 г., по данным Эльбрусского поисково-спасательного отряда, дислоцированного в п. Терскол, официально зарегистрировано 1292 туристические группы с общим числом 9631 человек. При этом следует особо отметить наличие иностранных туристов: 388 групп (6151 человек) из европейских стран, хотя в небольшом количестве зарегистрированы отдыхающие из Азии, Америки, Австралии.

В зимний период 2014–15 гг. Приэльбрусье посетило порядка 60 тыс. отдыхающих. Летний период также характеризуется ростом числа туристов и отдыхающих. В 2015 г. к августу количество официально зарегистрированных отдыхающих здесь уже составило 1500 групп (более 15 тыс. человек), из которых примерно четвертую часть составляют иностранцы.

В летний период 2016 г. официально зарегистрировано уже 1749 туристических групп с общим числом 19457 человек, из которых 400 групп из 2861 человека, составили иностранные туристы, в основном, из европейских стран: Болгария, Испания, Польша, Ирландия, Румыния, Финляндия и др. Зарегистрированы отдыхающие из Азии: Китай, Южная Корея, Иран, Индонезия; Америки: США, Чили, Эквадор; Австралии. В зимний период этого года Приэльбрусье число туристов и отдыхающих также увеличилось до 70 тыс. человек.

Активизация летних туристских мероприятий наблюдается с июня по август. Маршруты в 25 % случаев проходят по участкам природного очага чумы. При этом регистрируется значительное нарастание рекреационной нагрузки на энзоотичных по чуме участках Приэльбрусья. Так, популярные маршруты, рекламируемые туристическими фирмами, соединяют север и юг и наоборот Приэльбрусья через высочайшую вершину Европы гору Эльбрус (рисунок 29). При этом на северной стороне задействуется урочище Джилы-Су «балкарский» (т. к. имеются еще источники карачаевские с одноименным названием) с его термальными источниками, живописным водопадом и эпизоотическим участком с одноименным названием. Источники располагаются на территории Кабардино-Балкарской Республики. Последний раз эпизоотия чумы зарегистрирована здесь в 2003 году. Поселение горных сусликов в урочище Джилы-Су имеет площадь 3000 га и 1600 га, соответственно индекс эпизоотичности составляет 0,58, причем, последняя эпизоотия имела место в 2003 году.



Рисунок 29. Один из популярных маршрутов «Траверс Эльбруса с юга на север»

Число отдыхающих значительно увеличилось в связи с введением в эксплуатацию автодорожной магистрали Кисловодск – Долина Нарзанов – Джилы-Су – Эльбрус (рисунок 30).



Рисунок 30. Автодорога Кисловодск – Долина нарзанов – Джилы-Су – Эльбрус проходит по эпизоотическим участкам природного очага чумы

Строительство автодорожной магистрали г. Кисловодск – Долина нарзанов – Джилы-Су – Эльбрус, а также объектов рекреационного назначения – гостиниц, туристических комплексов осуществлено на территории КЧР и КБР в рамках Федеральной целевой программы «Юг России на 2008–2012 годы». Автомагистраль соединила г. Кисловодск с минеральными источниками Джилы-Су, расположенными в верховьях р. Малки на территории КБР. Дорога прошла через п. Кичи-Балык, турбазу «Долина нарзанов» и далее пересекла четыре эпизоотических участка Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы. Эпидемиологический риск во время строительства дороги был связан с выбросом на поверхность почвы суслиных гнезд при земляных работах. Безхозяиновые блохи способны, как показано ранее, к нападению на людей. Следует также учитывать возможные остановки на отдых автотуристов на эпизоотичных участках, расположенных по дороге г. Кисловодск – Джилы-Су. В связи с указанными рисками были

скорректированы планы Кабардино-Балкарской противочумной станции и экспедиций Ставропольского противочумного института.

Отдыхающие и туристы прибывают к источникам обычно автомобильным транспортом, в том числе маршрутными такси из г. Кисловодска и аэропорта г. Минеральные Воды (рисунок 31).

Средняя продолжительность пребывания туристов и отдыхающих у источников составляет 8–10 дней. Для медицинского наблюдения за временным населением силами Эльбрусской ЦРБ в урочище Джилы-Су выставляется медицинский пункт.

Одновременно в летний сезон на площадке перед источниками Джилы-Су находится до 4000 человек.



Рисунок 31. Источник Джилы-Су с обустройством дороги активнее стали посещать пожилые люди из республик Северного Кавказа

Условия проживания и быта туристов и отдыхающих в санитарно-гигиеническом отношении могут быть расценены как неудовлетворительные. Отдыхающие и лечащиеся живут в вагончиках и палатках в условиях большой скученности, непосредственно в пределах поселений горного суслика. Примечательно, что в условиях антропоургически измененного ландшафта суслики несколько изменили поведенческие реакции в сторону синантропизации. Зверьки используют отходы

жизнедеятельности людей, для чего концентрируются вокруг мусорных куч до 100 и более особей, могут проникать во временные человеческие жилища в поисках корма. Проблема утилизации бытового мусора и пищевых отходов, которые сбрасываются вблизи жилья, на поселениях сусликов, стоит чрезвычайно остро. (Агапитов с соавт., 2017).

Кроме организованных и самодеятельных туристов, которые регистрируются спасателями, Приэльбрусье посещает большое число неорганизованных туристов и отдыхающих, число которых по приблизительной оценке спасателей вдвое больше, чем официальных.

Представляется возможным выделить несколько основных направлений движения туристов по эпизоотическим участкам – западное, восточное, южное, северное (рисунок 32).

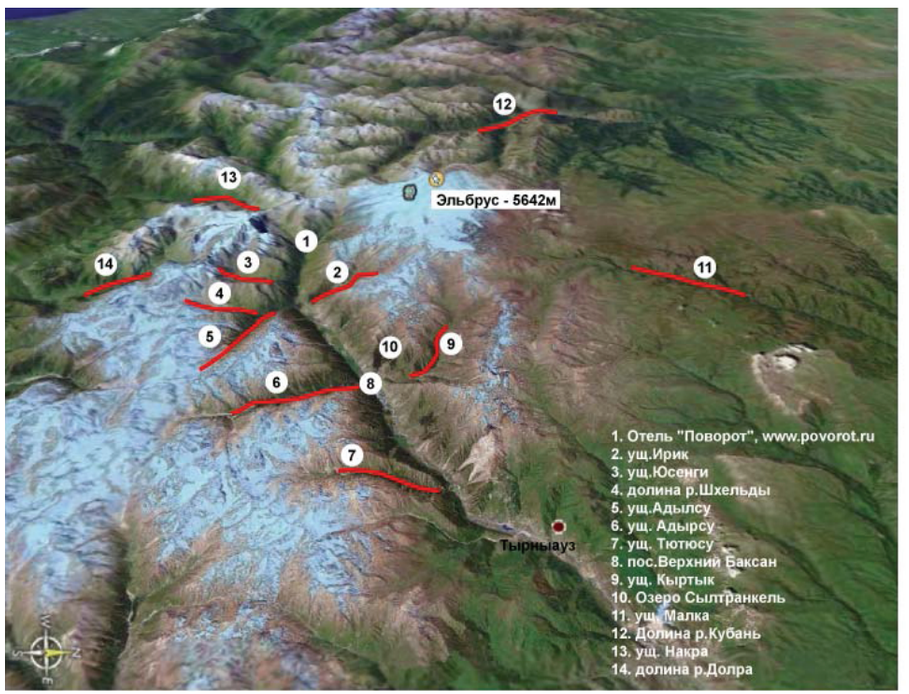


Рисунок 32. Схема направлений туристских маршрутов

Обозначения: 12 – Западное направление,11 – Северное направление, 9 – Восточное направление, 1–8 – Южное направление.

Западное направление. Концы маршрутов (населенные пункты, где маршруты начинаются или заканчиваются): поселки Учкулан, Хурзук Карачаевского района КЧР, г. Теберда Зеленчукского района КЧР, поселок Терскол Эльбрусского района КБР. Маршруты пролегают по левому берегу р. Кубань вверх до перевалов и ледников и с выходом в Южное Приэльбрусье (поселок Терскол) или по системе долин рек в г. Теберда. Маршруты проходят по ряду эпизоотических участков Битюк-Тюбе, Кюкюртлю, Уллу-Хурзук. Следует отметить еще одно место массовых посещений – урочище Битюк-Тюбе, где располагаются теплые минеральные источники «Джилы-Су карачаевский», одноименные с выше упоминавшимися «балкарскими».

В окрестностях этих источников располагаются как стационарные строения, так и палаточные городки. Одновременно здесь могут находиться до 200 человек отдыхающих и временно проживающих, т. е. на порядок меньше по сравнению с Джилы-Су балкарским, что объясняется очень плохой дорогой, даже опасной при переезде через горные реки. Поселения горных сусликов в урочище Битюк-Тюбе имеют площадь 1600 га. Индекс эпизоотичности составляет 0,39, последняя эпизоотия зарегистрирована в 2004 году. В урочище Битюк-Тюбе медицинское наблюдение за временным населением не организовано.

Северное направление. Концы маршрутов: гг. Кисловодск, Карачаевск, Черкесск.

Южное направление. Концы маршрутов: поселки Терскол, Иткол, Тегенекли, Эльбрус, г. Тырныауз. В верховьях р. Баксан располагаются множество туристских баз в окрестностях населенных пунктов Терскол, Иткол, Тегенекли, Эльбрус. Маршруты в основном горно-туристские и альпинистские. В Терскол прибывают туристы западного и северного направлений.

Восточное направление. Концы маршрутов: поселки Терскол, Иткол, Тегенекли, Эльбрус, г. Тырныауз. По восточному направлению маршруты проходят по урочищам Кыртык и Тютю-Су. Индексы эпизоотичности 0,16 и 0,05 соответственно.

Таким образом, современное состояние территории Центрального Кавказа характеризуется ростом посещаемости различными категориями туристов и отдыхающих. В значительной мере это повышает риск заражения людей на природно-очаговой территории и выноса инфекции за пределы энзоотической территории. Упорядочение быта временного населения в районах источников Джилы-Су и Битюк-Тюбе является одной из приоритетных задач совершенствования контроля и надзора Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы.

ГЛАВА 9. ПРОФИЛАКТИКА ЧУМЫ НА ТЕРРИТОРИИ ЦЕНТРАЛЬНО-КАВКАЗСКОГО ВЫСОКОГОРНОГО ПРИРОДНОГО ОЧАГА

Эпидемиологический надзор на территории ЦКВПОЧ проводится органами и учреждениями Роспотребнадзора в КБР и КЧР с участием Кабардино-Балкарской противочумной станции в трех административных районах: Эльбрусском в КБР с населением на 01.01.2016 года – 35882 человека, Карачаевском и Малокарачаевском районах в КЧР с населением 49913 и 37381 человек, соответственно.

Медицинское наблюдение за населением в природном очаге чумы осуществляется медицинскими организациями (МО) Эльбрусского района КБР, Карачаевского и Малокарачаевского районов КЧР. В Эльбрусском районе имеется центральная районная больница (ЦРБ) с отделением скорой медицинской помощи (СМП) и поликлиническим отделением, три врачебных амбулатории (ВА), одна участковая больница (УБ), три фельдшерско-акушерских пункта (ФАП) с общим числом работающих: 107 врачей и 300 средних медработников.

В Карачаевском районе работают ЦРБ с отделением СМП и поликлиническим отделением, четыре фельдшерских пункта (ФП) и одной участковой больницей с общим числом сотрудников: 152 врача и 303 средних медработника.

В Малокарачаевском районе – ЦРБ с отделением СМП и поликлиническим отделением, две врачебные амбулатории, одна участковая больница, три фельдшерских пункта при 147 врачах и 351 среднем медработнике.

Эпидемиологический надзор на Кабардино-Балкарской части очага осуществляют органы и учреждения Роспотребнадзора Эльбрусского района: территориальный Отдел управления Роспотребнадзора, в составе которого работают один врач и один помощник эпидемиолога, а также филиал ФБУЗ ЦГиЭ, представленного двумя врачами и шестью средними медицинскими работниками. В пределах Карачаевского и Малокарачаевского районов эту функцию исполняют Управление Роспотребнадзора в КЧР и ФБУЗ ЦГиЭ в КЧР.

В период сезонный активности природного очага, который длится с марта по октябрь, к практической работе по эпидемиологическому надзору подключаются специалисты противочумной станции в лице штатного эпидемиолога и начальников сезонных противоэпидемических отрядов Кабардино-Балкарской противочумной станции.

Ежегодно проводятся комплексные проверки противоэпидемической готовности МО, госпитальных баз к проведению противоэпидемических и профилактических противочумных мероприятий, а также управлений Роспотребнадзора и ФБУЗ ЦГиЭ. Результаты проверок свидетельствуют, что в Эльбрусском районе готовность МО оценивается как удовлетворительная. При этом отмечается, что в связи с отсутствием инфекционного отделения предполагается развертывать на базе ЦРБ инфекционный и провизорный госпитали, а также изолятор для лиц, контактировавших с источником инфекции.

Несколько хуже обстоят дела в Карачаевском и Малокарачаевском районах КЧР, где готовность МО оценивается как неудовлетворительная. Наиболее существенные недоработки состоят в отсутствии должного количества средств индивидуальной защиты и несвоевременной корректировке комплексных и оперативных планов мероприятий на случай выявления больного (трупа), подозрительного на заболевание чумой.

Подготовка персонала МО на территории природного очага осуществляется путем проведения лекций, семинаров, инструктажей, тренировочных занятий, учений. За последние три года проведено 64 тренировочных занятия, из них в Эльбрусском районе – 10; в Карачаевском – 10; Малокарачаевском – 5; Учений – в Эльбрусском районе – 2; демонстрационных – 8;

При проведении проверок МО эпидемиологом просматриваются статистические талоны, амбулаторные карты, истории болезни на предмет острых лихорадок, лимфаденитов, пневмоний неясной этиологии.

Информационно-разъяснительная работа проводится сотрудниками противоэпидемических отрядов и зоологических групп Кабардино-Балкарской противочумной станции. В течение 2014–15 гг. проведено 90 бесед, роздано 100 листовок. В населенных пунктах действуют подготовленные санитарные уполномоченные.

Специфическая профилактика против чумы проводится согласно календарю прививок по эпидпоказаниям жителям Эльбрусского района КБР и Карачаевского и Малокарачаевского районов КЧР. В число лиц, подверженных риску заражения, входят животноводы, косари, пчеловоды и др. Количество вакцинированных против чумы в 2016 г. составило по КБР 5201 человек (86,68 % от запланированных) и по КЧР – 1488 человек, 82,4 % охвата вакцинацией.

Результаты исследований по особенностям поведения временного и постоянного населения с дикой природой Центрального Кавказа учи-

тываются управлениями Роспотребнадзора по КБР и КЧР при организации профилактических противочумных мероприятий.

В качестве примера следует привести организационные мероприятия по профилактике чумы на территории КБР, которые осуществляются в соответствии с комплексным планом «Предупреждение чрезвычайных ситуаций эпидемического характера, и санитарная охрана территории Кабардино-Балкарской Республики от заноса и распространения инфекционных болезней». Подготовлены совместные приказы с Министерством здравоохранения и курортов Кабардино-Балкарской Республики, Управлением Роспотребнадзора по Кабардино-Балкарской Республике от 07.03.13 г. № 19/44-п/52 «О подготовке медицинского персонала и обеспечения готовности ЛПУ и учреждений Роспотребнадзора республики по особо опасным инфекциям на 2013год»; от 29.04.13 г. № 93-П/46 «О медико-санитарном обслуживании работников отгонных пастбищ». Постановление Главного государственного санитарного врача «Об организации проведения иммунизации населения республики против чумы в 2013 г.» от 14.02.13 г. № 3.

В отношении туристов и отдыхающих действует Постановление Правительства КБР от 5 мая 2001 года № 176 «О санитарно-эпидемиологической обстановке на источниках «Джилы-Су»», ежегодно подкрепляемое финансовым обеспечением эпизоотологического обследования неспецифической профилактики этой территории. Подготовлена и направлена информация в туристические фирмы о профилактике и мерах защиты против особо опасных инфекций.

Ежегодно в КБР, в соответствии с Постановлением Главного государственного санитарного врача «Об организации проведения иммунизации населения республики против чумы» прививаются более 6000 человек.

Медицинское обслуживание отдыхающих на территории источников «балкарского» Джилы-Су возложено на МО Эльбрусского района: в летний сезон там функционирует медицинский пункт с персоналом (фельдшер), подготовленным по вопросам клиники и профилактики особо опасных инфекций. Им оказывается доврачебная помощь, а на случай выявления больного или трупа, подозрительного на заболевание чумой, имеется оперативный план действий со схемой оповещения.

Кабардино-Балкарская противочумная станция при подготовке медицинских работников особое внимание уделяет вопросам выявления больных, подозрительных на чуму. Для этого налажена работа по информированию лечебной сети об эпизоотических участках и наиболее

актуальных факторах риска. В период сезонной активности природного очага, когда выставляются противоэпидемические отряды ФКУЗ «Кабардино-Балкарская противочумная станция», к работе на местах подключаются эпидемиологи данного учреждения. При проведении проверок лечебно-профилактических учреждений ими просматриваются статистические талоны, медицинские карты больных, проживающих на территории природного очага чумы. По данным проверок последних лет лиц, с симптомами подозрительными на чуму (остролихорадящих, больных с лимфаденитами, пневмониями неясной этиологии), не выявлено. Характер оказания медицинской помощи больным с повышенной температурой в период сезонного подъема заболеваемости гриппа и ОРВИ адекватен диагнозу, экстренные извещения подаются в установленном порядке.

В период посещения природного очага чумы эпидемиологами проводится информационно-разъяснительная работа с постоянным и временным населением очага; с функциональными подразделениями МЧС (спасатели), МВД, ФСБ (пограничники).

В туристские фирмы ежегодно направляется информация о профилактике и мерах защиты против особо опасных инфекций туристов на территории Приэльбрусья. Перечисленные организационные меры на данном этапе развития рекреационной структуры являются достаточными для обеспечения эпидемиологического благополучия на энзоотической территории в современных условиях. Тем не менее одной из основных задач органов и учреждений Роспотребнадзора является мониторинг дальнейшего освоения Центрального Кавказа хозяйствующими субъектами с целью профилактики эпидемических осложнений по чуме.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

К основным особенностям Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы следует отнести:

– практическую моногостальность: микроб чумы изолировали в основном от блох горного суслика и самих зверьков, а вовлечение других видов носителей в эпизоотии было очень редким явлением, в то же время очаг поливекторный;

– циркуляцию пролинзависимых вариантов Y.pestis: в настоящее время такие штаммы известны только для Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы;

– высокую интенсивность эпизоотий и длительный межэпизоотический период: после открытия в 1971 г. очаг, практически единственный на территории бывшего СССР, имел индекс эпизоотичности равный единице, то есть эпизоотии чумы регистрировались ежегодно, однако с 2008 г. и до 2021 г. продолжался межэпизоотический период, причины такого спада эпизоотической активности пока не раскрыты полностью;

– отсутствие зарегистрированных заболеваний людей за последние 200 лет в нынешних границах очаговой территории. Данный феномен также нуждается в объяснении.

Вероятно, часть вопросов, связанных с динамикой эпизоотической активности очага, снимется в ходе дальнейшего мониторинга. Учитывая, что очаг наблюдается, практически, в течение только одного цикла движения численности основного носителя, срок наблюдения пока слишком мал для выяснения более или менее точных причин флуктуации эпизоотической активности. В настоящее время в очаге проводится серия научных исследований для понимания природы межэпизоотического периода.

Вовлечение в чумные эпизоотии мелких млекопитающих разных видов и их эктопаразитов в условиях Центрально-Кавказского высокогорного природного очага представляет достаточно редкое явление. За все время наблюдения за очагом зарегистрировано всего девять эпизодов такого рода. В результате анализа данных эпизоотологического обследования нами показана возможность обнаружения зараженных чумой мелких млекопитающих при интенсивных эпизоотиях среди горных сусликов. При полевых исследованиях это заключение было подтверждено выделением шести штаммов чумного микроба от полевок разных видов и их эктопаразитов, отловленных в местах течения интенсивных эпизоотий на горных сусликах. При этом численность мелких млекопитающих на Центральном Кавказе не подвергалась значительным колебаниям. Исключение составляет водяная полевка, численность которой периодически достигает очень высоких показателей – до 400 особей на гектаре. Однако случаев вовлечения ее в эпизоотии ни разу не было зарегистрировано, несмотря на специальные исследования, проведенные в этом направлении.

Моногостальность очага может быть связана с перекосом эпизоотологического обследования, при котором добывается только горный суслик и его блохи, в силу простоты, скорости добычи и объема полевого материала.

В настоящее время в очаге проводится работа по корректировке объектов эпизоотологического обследования и увеличения добычи мышевидных грызунов.

На территории очага есть ряд участков с разной структурой паразитарных систем. Участок природной очаговости в горной степи долины р. Баксан, располагается в пределах шести секторов первичных районов (23801434, 23801441, 23801442, 23801531, 23801532, 23801533). По структурной организации он сходен со степными очагами сусликового типа. В структуре паразитарной системы имеются два вида основных переносчиков – N. s. setosa, Cit. tesquorum. Здесь циркулируют штаммы чумного микроба, типичные для основного подвида – *Y. pestis subsp. pestis*. В функциональном отношении данный участок также проявляет сходство со степными очагами сусликового типа. В частности, сезонная активность характеризуется двумя пиками эпизоотий – весенним и летним. Эпизоотии протекают остро с высокой летальностью сусликов.

В западной части очага паразитарная система характеризуется отсутствием блох *N. setosa*, сниженной вирулентностью возбудителя чумы, а эпизоотическая активность имеет лишь один сезонный подъем в июле-августе. Третий участок – альпийские и субальпийские луга восточной части очага – является промежуточным в части структуры и функционирования паразитарной системы. При отсутствии блох N. setosa здесь циркулируют штаммы как высокогорного варианта, так и типичные для очагов сусликового типа.

Генотипирование штаммов чумного микроба, изолированных в Центрально-Кавказском высокогорном природном очаге в разные периоды наблюдения за ним, позволило нам установить ряд зако-

номерностей в их циркуляции. В результате сформированы группы MLVA25-типов разных уровней дискриминации. Группы и подгруппы штаммов приурочены к определенным территориям: группы – к ландшафтно-эпизоотологическим районам природного очага, подгруппы – к поселениям горных сусликов. Штаммы группы А, филогенетически близкие штаммам из природных очагов степного типа, постоянно циркулируют в восточной части очага, а именно в горной степи долины р. Баксан. Западная часть является местом постоянной циркуляции других групп, оригинальных для данного очага: в Верхне-Кубанском ландшафтно-эпизоотологическом районе распространены штаммы группы В I2, в Кубано-Малкинском – В II1 и В II2. Вероятно, это является отражением истории расселения носителей чумы – малых сусликов в горах Кавказа, т.к. в горной степи долины р. Баксан до настоящего времени сохранилась паразитарная система, присущая равнинным природным очагам чумы сусликового типа. Выше в горах структура паразитарной системы существенно изменилась, как нами показано в рамках данного исследования, обусловив появление специфических для этих мест генотипов возбудителя чумы – групп кластера В.

Периодически отдельные группы штаммов распространяются в соседние ландшафтно-эпизоотологические районы в результате экстенсивных эпизоотий. Способность вызывать экстенсивные эпизоотии наиболее выражена у штаммов групп А и В II2 и зависит от периодов активности очага.

Обращает на себя внимание тот факт, что в западной части очага весной (апрель-май) при наличии положительных серологических результатов выделяется несоизмеримо малое число штаммов чумного микроба. Для горной степи долины р. Баксан соотношение выделенных штаммов микроба чумы и серопозитивных сусликов примерно одинаковое. Поэтому весенние результаты серологического исследования в западной части очага будет наиболее вероятно подтвердить бактериологическими находками в июле – августе. В эти месяцы следует организовывать повторное эпизоотологическое обследование таких поселений горного суслика.

Эпидемиологические риски усиливаются на фоне интенсивных эпизоотий, которые характеризуются вовлечением в процесс второстепенных переносчиков с низкими индексами доминирования, *Fr. semura, Or. iloveiskii* и *Rh. li.*, а также случайных носителей и переносчиков. Нами показано, что значения индексов доминирования является количественным выражением вероятности вовлечения в эпизоотию блох конкретного вида и из данного биотопа. Обнаружение в пробах полевого материала, отобранного во время эпизоотологического обследования, блох, относящихся к видам с малыми значениями индекса доминирования, является свидетельством течения интенсивной эпизоотии.

Представляет интерес феномен отсутствия заболеваний человека чумой в современных границах очаговой территории за все время официального наблюдения за территорией (примерно, 200 лет).

На модели *Cit. tesquorum* показано, что на людях бесхозяйные блохи начинают питаться на пятые сутки голодания. При изучении эпидемиологической значимости блох *Cit. tesquorum* установлено, что они имеют выраженную специализацию паразитизма, активно питаются на своих естественных хозяевах – горных сусликах. На случайных носителей блохи нападают и питаются после нескольких дней голодания. На добровольцев активность нападения существенно возрастала в течение голодания, если на третьи сутки голодания нападало 13 % блох, к 14-м суткам доля напавших блох достигала 80 %. При этом кровососание регистрировалось с пятых суток.

Данные результаты свидетельствуют о том, что в условиях Центрального Кавказа при ненарушенных трофических связях блох *Cit. tesquorum* заражение людей чумой посредством укусов указанных насекомых является маловероятным событием. Трансмиссивный путь передачи чумной инфекции возможен при лишении блох их основного хозяина – горного суслика. Такая ситуация возможна при некоторых видах антропогенного воздействия на природный очаг. Так, во время строительных и дорожных работ, связанных с выбросом грунта, на поверхность почвы могут попадать субстраты гнезд горных сусликов, содержащие большое число блох, которые в поисках прокормителя способны нападать на нехарактерных хозяев, в том числе и на человека. Другим фактором риска заражения является отлов сусликов с целью добычи шкурок, жира и мяса. Такого рода события наблюдались нами при изменении поведения людей из числа постоянного населения на эпизоотической территории. Непредвиденные ситуации становятся все более вероятными в связи с ростом временного населения, прибывающего на Центральный Кавказ с целью отдыха, лечения и других посылов, изменяющих обычные поведенческие нормы и правила.

При этом необходимо иметь ввиду, что эпидемиологическая ситуация по чуме может изменяться стремительно, о чем свидетельствуют

случаи заболевания чумой в Горно-Алтайском природном очаге (Балахонов и др., 2016).

Расположение природного очага в густонаселенном регионе с высокой миграционной активностью, прежде всего временного населения, является существенным фактором эпидемиологического риска. Выделены две многочисленные группы людей, наиболее подверженные риску заражения чумой на эпизоотических участках природного очага: работники отгонного животноводства и разные категории туристов и отдыхающих.

В пределах очага на плато Бечасын располагаются высокогорные летние пастбища, где в летние месяцы выпасается крупный и мелкий рогатый скот из равнинных районов Карачаево-Черкесии и Кабардино-Балкарии. Количество животноводов, работников, обеспечивающих технологическую цепочку получения, переработки и транспортировки молока и молочных продуктов, составляло до перестройки около пяти тысяч человек. В настоящее время поголовье скота значительно снизилось, тем не менее практика его выпаса в летнее время на отгонных пастбищах продолжается, сохраняя эпидемиологические риски заражения чумой чабанов, пастухов и членов их семей. Эта категория населения тесно соприкасается с дикой природой. Так, на основании анкетирования животноводов показано, что 72 % животноводческих объекта находятся на эпизоотической территории. Условия проживания животноводов оцениваются как неудовлетворительные в санитарно-гигиеническом отношении в большинстве случаев (85 %). Профилактические противочумные мероприятия, постоянно проводимые на энзоотической по чуме территории, позволяют обеспечивать эпидемиологическое благополучие. Отлов сусликов с целью заготовки шкурок запрещен на всей территории очага. Однако, как показали наши наблюдения, возможны единичные случаи заготовки шкурок, индуцированные лицами с измененным поведением, которые находились на эпизоотической по чуме территории с целью отдыха. Помимо того эпидемиологическим риском является вовлечение в эпизоотии домашних и сельскохозяйственных животных.

Туристы характеризуются как контингент риска, трудно поддающийся учету и контролю. Эпидемиологические риски обусловлены вследствие самого факта пребывания на эпизоотической территории в сезон активности природного очага, а также измененного поведения, делающего возможным тесный контакт с носителями и переносчиками возбудителя чумы. Миграционная активность туристов повышает вероятность заражения на эпизоотических участках с последующим выносом инфекции за пределы очага. Учитывая возможности современных транспортных средств, вынос возможен на разные территории Российской Федерации, а также в ближнее и дальнее зарубежье. Проведенная нами инвентаризация маршрутов самодеятельных туристов позволила выявить ряд закономерностей, главная из которых заключается в том, что группы туристов, двигаясь в одном направлении, независимо друг от друга останавливаются на одних и тех же местах. Это определяется такими объективными обстоятельствами, как длина дневного перехода, комфортность мест, наличие воды, защищенность от природных явлений (разливы рек после дождя, камнепады и др.). Такие места определены в календарно-территориальных планах ФКУЗ «Кабардино-Балкарская противочумная станция» как точки отбора полевого материала. В случае обнаружения в пробах чумной инфекции проводится дезинсекция места стоянки. Другим направлением работы является корректировка маршрутов организованных туристов с целью минимизации контактов с горными сусликами. При организации медицинского наблюдения за этим контингентом следует учитывать наиболее распространенные маршруты. Необходимо готовить местные медицинские учреждения к вероятности выявления больных, подозрительных на чуму.

Медицинское обслуживание постоянного и временного населения на территориях, энзоотических по чуме, построено с учетом действующих рисков заражения. Мониторинг рисков осуществляют органы и учреждения Роспотребнадзора КБР и КЧР. Приоритетным направлением является контроль рисков, возникающих в связи с развитием рекреационной структуры Центрального Кавказа.

В целом можно констатировать, что эпизоотическая система Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы устроена весьма сложно. Очаг нуждаются в постоянном контроле и дополнительных научных исследованиях его функционирования.

Список литературы

1. Акиев А.К. Основные задачи по изучению факторов природной очаговости чумы на Центральном Кавказе / А.К. Акиев, С.Н. Варшавский, П.Д. Голубев // Пробл. особо опасных инф. – Саратов, 1974. – Вып. 2 (36). – С. 5–12.

2. Акиев А.К. Состояние вопроса по изучению механизма сохранения возбудителя чумы в межэпизоотический период (Обзор) / А.К. Акиев // Пробл. особо опасных инф. . – Саратов, 1970. – Вып. 4 (14). – С. 13–33.

3. Акиев А.К. Экологические предпосылки оздоровления высокогорных природных очагов чумы / А.К. Акиев // Актуальные вопросы эпиднадзора в природных очагах чумы: тез. докл. к всесоюз. науч.-практ. конф., 28–29 авг. 1985 г.). – Ставрополь, 1985. – С. 12–14.

4. Акиев А.К. Эпидемиология чумы с элементами эпизоотологии / А.К. Акиев // Пробл. особо опасных инф. . – Саратов, 1970. – Вып. 4 (14). – С. 45–58.

5. Акиев А.К. Эпиднадзор по чуме в Центрально-Кавказском природном очаге / А.К. Акиев, Г.М. Грижебовский, Б.М. Земельман. – Улан-Батор, 1978. – С. 22–24.

6. Акиев А.К., Голубев П.Д., Юндин Е.В., Гончаров А.И., Лабунец Н.Ф. О природной очаговости чумы в районе Эльбруса // Проблемы особо опасных инфекций. – Саратов, 1972. – Вып. 5(27). – С. 38–45.

7. Акиев, А.К. О ликвидации энзоотий чумы / А.К. Акиев // Современные аспекты профилактики зоонозных инфекций: тез. докл. науч. конф. – Ставрополь, 1991. – С. 150–152.

8. Апарин, Г.П. Микробиология чумы (руководство) / Г.П. Апарин, Е.П. Голубинский. – Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1989. – 92 с.

9. Аскеров, П.Ф. Общая и прикладная статистика / П.Ф. Аскеров. – М. Гриф УМО МО РФ. ИНФРА – 2014. – 271 с.

10. Ашмарин, И.П. Статистические методы в микробиологических исследованиях / И.П. Ашмарин, А.А. Воробьев. – Л.: Медгиз, 1962. – 180 с.

11. Бадугинова, М.В. Борьба со вспышкой эпидемии чумы в Калмыцкой АССР и Сталинградской области в 1937–1938 гг. / М.В. Бадугинова // Вестник Калмыцкого университета гуманитарных исследований РАН. – 2012. – № 2. – С. 108–113.

12. Базанова Л.П., Вержуцкий Д.Б. К оценке эпизоотологической роли блохи Rhadinopsylla li transbaikalica Ioff et Tifl. (1946) // Актуальные проблемы инфектологии и паразитологии // Материалы Международной конф. // Томск, 2001. – С. 42.

13. Базанова, Л.П. Длительность сохранения чумного микроба в организме блохи Citellophilus tesquorum altaicus / Л.П. Базанова, М.П. Маевский // Медицинская паразитология. – 1996. – Вып. 1. – С. 45–48.

14. Базанова, Л.П. Способы передачи возбудителя чумы блохой Citellophilus tesquorum altaicus Ioff, 1936 / Л.П. Базанова, М.П. Маевский // Chinese journal of control of endemic diseace. – 1999. – № 14. – С. 183–185.

15. Базанова, Л.П. Формы резервации возбудителя чумы в Тувинском природном очаге / Л.П. Базанова, Т.И. Иннокентьева // Журнал микробиологии, эпидемиологии и иммунобиологии. – 2012. – № 5. – Приложение. – С. 115–119.

16. Бактериологическое обеспечение противоэпидемических мероприятий в чрезвычайных ситуациях / Ю.М. Евченко [и др.] // Журнал микробиологии, эпидемиологии и иммунобиологии. – 1996 – № 3. – Приложение. – С. 49–53.

17. Балахонов С.В., Попова А.Ю., Мищенко А.И., Михайлов Е.П., Ежлова Е.Б., Демина Ю.В., Денисов А.В., Рождественский Е.Н., Базарова Г.Х., Щучинов Л.В., Зарубин И.В., Семёнова Ж.Е., Маденова Н.М., Дюсенбаев Д.К., Ярыгина М.Б., Чипанин Е.В., Косилко С.А., Носков А.К., Корзун В.М. Случай заболевания человека чумой в Кош-Агачском районе Республики Алтай в 2015 г. Сообщение 1. Клинико-эпидемиологические и эпизоотологические аспекты. Проблемы особо опасных инфекций. 2016;(1):55–60. https://doi.org/10.21055/0370–1069–2016–1–55–60

18. Балахонов, С.В. Результаты скрининга плазмид штаммов Y. pestis из разных очагов центрально-азиатской зоны природной очаговости чумы / С.В. Балахонов // Молекулярная генетика, микробиология и вирусология. – 1989. – № 4. – С. 39–42.

19. Бароян, О.В. Мировое распространение чумы в XX столетии / О.В. Бароян // Журн. микробиол. – 1957. – № 6. – С. 130–137.

20. Белогрудова, Е.И. Социально-экономическая характеристика условий проживания животноводов на территории Центрально-Кавказского природного очага / Е.И. Белогрудова, И.Г. Кривошеева // Актуальные вопросы особоопасных инфекций. – Нальчик, 2000. – С. 9–11.

21. Белявцева, Л.И. Динамика выхода из коконов имаго блох в гнездах горного суслика на территории Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. – 2012. – № 4. – С. 36–39.

22. Белявцева, Л.И. Динамика основных феноявлений в популяциях блох Neopsylla setosa setosa (Wagn., 1898), в природных очагах чумы Восточного Предкавказья и Приэльбрусья. Новосибирск, изд-во ЦЭРИС. – 2009. – С. 65–67.

23. Белявцева, Л.И. Критерии для определения характера использования гнезд малым и горным сусликами на Северном Кавказе. Современные аспекты эпидемиологического надзора за особо опасными инфекционными заболеваниями на Юге России. Материалы науч.-практич. конф. – Ставрополь, 2007. Ч. 1. С. 38–41.

24. Белявцева, Л.И. Роль гнезда хозяина в процессе размножения блох – переносчиков чумы в поселениях сусликов на Северном Кавказе. Материалы IX съезда Всероссийского науч.-практич. общества эпидемиологов, микробиологов и паразитологов. В 3 т. Т. 3; – М.: Санэпидмедиа, 2007. – С. 153.

25. Белявцева, Л.И. Роль сезонной динамики использования гнезд горными сусликами в процессе размножения блох //Фауна Ставрополья. – Ставрополь, 2004. Вып. 12. С. 7–17.

26. Белявцева, Л.И. Сроки выхода из коконов имаго блох Ctenophthalmus golovi golovi Ioff et Tifl., 1930 – массового паразита горного суслика Современные аспекты эпидемиологического надзора за особо опасными инфекционными заболеваниями на Юге России. Материалы науч.-практич. конф. (Ставрополь, 21–22 марта 2007 г.). – Ставрополь, 2007. – Ч. 1. С. 44–48.

27. Белявцева, Л.И. Сроки массового выхода из коконов имаго блох Citellophilus tesquiorum ciscaucasicus Ioff, 1936 – переносчика чумы на территории Центрально-Кавказского высокогорного природного очага // Чрезвычайные ситуации международного значения в общественном здравоохранении и санитарная охрана территорий государств – участников Содружества Независимых Государств: Материалы VII Межгосударственной научно-практической конференции государств – участников СНГ (3–5 октября 2006 г., Оболенск, Московская обл.). – Протвино: А-ПРИНТ ЗАО, 2006. – С. 16–17.

28. Белявцева, Л.И. Фенология блох горного суслика в связи с их ролью в эпизоотиях чумы на Центральном Кавказе // Автореф. дисс. … канд. биол. наук. – Ставрополь, 1999. – 22 с.

29. Белявцева Л.И., Артюшина Ю.С. Характеристика основных фенологических периодов у блох Ctenophthalmus (Medioctenophthalmus) golovi golovi Ioff et Tifl., 1930, – паразитирующих в поселениях горного суслика // Актуальные проблемы биологии, медицины и экологии. Т. 3, вып. 1. – Томск, 2004. – С. 161–162.

30. Белявцева Л.И., Брюханова Л.В. Основные черты фенологии Frontopsylla semura Wagn. et Ioff, 1926, паразита горного суслика на Центральном Кавказе // Карантинные и зоонозные инфекции в Казахстане. – Алматы, 2000. Вып. 2. – С.60–64.

31. Белявцева Л.И., Брюханова Л.В. Характеристика основных фенопериодов блох – паразитов малого и горного сусликов на Северном Кавказе // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. – 2002. – №. 3. – С. 49–52.

32. Белявцева Л.И., Мозлоев Г.А, Хажнагоева Е.Х. и др. Закономерности распространения блох, паразитирующих в поселениях горного суслика на территории Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы. Труды международной конференции «Горные экосистемы и их компоненты» 13–18 авг. 2007 г. / Л.И. Белявцева [и др.]. Ч. 1. – М., 2007. – С. 98–103.

33. Белявцева Л.И., Хажнагоева Е.Х., Мозлоев Г.А., Никульшин С.В., Лазаренко Е.В. Основные черты годового цикла блох Ctenophthalmus (Euctenophthalmus) orientalis Wagn., 1898, паразитирующих в поселениях горного суслика в Баксанской долине. Труды Ставропольского отделения Русского энтомологического общества. Вып. 4. – Ставрополь: АГРУС, 2008. – С.354–356.

34. Белявцева Л.И., Цапко Н.В., Дубянский В.М., Давыдова Н.А. Показатели физиологической активности блох – критерии при оценке характера использования гнезд горными сусликами // Социально-значимые и особо опасные инфекционные заболевания: матер. IV всеросс. науч.-практ. конф. с международным участием. Краснодар: Полиграф–ЮГ, 2017. – С. 31–32.

35. Белявцева Л.И., Штоль Л.И., Брюханова Л.В. Сезонная динамика использования гнезд горным сусликом в Приэльбрусье // Геоэкологические и биоэкологические проблемы Северного Причерноморья. Материалы международной научн.-практ. конф. Тирасполь, 2001. – С. 25–26.

36. Белявцева, Л. И. Актуальные вопросы мониторинга эколого-эпизоотологического состояния популяций блох сусликов в природных очагах чумы Северного Кавказа / Л.И. Белявцева, И.В. Чумакова // Карантинные и зоонозные инфекции в Казахстане. – Алматы, 2011. – № 1–2 (23–24). – С. 50–54.

37. Белявцева, Л.И. Адаптация к климатическим факторам у блох Citellophilus tesquiorum, обитающих в разных частях ареала на Северном Кавказе / Л.И. Белявцева // Физиологические проблемы адаптации. Ставрополь, 2003. – С. 22–24.

38. Белявцева, Л.И. Видовые и популяционные особенности фенологии блох малого и горного сусликов на Северном Кавказе / Л.И. Белявцева // Актуальные проблемы предупреждения и ликвидации последствий чрезвычайных ситуаций в области санитарно-эпидемиологического благополучия населения государств-участников СНГ: матер. X Межгос. научно-практической конференции государств-участников СНГ (5–6 октября, 2010 г., Ставрополь). – Ставрополь, 2010. – С. 20–21.

39. Белявцева, Л.И. Динамика основных феноявлений в популяции блох Citellophillus tesquiorum ciscaucasicus (Ioff,1936) в природных очагах чумы Восточного Предкавказья и Приэльбрусья / Л.И. Белявцева // Перспективы сотрудничества государств-членов ШОС в противодействии угрозе инфекционных болезней: тезисы докладов международной научно-практической конференции (14–15 мая 2009 г., Новосибирск, Россия). – Новосибирск: Изд-во «ЦЭРИС», 2009. – С. 62–65.

40. Белявцева, Л.И. Динамика численности блох в гнёздах горного суслика на участках поселений зверьков с разной структурой нор / Л.И. Белявцева // Паразитология в XXI веке – проблемы, методы, решения: Материалы IV Всероссийского Съезда Паразитологического общества при Российской академии наук (20–25 октября 2008, г. Санкт-Петербург). – Санкт-Петербург: «Лемма», 2008. – Т. 1. – С. 70–74. – Библиограф.: 6 – Рус.

41. Белявцева, Л.И. К оценке роли блох горного суслика в поддержании эпизоотического процесса на территории Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы / Л.И. Белявцева, Н.В. Цапко, Н.А. Давыдова

// Современные технологии в эпидемиологическом надзоре за актуальными инфекциями: матер. Всероссийской науч.-практ. конф., Нижний Новгород, 25 мая 2016 г. – Н. Новгород: Растр-НН, 2016. – С. 32–34.

42. Белявцева, Л.И. Основные мероприятия эпизоотологического мониторинга популяций блох горного суслика на территории Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы / Л.И. Белявцева, Н.В. Цапко, Н.А. Давыдова // Современные технологии в эпидемиологическом надзоре за актуальными инфекциями: матер. Всероссийской науч.-практ. конф., Нижний Новгород, 25 мая 2016 г. – Н. Новгород: Растр-НН, 2016. – С. 34–36.

43. Белявцева, Л.И. Особенности годовых циклов блох Ctenophthalmus (Euctenophthalmus) orientalis Wagn., 1898, паразитов грызунов на Северном Кавказе / Л.И. Белявцева, Н.В. Цапко, Н.А. Давыдова // Актуальные вопросы инфекционной патологии Юга России: матер. II Межрегион. науч.-практ. форума специалистов, Краснодар, 22–24 мая 2017 г. – Краснодар, 2017. – С. 18–19.

44. Белявцева, Л.И. Особенности процесса размножения блох в гнездах горного суслика в связи с сезонной сменой нор зверьками на своих индивидуальных участках / Л.И. Белявцева, Н.В. Цапко, Н.А. Давыдова // Диагностика и профилактика инфекционных болезней на современном этапе: матер. науч.-практ. конф., Новосибирск, 26–27 сентября 2016 г. – Новосибирск: АРЕАЛ, 2016. – С. 23–25.

45. Белявцева, Л.И. Популяционно-экологические факторы, определяющие распространение, экологию и участие в эпизоотическом процессе блох сусликов в природных очагах чумы на Северном Кавказе / Л.И. Белявцева //Актуальные вопросы эпидемиологии инфекционных болезней: сборник научных трудов / Под ред. проф. А.А.Шапошникова, проф. Г.В. Ющенко. – М.: ЗАО «МП Гигиена», 2006. – Вып. 8. – С. 284–288.

46. Белявцева, Л.И. Популяционные различия образа жизни блох Neopsylla setosa Wagn., 1898, переносчиков чумы в поселениях малого и горного сусликов на Северном Кавказе. / Л.И. Белявцева // Современные проблемы военной профилактической медицины, пути их решения и перспективы развития. Второй съезд военных врачей медико-профилактического профиля Вооруженных сил Российской Федерации. Санкт-Петербург, 15–17 ноября 2006 года. Труды съезда. Вестник Российской Военно-Медицинской академии. Приложение № 1 (15). – Санкт-Петербург, 2006. – С. 164–165.

47. Белявцева, Л.И. Распространение блох сусликов в природных очагах чумы Северо-Кавказского Федерального Округа / Л.И. Белявцева, Н.В. Цапко, Г.А. Мозлоев, Д.М. Бамматов // Материалы научно-практической конференции, посвящённой 90-летию образования государственной санитарно-эпидемиологической службы Российской Федерации «Здоровье населения и среда обитания» «16-я Ежегодная Неделя медицины Ставрополья». – Ставрополь, 2012. – С. 176–180.

48. Белявцева, Л.И. Роль климатических факторов в распространении блох сусликов на Северном Кавказе / Л.И. Белявцева // Материалы I Всероссийского совещания по кровососущим насекомым (24–27 октября 2006 г., Санкт-Петербург). – СПб.: ЗИН РАН, 2006. – С. 23–26.

49. Белявцева, Л.И. Структура гнезд горного суслика /Л.И. Белявцева, Н.В. Цапко, Н.А. Давыдова // От фундаментальной биологической науки к практике: сб. науч. тр. по матер. I международной науч.-практ. конф., 31 янв., 2017 г., Казань. – Казань: Профессиональная наука, 2017. – С. 50–59.

50. Белявцева, Л.И. Фенология блох горного суслика в связи с их ролью в эпизоотиях чумы на Центральном Кавказе: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.09 /Л.И. Белявцева. – Ставрополь, 1999. – 22 с.

51. Белявцева, Л.И. Фенология участия блох горного суслика в эпизоотическом процессе на территории Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы / Л.И. Белявцева, Н.В. Цапко, Н.А. Давыдова // Актуальные вопросы инфекционной патологии юга России: матер. Межрегионального Форума специалистов, Краснодар, 8–10 июня 2016 г. – М.: Пре100принт, 2016. – С. 29–31.

52. Белявцева, Л.И. Характеристика основных фенологических периодов Ctenophthalmus (Mediоctenophthalmus) golovi golovi Ioff et Tifl., паразитирующего в поселениях горного суслика. / Л.И. Белявцева, Ю.С. Артюшина // Актуальные проблемы биологии, медицины и экологии: сб. научных работ. – Томск, 2004. – Т. 3(1). – С. 161–162. – Библиогр.: 3-рус.

53. Белявцева, Л.И. Эколого-эпизоотологическая характеристика блох Frontopsylla (Scalonola) semura Wagn. et Ioff, 1926 в природнах очагах чумы Северного Кавказа / Л.И. Белявцева, Н.В. Цапко, Н.А. Давыдова // Социально-значимые и особо опасные инфекционные заболевания: матер. V всеросс. междисциплинарной науч.-практ. конф. с международным участием (г. Сочи, 30 окт. – 2 ноября 2018 г.). – Сочи: Новация, 2018. – С. 29–31.

54. Белявцева, Л.И. Эколого-эпизоотологическая характеристика блох Oropsylla (Oropsylla) idahoensis ilovaiskii (Wagn. et Ioff, 1926) в природных очагах чумы Северного Кавказа / Л.И. Белявцева, Н.В. Цапко, Н.А. Давыдова // Социально-значимые и особо опасные инфекционные заболевания: матер. V всеросс. междисциплинарной науч.-практ. конф. с международным участием (г. Сочи, 30 окт. – 2 ноября 2018 г.). – Сочи: Новация, 2018. – С. 27–29.

55. Бибикова, В.А. Передача чумы блохами / В.А. Бибикова, Л.Н. Классовский. – М., 1974. – 187 с.

56. Биологические особенности штаммов возбудителя чумы, циркулирующих в природных очагах на территории Чеченской Республики. / Ю.М. Евченко [и др.] // Журнал микробиологии, эпидемиологии и иммунобиологии. – 1996 – № 3. – Приложение. – С. 96–99.

57. Биоценотические последствия антропогенной трансформации ландшафтов Чёрных земель / Н.В. Попов [и др.] // Биота и природная среда Калмыкии. – М., 1995. – С. 211–221.

58. Брюханова, Г.Д. Актуальные аспекты эпидемиологии и микробиологии чумы в современных условиях: автореф. дис. … д-ра мед. наук: 14.00.30 ; 03.00.07/ Г.Д. Брюханова. – Ставрополь, 2004. – 49 с.

59. Бурделов, Л.А. Дискуссии в эпизоотологии чумы: причины возникновения, методы ведения и основные последствия/ Л.А. Бурделов // Карантинные и зоонозные инфекции в Казахстане. – Алматы, 2016. – Вып. 1. – С. 3–24.

60. Вагнер И.К., Титов Э.К., Лобачев В.С. Особенности строения нор кавказского горного суслика // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. – 1975. – №3. – С. 7–12.

61. Варшавский, С.Н. Некоторые вопросы истории ареала и возраста поселений горного суслика / С.Н. Варшавский, П.Д. Голубев, А.К. Акиев, М.Н. Шилов // М: Изд-во Академии Наук СССР, 1977. – С. 30–31.

62. Ващенок В.С. Блохи (Siphonaptera) – переносчики возбудителей болезней человека и животных. – Л., 1988. – 163 с.

63. Ващенок, В.С. Блохи – переносчики возбудителей болезней человека и животных / В.С. Ващенок. – Л.: Наука, 1988. – 160 с.

64. Величко, Л.Н. Заболеваемость чумой за рубежом / Л.Н. Величко, В.А. Иванов, Н.И. Хотько // Эпидемиол. и профилакт. чумы и холеры, 1983. – С. 11–8.

65. Величко, Л.Н. Легочная чума (обзор вспышек в зарубежных странах) / Л.Н. Величко, А.М. Кокушкин, О.В. Кедрова // Пробл. особо опасных инф. – Саратов, 1998. – С. 3–11.

66. Верещагин, Н.К. Млекопитающие Кавказа / Н.К. Верещагин. – М.-Л.: Изд-во. АН СССР, 1959. – 703 с.

67. Вержуцкий, Д. Б. О некоторых дискуссионных проблемах природной очаговости чумы / Д. Б. Вержуцкий, С. В. Балахонов // Медицинская паразитология и паразитарные болезни – 2016. – № 1. – С. 5–12.

68. Виноградов Б.С., Аргиропуло А.И., 1941. Определитель грызунов. Фауна СССР. Млекопитающие. – 241 с.

69. Вирулентность штаммов чумного микроба из разных участков очага чумы Центрального Кавказа / Г.Н. Розанова [и др.] // Особо опасные инфекции на Кавказе: тез. докл. 3 науч.-практ. конф. противочумных учреждений Кавказа по природной очаговости, эпидемиологии и профилактике особо опасных инфекций. – Ставрополь, 1974. – Ч. 1. – С. 62–64.

70. Влияние современного изменения климата на состояние природных очагов чумы России и других стран СНГ / Н.В. Попов [и др.] // Пробл. особо опасных инф. – Саратов, 2013. – Вып. 3. – С. 23–28.

71. Влияние современного потепления климата на развитие нового межэпизоотического периода Прикаспийского Северо-Западного степного природного очага чумы / Н.В. Попов [и др.] // Пробл. особо опасных инф. – Саратов, 2008. – Вып. 1 (95). – С. 31–34.

72. Вовлечение в эпизоотии малочисленных видов блох и мелких млекопитающих на примере Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы / Ю.М. Евченко, Т.В. Таран, М.Е. Михайлова, С.А. Тхакумашева, Г.А. Мозлоев, В.А. Белогрудов // Обеспечение санитарно-эпидемиологического благополучия в государствах-участниках СНГ: матер. XIV Межгосударственной науч.-практ. конф., посвящ. 100-летию ФКУЗ РосНИПЧИ «Микроб» (г. Саратов, 20–21 ноября 2018 г.). – Саратов: Амирит, 2018. – С. 127–128.

73. Возбудитель чумы очага Центрального Кавказа / Ю.М. Ёлкин [и др.] // Пробл. особо опасных инф. – Саратов, 1977. – Вып. 3(55). – С. 9–12.

74. Возбудитель чумы, выделенный в очагах Кавказа и Закавказья в 1984 г. / Л.И. Грамотина [и др.]. – Ставрополь, 1986. – 8 с. – Деп. в ВИНИТИ 14.01.86., № 311-В 86.

75. Воронцов Н.Н., Ляпунова Е.А., 1969. Хромосомы сусликов Палеарктики (Citellus, Marmotinae, Sciuridae, Rodentia) // Млекопитающие (эволюция, кариология, фаунистика, систематика). Мат. 2 совещ. по млекопитающим. – Новосибирск. – С. 41–47.

76. Вспышка дифтерии в отдельном районе Чеченской Республики / Ю.М. Евченко, И.В. Борисов, А.М. Базаков // Журнал микробиологии, эпидемиологии и иммунобиологии. – 1996. – № 3. – Приложение. – С. 85–87.

77. Вспышка полиомиелита в Чеченской Республики в 1995 г. / Г.Г. Онищенко [и др.] // Журнал микробиологии, эпидемиологии и иммунобиологии. – 1996. – № 3. – Приложение. – С. 5–8.

78. Генетическое типирование штаммов Yersinia pestis Центрального Кавказа / А.Ф. Брюханов [и др.] // Генодиагностика инфекционных заболеваний: сб. тезисов IV всерос. науч. – практич. конф. (22–24 окт. 2002). – М., 2002. – С. 263–265.

79. Генотипирование Yersinia pestis: вариабельность локуса (CAAA)n у природных штаммов, выделенных на территории бывшего СССР / И.Ю. Сучков [и др.] // Молекулярная генетика. – 2002. – № 4. – С.18–21.

80. Генотипирование штаммов по вариабельному числу тандемных повторов / А.Ф. Брюханов [и др.] // Карантинные и зоонозные инфекции в Казахстане. – Алматы, 1999. – Вып. 3. – С. 72–75.Гончаров А.И. / Новый подвид Citellophilus tesquorum elbrusensis ssp. nov. из Приэльбрусья (Siphonaptera: Ceratophyllidae) // Труды Ставропольского отделения Русского энтомологического общества. – Ставрополь: Параграф, 2011. – Вып. 7. – С. 39–42.

81. Голубев П.Д., Лабунец Н.Ф. Эколого-географическая характеристика поселений горного суслика в связи с его эпизоотологическим значением // Георафич. проблемы изучения, охраны и рациональн. использ. природн. условий и ресурсов Сев. Кавказа. – Ставрополь, 1973. – С. 137–138.

82. Голубев П.Д., Петров П.А., Дятлов А.И. Ландшафтная приуроченность поселений горного малого суслика // Состояние и перспективы профилакт. чумы. – Саратов, 1978. – С. 107–110.

83. Голубев П.Д., Сорокина З.С. Материалы по численности горного малого суслика (Citellus musicus Men.) на Центральном Кавказе // Особо опасные инфекций на Кавказе: Тез. докл. 4 краев. науч.-практ. конф. по природной очаговости, эпидемиол. и профилакт. особо опасные инфекц. болезней (20–22 дек. 1978). – Ставрополь, 1978. – С. 182–185.

84. Гончаров, А.И. О новом подроде рода Frontopsylla Wagner et Ioff, 1926 (Siphonaptera, Insecta) // Фауна Ставрополья, вып. 7. – Ставрополь, 1997. – С. 38–39.

85. Гончаров, А.И. О систематическом положении блох рода Oropsylla фауны СССР // Особо опасные инфекции на Кавказе. – Ставрополь, 1978.

86. Гончаров, А.И. Новый подвид Citellophilus tesquorum elbrusensis ssp. nov. из Приэльбрусья (Siphonaptera: Ceratophyllidae) / А.И. Гончаров // Труды Ставропольского отделения Русского энтомологического общества. – Ставрополь: Параграф, 2011. – Вып. 7. – С. 39–42.

87. Гражданов, А.К. Новые эпидемиологические факторы в природных очагах чумы Западного Казахстана / А.К. Гражданов // Матер. науч. -практ. конф., посвящ. 100-летию образования противочум. службы России (16–18 сент. 1997). – Саратов, 1997. – Т. 1. – С. 31.

88. Гражданов, А.К. Современные факторы эпидемического потенциала в природных очагах чумы на западе Казахстана / А.К. Гражданов // Пробл. особо опасных инф. – 2005. – Вып. 1 (89). – С. 16–18.

89. Грамотина, Л.И. Низкомолекулярные плазмиды – перспективный тест для внутривидовой дифференциации Yersinia pestis / Л.И. Грамотина, С.Л. Проценко // Журнал микробиологии, эпидемиологии и иммунобиологии – 1994. – № 6. – С. 35–36.

90. Григорьев, М.П. Анализ популяционной структуры носителей в Центрально-Кавказском очаге чумы: автореф. …дис. канд. биол. наук: 14.00.30 / М.П. Григорьев. – Ставрополь, 1998. – 23 с.

91. Григорьев, М.П. Результаты изучения генетической дифференциации популяций горных сусликов (Citellus musicus Men.) / М.П. Григорьев // Эволюционные и генетические исследования млекопитающих: тез. докл. всесоюз. совещ. (Владивосток, 22–28 сент. 1990 г.). – Владивосток, 1990. – Ч. 2. – С. 77–79.

92. Грижебовский, Г.М. Чума в мире: старая инфекция – новые проблемы (с международной конференции по чуме) / Г.М. Грижебовский // Чрезвычайные ситуации международного значения в общественном здравоохранении в решениях Санкт-Петербургского саммита «группы восьми» и санитарная охрана территорий государств-участников содружества независимых государств: матер. VII Межгосуд. науч.-практ. конф. государств-участников СНГ (3–5 окт). – Оболенск, 2006. – С. 28–31.

93. Грижебовский, Г.М. Чума в современном мире / Г.М. Грижебовский, С.М. Кальной, О.В. Малецкая // Актуальные проблемы предупреждения и ликвидации последствий чрезвычайных ситуаций в области санитарно-эпидемиологического благополучия населения государств – участников СНГ: матер. конф. – Ставрополь, 2010. – С. 43–44.

94. Громов И.М., Ербаева М.А., 1995. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий (зайцеобразные, грызуны). Спб.: Наука. – 641 с.

95. Громов И.М., Бибиков Д.И., Калабухов Н.И. и др., 1965. Наземные беличьи (Marmotinae) фауны СССР. Млекопитающие. М.-Л. Наука. Т.3. Вып. 2. – 467 с.

96. Губарева Н.П., Акиев А.К., Земельман Б.М. Абдурахманов Г.А. Влияние некоторых факторов на блокообразование у блох Ceratophyllus tesquorum и Neopsylla setosa // Паразитология. – 1976. – Т. X, вып. 4. – С. 315–319.

97. Гублер, Е. В. Вычислительные методы анализа и распознования патологических процессов. – Л.: Медицина, Ленинградское отделение, 1978. – 296 с.

98. Дарская, Н.Ф. Преимагинальное развитие блох горного суслика / Н.Ф. Дарская, Р.С. Карандина // Особо опасные инфекции на Кавказе. – Ставрополь, 1978. – С. 204–206.

99. Динамика возрастного состава популяций блох-переносчиков возбудителя чумы на территории Центрально-Кавказского высокогорного природного очага. / Л.И. Белявцева, Н.В. Цапко, Н.А. Давыдова, В.М Дубянский, Е.С. Котенев // Актуальные вопросы инфекционной патологии Северо-Запада России: тез. III Межрегионального Форума специалистов (Санкт-Петербург, 25–26 апр. 2018 г.). – М.: Пре100принт, 2018. – С. 29–30.

100. Динамика заболеваемости чумой в мире / В.П. Топорков [и др.] // Пробл. особо опасных инф. – 2008. – Вып. 3(97). – С. 22–25.

101. Динамика заболеваемости чумой в мире / В.П. Топорков [и др.] // Пробл. особо опасных инф. – 2008. – Вып. 3 (97). – С. 22–25.

102. Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2007 г. – М: Росгидромет, 2008 – 35 с.

103. Дубянский В.М., Е.В. Герасименко, Н.А. Давыдова, Г.П. Шкарлет, Г.А. Мозлоев, В.А. Белогрудов, А.А. Власов, Н.В. Цапко, Л.И. Белявцева, Д.М. Бамматов. Прогнозирование эпизоотической активности Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы. Проблемы особо опасных инфекций https://doi.org/10.21055/0370–1069–2018–3–50–53. 2018. № 3. С. 50–53.

104. Дубянский М. А., Кенжебаев А., Степанов В. М., Асенов Г. А., Дубянская Л. Д. Прогнозирование эпизоотической активности чумы в Приаралье и Кызылкумах. – Нукус: Каракалпакстан. – 1992. – 240 с.

105. Дятлов А.И., Петров П.А., Голубев П.Д., Труфанов Г.В. О структуре ареала малых сусликов (Citellus pygmaeus Pall., 1778) в Приэльбрусье // Экология. – 1980. – №5. – С. 77–83.

106. Дятлов, А.И. Влияние антропогенных и природных факторов на эколого-эпидемиологическую обстановку при ряде зоонозных инфекций на Северном Кавказе / А.И. Дятлов, Г.М. Грижебовский, В.И. Ефременко // Журнал микробиологии. – 2002. – № 6. – Приложение. – С. 59–61.

107. Дятлов, А.И. Популяционная структура ареала Кавказского суслика (Citellus pygmaus musicus, Menetrie, 1832) в Приэльбрусье / А.И. Дятлов [и др.] // Журнал общей биологии. – 1990. – Т. 51, № 6. – С. 783–795.

108. Евченко, Ю.М. Вовлечение мелких млекопитающих в эпизоотии Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы / Ю.М. Евченко // Теоретические основы эпидемиологии. Современные эпидемиологические и профилактические аспекты инфекционных и массовых неинфекционных заболеваний: Труды Всероссийской научной конференции, посвящённой 210-й годовщине основания Военно-медицинской академии, Санкт-Петербург, 17–18 апреля 2008 г. – Санкт-Петербург, 2008. – № 2 (22) – Ч. II. – Приложение. – С. 616–617.

109. Емельянов, П.Ф. Миграционная активность горного суслика // Профилакт. природноочаговых инфекций: Тез. докл. Всес. науч.-практ. конф. 6–8 дек. 1983 г. – Ставрополь, 1983. – С. 145–147.

110. Емельянов, П.Ф. Определение возраста горного суслика по слоистым структурам кости // Регистрирующ. структуры и определен. возраста млекопит. (унификац. методов опред. возраста, оценка динамики численности млекопит.): Тез. докл. Всес. конф. 22–25 мая 1984 г. – М., 1984. – С. 15–16.

111. Ерошенко Г.А., Видяева Н.А., Одиноков Г.Н., Куклева Л.М., Краснов Я.М., Гусева Н.М., Кутырев В.В. Структурно-функциональный анализ гена araC у штаммов Yersinia pestis различного происхождения // Молекул. генетика, микробиол. и виру-сол. – 2009. – № 3. – С. 36–40.

112. Ерошенко Г.А., Одиноков Г.Н., Куклева Л.М., Шавина Н.Ю., Краснов Я.М., Гусева Н.П., Кутырев В.В. Вариабельные локусы генов parA, aspA, rhaS, zwf и tcaB как эффективные ДНК-мишени для генотипирования штаммов Yersinia pestis // Проблемы особо опасных инф. – 2010. – Вып. 2 (104). – С. 57–59.

113. Ерошенко Г.А., Павлова А.И., Куклева Л.М., Шавина Н.Ю., Кутырев В.В. Генотипирование штаммов Yersinia pestis на основе вариабельности генов биосинте-за рРНК// Журн. микробиол., эпидемиол. и иммунбиол. – 2007. – № 3. – С.6–10.

114. Естественная генетическая маркировка чумного микроба из природных очагов Кавказа / Ю.Г. Сучков [и др.] // Проблемы природной очаговости чумы: тез. докл. к IV Советско-Монгольской конф. специалистов противочумных учреждений. – Иркутск, 1980. – Ч. 2. – С. 35–36.

115. Жаринова, Н.В. Биологические особенности штаммов Yersinia pestis и состояние эпизоотической активности Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы: автореф. дис…. канд. биол. наук: 03.00.07, 14.00.30 / Н.В. Жаринова. – Саратов, 2005. – 24 с.

116. Заболевание человека чумой в Горно-Алтайском высокогорном природном очаге в 2014 г. Сообщение 1. Эпидемиологические и эпизоотологические особенности проявлений чумы в Горно-Алтайском высокогорном (Сайлюгемском) природном очаге чумы / В.В. Кутырев [и др.] // Пробл. особо опасных инф. . – 2014. – Вып. 4. – С. 9–16.

117. Заболевание человека чумой в Горно-Алтайском высокогорном природном очаге в 2014 г. Сообщение 2. Особенности лабораторной диагностики и молекулярно-генетические характеристики выделенных штаммов / В.В. Кутырев [и др.] // Пробл. особо опасных инф. – 2014. № 4. – С. 43–51.

118. Закономерности распространения блох, обитающих в поселения горного суслика на территории Центрально-Кавказского природного очага чумы / Л.И. Белявцева [и др.] // Горные экосистемы и их компоненты: труды международной конференции. – М.: Т-во научных изданий КМК, 2007. – С. 98- 103.

119. Зараженность чумой второстепенных носителей в Центрально-Кавказском природном очаге / Ю.М. Евченко [и др.] // Современные аспекты природных очагов, эпидемиология и профилактика особо опасных инфекционных болезней: тез. докл. науч. конф. (Омск, октябрь 1993 г.). – Ставрополь, 1993. – С. 43–44.

120. Зуева, Л.П. Эпидемиология / Л.П. Зуева, Р.Х. Яфаев. – Спб.: Фолиант., 2005. – 752 с.

121. Иванов, И.В., 1976. Малый суслик Северного Кавказа // Фауна, экология и охрана животных Северного Кавказа. Нальчик. Вып. 3 . С. 36–88.

122. Иванов, И.В., Темботов А.К. Новые данные о суслике малом (Citellus pygmaeus Pall.) Северного Кавказа // Вестн. зоол. – 1973. – № 4. – С. 16–20.

123. Ивановский В.В. О питании кавказского горного суслика // Болезни с природной очаговостью на Кавказе: Тез. докл. краев. научн. конф., посвящ. 60-летию образов. СССР. – Ставрополь, 1982. – С. 64.

124. Ивановский, В.В. Основные черты экологии горного суслика на Центральном Кавказе / В.В. Ивановский // Актуальные вопросы эпиднадзора в природных очагах чумы. Природная очаговость в высокогорьях. – Ставрополь, 1985. – С. 141–143.

125. Изучение ассоциаций почвенных амёб с бактериями – возбудителями чумы и псевдотуберкулёза в эксперименте / С.В. Никульшин [и др.] // Журнал микробиологии, эпидемиологии и иммунобиологии. – 1992. – № 9–10. – С. 2–4.

126. Изучение плазмидного состава штаммов возбудителя чумы из различных природных очагов / А.А. Филиппов [и др.] // Журнал микробиологии, эпидемиологии и иммунобиологии. – 1992. – № 3. – С. 10–13.

127. Иммунитет и бактерионосительство при чуме у сусликов и значение этих факторов в сохранении возбудителя в природе в межэпизоотии-

ческие сезоны / В.Г. Пилипенко [и др.] // Проблемы изучения механизма энзоотии чумы: тезисы докладов на Всесоюзной конференции. – Саратов, 1980. – С. 126–130.

128. Иннокентьева, Т.И. Современные особенности эпидемиологического надзора за чумой / Т.И. Иннокентьева // Журнал инфекционной патологии. – Иркутск, 2001. – Т. 8, № 2–3. – С. 43–51.

129. Иофф, И.Г. Aphaniptera Киргизии // Эктопаразиты. М., 1949. Вып. 1. – С. 5–211.

130. Иофф, И.Г. Вопросы экологии блох в связи с их эпидемиологическим значением. – Пятигорск, 1941. – 116 с.

131. Иофф, И.Г. О географическом распространении сусликовых блох в связи с историей расселениия сусликов // Паразитол. сборн. – М., Л., 1936. – Вып. VI. – С. 313–361.

132. Иофф, И.Г. Вопросы экологии блох в связи с их эпидемиологическим значением / И.Г. Иофф. – Пятигорск, 1941. – С. 1–113.

133. Иофф, И.Г. Изучение активности переносчиков / И.Г. Иофф // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. – 1949. – Т. 18, вып. 5. – С. 396–409.

134. Использование полимеразной реакции (ПЦР) для обнаружения чумного микроба в полевом материале – блохах Citellophilus tesquiorum / А.Ф. Брюханов [и др.] // Материалы науч.-практ. конф., посвящ. 100-летию образования противочумной службы России. Т. 2. – Саратов, 1997. – С. 162.

135. Исследование структурно-функциональных аспектов эпизоотического процесса в сибирских природных очагах чумы. / А.Ф. Попков [и др.] // Пробл. особо опасных инф. . – Саратов, 2013. – Вып. 4. – С. 28–32.

136. Итоги популяционно-экологических исследований природной очаговости чумы в Сибири/ А.Ф. Попков [и др.] // Пробл. особо опасных инф. . – 2007. – Вып. 94. – С. 33–36.

137. К вопросу о механизме энзоотии чумы / Н.В. Попов [и др.] // Международные медико-санитарные правила и реализация глобальной стратегии борьбы с инфекционными болезнями государств-участников СНГ: матер. VIII межгосуд. науч.-практ. конф. государств-участников СНГ (25–26 сент.). – Саратов, 2007. – С. 95–97.

138. К вопросу обнаружения возбудителей особо опасных инфекций биологическим методом / В.И. Щедрин [и др.] // Материалы научно-практической конференции, посвященной 100-летию образования противочумной службы России (16–18 сен.). – Т. 2. – Саратов, 1997. – С. 239.

139. К изучению активности нападения блох горных сусликов в гнезде, выброшенном на поверхность почвы / И.Г. Кривошеева [и др.] // Современные аспекты природной очаговости, эпидемиологии и профилактики особо опасных инфекционных болезней. – Ставрополь, 1993. – С. 64–65.

140. К изучению популяционной экологии блох Citellophillus tesquorum, паразитирующих на горном суслике / С.И. Попов [и др.] // Особо опасные инфекции на Кавказе: тез. докл. к 6-й краев. науч. конф., посвящ. 70-лет. Великой Октябрьской соц. революции. – Ставрополь, 1987. – С. 338–340.

141. К использованию полимеразной цепной реакции для детекции чумного микроба в блохах / С.В. Балахонов [и др.] // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. – 2000. – № 3. – С. 29–31.

142. К ландшафтно-географической и эпизоотологической характеристике блох горного подвида малого суслика / Н.Ф. Лабунец [и др.] // Особо опасные инфекции на Кавказе: тез. докл. III науч.-практ. конф. противочумных учреждений Кавказа по природной очаговости, эпидемиологии и профилактики особо опасных инфекций. – Ставрополь, 1974. – Вып. 1. – С. 159–161.

143. К методике определения характера сезонного использования гнезд горным сусликом / Л.И. Белявцева, Н.В. Цапко, Н.А. Давыдова, В.М. Дубянский, Е.С. Котенев // Труды центра паразитологии ин-та проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. – М.: Товарищество научных изданий КМК. – 2018. – Т. L. Биоразнообразие паразитов / отв. ред. С.О. Мовсесян. – С. 37–39.

144. К проблеме эпидемиологической безопасности на Юге России. / В.И. Ефременко [и др.] // Региональные проблемы разработки мониторинга окружающей среды и вопросы гигиенической безопасности: сб. науч. трудов, посвящ. 75-летию санитарно – эпидемиологической службы. – Майкоп, 1998. – С. 229.

145. К характеристике токсических свойств штаммов чумного микроба из очага Центрального Кавказа / И.Г. Лалазарова [и др.] // Пробл. особо опасных инф. – Саратов, 1978. – Вып. 4(62). – С. 64.

146. Кавказ. Рельеф и геологическое строение. – Режим доступа: http://www.ecosystema.ru/

147. Калабухов, Н.И. Расселение сусликов (C. Pygmaeus Pall.) как причина чумной эпизоотии / Н.И. Калабухов // Известия Северо-Кавказского краевого микробиологического института. – Ростов н/Д, – 1929. – Вып. 9. – С. 98 –103.

148. Калмыкова, Л.И. Вирулентность и токсигенность штаммов возбудителя чумы из очага Центрального Кавказа / Л.И. Калмыкова // Особо опасные инфекции на Кавказе: тез. докл. к VI-й краев. науч. конф., посвящ. 70-летию Великой Октябрьской соц. революции. – Ставрополь, 1987. – С. 28–30.

149. Каплоев, М.Ж. Динамика нагрузки на горные пастбища Центрального Кавказа на примере Кабардино-Балкарской Республики. Российская академия наук. / М.Ж. Каплоев, А.Х. Маломусов // Горные экосистемы и их компоненты: труды международной конференции 13–18 августа 2007. – М., 2007. – Ч II. – С. 46–48.

150. Карнаухов, И.Г. Осложнения санитарно-эпидемиологической обстановки и риск возникновения чрезвычайных ситуаций в области санитарно-эпидемиологического благополучия при стихийных бедствиях и антро-

погенных катастрофах / И.Г. Карнаухов, В.А. Старшинов, В.П. Топорков // Пробл. особо опасных инф. . – 2012. – Вып. 2 (112). – С. 9–15.

151. Качественные сдвиги в популяциях носителя, переносчика и возбудителя как аспект комплексного изучения чумы / В.П. Топорков [и др.] // Состояние и перспективы профилактики чумы: тез. докл. на всесоюз. конф. (март 1978). – Саратов, 1978. – С. 28–30.

152. Клевезаль Г.А., Мина М.В. Методика группового мечения грызунов с помощью тетрациклина и возможности ее использования в экологических исследованиях // Зоол. журн. – 1980. – Т. 59, № 6. – С. 936–941.

153. Климат и трансформация экосистем на примере природных очагов чумы юго-востока России / А.И. Удовиков [и др.] // Пробл. особо опасных инф. . – 2012. – Вып. 2 (112). – С. 21–24.

154. Клинико-эпидемиологические особенности чумы в Монголии / З. Адъяасурэн [и др.] // Пробл. особо опасных инф. . – 2008. – Вып. 1 (103). – С. 30–33.

155. Князев, А.В. История растительного покрова Северной Осетии в голоцене / Князев А.В., Савинецкий А.Б., Гей Н.А. // Историческая экология диких и домашних копытных. – М.: Наука. 1992. – С. 84–108.

156. Князева Т.В., Величко Л.Н. К заражающей способности блох Frontopsylla semura Wagn. et Ioff, 1926 // Эпизоотология и профилактика особо опасных инфекций в антропогенных ландшафтах. – Саратов, 1990. – С. 95–98.

157. Князева, Т.В. Активность нападения блох малого суслика на человека в условиях Прикаспийского Северо-Западного очага чумы / Т.В. Князева // Эпидемиология эпизоотология и профилактика особо опасных инфекций. – Саратов, 1986. – С. 20–25.

158. Козлов, М.П. Чума. (Природная очаговость. Эпизоотология. Эпидемиологические проявления) / М.П. Козлов. – М.: Медицина, 1979. – 191 с.

159. Кокушкин, А.М. Социальные и биологические аспекты эпидемиологии чумы: автореф. дис. … докт. мед. наук:14.00.30 / А.М. Кокушкин. – Саратов, 1995. – 46 с.

160. Координация мероприятий противочумных учреждений Роспотребнадзора по оздоровлению Горно-Алтайского высокогорного природного очага чумы в 2016 г. – А.Ю. Попова [и др.] // Пробл. особо опасных инф. – 2016. № 4. – С. 5–10.

161. Кораблев В.П., 1983. Цитогенетические различия между горным и малым сусликами // Популяционная изменчивость вида и проблемы охраны генофонда млекопитающих. Тезисы докл. Всесоюзн. сов. Москва. – С. 91–92.

162. Коренберг, Э.И. Экологические предпосылки возможного влияния изменений климата на природные очаги и их эпидемиологическое проявление. Изменения климата и здоровье населения России в XXI веке / Э.И. Коренберг // Сборник материалов международного семинара (5–6 апреля 2004). – М.: Адамант, 2004. – С. 54–67.

163. Котенев Е.С, Владимир Маркович Дубянский, Анна Сергеевна Волынкина, Зайцев Александр Алексеевич, Куличенко Александр Николаевич, Кравцова Светлана Леонидовна. История эпидемий чумы на Северном Кавказе и современный эпидемический потенциал природных очагов чумы. Медицинский вестник Северного Кавказа. 2016. Т. 11, № 4. С. 612–616.

164. Котти, Б. К. Видовое разнообразие блох (Siphonaptera) Кавказа: монография / Б. К. Котти. – Ставрополь: Из-во СКФУ, 2014. – 132 с. 500 экз.

165. Куклев, Е.В. Количественная оценка величины эпидемического потенциала природных очагов чумы и оптимизация эпидемиологического надзора за этой инфекцией / Е.В. Куклев, А.М. Кокушкин, В.В. Кутырев // Эпидемиология и инфекционные болезни. – 2001. – № 5. – С. 10–13.

166. Куклев, Е.В. Количественная оценка эпидемического потенциала природных очагов чумы: автореф. дис. окт. мед. наук: 14.00.30 / Е.В. Куклев. – Саратов, 1999. – 42 с.

167. Куклев, Е.В. Характеристика основных контингентов риска заражения чумой в природных очагах этой инфекции / Е.В. Куклев // Матер. науч.–практ. конф., посвящ. 100-летию образования противочум. службы России (16–18 сент. 1997). Т. 1. – Саратов, 1997. – С. 87.

168. Куличенко, А.Н. Детекция возбудителей инфекционных болезней в биологическом материале и объектах внешней среды с помощью ПЦР / А.Н. Куличенко // Диагностика возбудителей опасных инфекционных болезней. Т. 2. – Саратов, 1998. – С. 162–169.

169. Куница, Т.Н. Эпидемиологические типы заболеваемости чумой / Т.Н. Куница // Матер. науч.-практ. конф., посвящ. 100-летию образования противочум. службы России (16–18 сент. 1997). Т. 1. – Саратов, 1997. – С. 90–91.

170. Кутырев В.В., Попова А.Ю., Ежлова Е.Б., Демина Ю.В., Пакскина Н.Д., Щучинов Л.В., Михайлов Е.П., Мищенко А.И., Рождественский Е.Н., Базарова Г.Х., Денисов А.В., Шарова И.Н., Попов Н.В., Кузнецов А.А. Заболевание человека чумой в Горно-Алтайском высокогорном природном очаге в 2014 г. Сообщение 1. Эпидемиологические и эпизоотологические особенности проявлений чумы в Горно-Алтайском высокогорном (Сайлюгемском) природном очаге чумы. // Проблемы особо опасных инфекций. Вып. 4. 2014. С. 9–16

171. Кутырев, В.В. Генодиагностика и молекулярное типирование возбудителей чумы, холеры и сибирской язвы / В.В. Кутырев, Н.И. Смирнова // Молекулярная генетика, микробиология и вирусология. – 2003. – Вып. 1. – С. 6–14.

172. Кутырев, В.В. Классификация и молекулярно – генетические исследования Y. pestis / В.В. Кутырев, О.А. Проценко // Пробл. особо опасных инф. . – Саратов, 1998. – С. 11–22.

173. Кучерук, В.В. Антропогенная трансформация окружающей среды и природноочаговые болезни / В.В. Кучерук // Вест. АМН СССР. 1980. – № 10. – С. 24–23.

174. Кучерук, В.В. Природноочаговые болезни – основные термины и понятия / В.В. Кучерук, В. Rosicky // Журнал гигиены, эпидемиологии, микробиологии и иммунологии. -1983. – № 4. – С. 377–392.

175. Кучерук, В.В. Структура, типология и районирование природных очагов болезней человека / В.В. Кучерук // Итоги развития учения о природной очаговости болезней человека и дальнейшие задачи. – М.: Медицина. 1972. – С. 180–212.

176. Кучерук, В.В. Учение о природной очаговости на современном этапе / В.В. Кучерук // Мед. паразитология и паразитарные болезни. – 1976. – Т. 45, вып. 3. – С. 262–269.

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

178. Лабунец Н.Ф., Карандина Р.С. Изучение годового цикла блохи горного суслика Ceratophyllus tesquorum spp. // VIII науч. конф. паразитологов Украины. Тез. докл. – Киев, 1975. – С. 91–92.

179. Лабунец Н.Ф., Сырвачева Н.Г., Гниловская Ю.Г. Ареал блох Oropsylla ilovaiskii Wagn. et Ioff, 1926 и их распространение на Кавказе // IX конф. Украинского паразитологического общества. Тез. докл. – Киев, 1980. – Т. 3. – С. 3–5.

180. Лабунец, Н.Ф. О новой находке центрально-азиатской блохи Rhadinopsylla (Rallipsylla) li (Arg., 1941) в Приэльбрусье / Н.Ф. Лабунец, П.Д. Голубев // Пробл. особо опасных инф. . – Саратов, 1972. – Вып. 3(25). – С. 90–92.

181. Лапач, С.Н. Статистические методы в медико-биологических исследованиях с использованием Excel / С.Н. Лапач, А.В. Чубенко, П.Н. Бабич. – Киев: Морион, 2001. – С. 408.

182. Леви, М.И. Классификация разновидностей возбудителя чумы / М.И. Леви // Тез. докл. науч. конф. по природной очаговости и профилактики чумы и туляремии. – Ростов-на-Дону, 1962. – С. 42–74.

183. Литвин, В. Ю. Сапронозные аспекты энзоотии чумы/ В.Ю. Литвин // Успехи соврем. биологии. – 2003. – Т. 123. – № 6. – С. 543–551.

184. Литвин, В.Ю. Природная очаговость болезней: развитие концепции к исходу века / В.Ю. Литвин, Э.И. Коренберг // Паразитология. – 1999. – Т. 33, вып. 3. – С. 179–192.

185. Львов, Д.К. Роль новых и вновь возникающих инфекций в появлении чрезвычайных ситуаций. Глобальные проблемы как источник чрезвычайных ситуаций / Д.К. Львов. – М.: Мин. РФ по делам гражд. обороны, ЧС и ликвидации последствий стихийных бедствий, 1998. – С. 199–207.

186. Мадянов, Н. Н. Ландшафтная структура Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы на примере Кабардино-Балкарской Республики: автореф. дис. ... канд. геогр. наук: 25.00.23 / Н.Н. Мадянов. – Нальчик, 2006. – 23 с.

187. Малый суслик (Spermophilus pygmaeus pallas, 1778, Rodentia) в регионе Северного и Северо-западного Прикаспия / под ред. докт. биол. наук, проф. Н.В. Попова. – Саратов: ООО «Амирит»; 2017. – 236 с.

188. Малый суслик (Spermophilus pygmaeus Pallas, 1778, Rodentia) в Прикаспии и Предкавказье /Н.В, Попов, А.К. Гражданов, С.А. Яковлев, А.Н. Матросов, М.П. Григорьев, О.А. Белова, Н.В. Ермолова, А.Н. Куличенко, В.С. Манджиева, В.К. Синцов, С.М. Голосовский, А.Х. Халидов, Д.М. Бамматов, С.М. Хасаев, П.Н. Коржов, Г.В. Лиджи-Гаряева, О.М. Букреева, В.Б.-Х. Санджиев, К.Б. Яшкулов ; под ред. Н.В. Попова. – Саратов: Амирит, 2016. – 236 с. : табл.- Библиогр.: с. 215–235. – 500. – ISBN 978–5–9907116–6–2.

189. Марапулец, Л.А. Об активности питания на людях блох обыкновенной полевки Закавказского Нагорья / Л.А. Марапулец, И.И. Черченко // Паразитология. – 1970. – Том IY, вып. 1–3. – С. 271–273.

190. Мартиневский, И.Л. Материалы к типированию природных очагов чумы по генетическим особенностям штаммов чумного микроба / И.Л. Мартиневский // Журнал микробиологии, эпидемиологии и иммунобиологии. – 1973. – № 3. – С. 254–259.

191. Мартиневский, И.Л. Таксономия рода Yersinia. Сообщ. 1. О систематическом положении чумного микроба / И.Л. Мартиневский // Материалы IV науч. конф. по природной очаговости и профилактике чумы. – Алма-Ата, 1965. – С. 142–144.

192. Международные медико-санитарные правила. – Женева: ВОЗ, 2005. – 78 с.

193. Мелихова, Е.В. Плейстоценовый этап развития Волго-Донского междуречья / Мелихова Е.В. // Электронный научно-образовательный журнал ВГСПУ «Грани познания». – № 4 (31). Апрель 2014 www.grani.vspu.ru

194. Методические указания по организации и проведению эпизоотологического надзора в природных очагах чумы на территории Российской Федерации. – М., 2002. – 103 с.

195. Михайлова, Р.С. О некоторых дополнениях к классификации чумного микроба / Р.С. Михайлова // Особо опасные инфекции на Кавказе: тез. докл. III науч.-практич. конф. противочумных учреждений Кавказа по природной очаговости, эпидемиологии и профилактике особо опасных инфекций. – Ставрополь, 1974. – Вып. 1. – С. 55–56.

196. Михайлова, Р.С. Таксономия чумного микроба, циркулирующего среди полевок в Закавказском нагорье / Р.С. Михайлова // Материалы к конференции, посвящ. 50-летию института «Микроб». – Саратов, 1968. – С. 67–68.

197. Михайлова, Р.С. Характеристика штаммов чумного микроба, выделенных в Приэльбрусье / Р.С. Михайлова, Е.В. Юндин // Пробл. особо опасных инф. . – Саратов, 1973. – Вып. 5 (33). – С. 14–19.

198. Мозлоев, Г.А. Биоценотические последствия антропогенной трансформации на территории Центрально-Кавказского высокогорного природ-

ного очага чумы / Г.А. Мозлоев, А.А. Темботов, Н.Н. Мадянов // Проблемы экологии горных территорий. Сб. научн. трудов. Товарищество научных изданий. – М., 2006. – С. 56- 57.

199. Мокриевич, Н.А. К эпизоотологической роли блох Oropsyllailovaiskii в Волго-Уральском пустынном очаге чумы / Н.А.Мокриевич, [и др.] // Эпидемиология и профилактика чумы и холеры. Саратов, 1983. С. 78–82.

200. Молекулярно-генетические аспекты ПЦР-диагностики особо опасных инфекций / В.В. Кутырев [др.] // Генная диагностика особо опасных инфекций: матер. 1-й всерос. науч. –практ. конф. – Саратов, 2000. – С. 14–17.

201. Молекулярно-генетические и палеоэкологические аргументы в пользу конспецифичности малого (Spermophilus pygmaeus) и горного (S. musicus) сусликов / О.А. Ермаков [и др.] // Зоологический журнал. – 2006. – Т. 85 (12). – С. 1474–1480.

202. Молекулярно-генетические особенности штаммов возбудителя чумы, выделенные на Американском континенте / Л.М. Куклева [и др.] // Пробл. особо опасных инф. – 2007. – Вып. 93. – С. 55–57.

203. Мудуев, Ш. Особенности миграционных процессов в Дагестане / Ш. Мудуев // Сб. матер. межд. науч. конф. (Проблемы миграции и опыт ее регулирования в полиэтничном Кавказском регионе, Ставрополь, 2003) // Центр стратегич. исслед. Приволжского федерального округа. – 2009. – 6 с. – Режим доступа: http://antropotok.archipelag.ru.

204. Мялковская С.А., Пушкарев А.В. Зараженность гнезд блохами в зависимости от использования их малыми сусликами // Проблемы особо опасных инфекций. – Саратов, 1973. – Вып. 29 (30). – С. 70–77.

205. Найден П.Е., Петров П.А. О механизме сохранения возбудителя чумы в горных очагах Кавказа // Проблемы изучения механизма энзоотии чумы. – Саратов, 1980. – С. 75–79.

206. Найден П.Е., Петров П.А., Дятлов А.И. Особенности поселений горного подвида малого суслика в чумном очаге Центрального Кавказа // Особо опасные инфекции на Кавказе: Тез. докл. 3 науч.-практ. конф. противочумн. учр. Кавказа по природной очаговости, эпидемиол. и профилакт. особо опасных инфекц. болезней (14–16 мая 1974). – Ставрополь, 1974. – Вып. 1. – С. 59–62.

207. Найден, П.Е. Некоторые вопросы пространственной и биоценотической структуры Центрально-Кавказского природного очага чумы / П.Е. Найден, П.А. Петров, В.В. Ивановский // Профилактика природно-очаговых инфекций: тез. докл. всесоюз. науч.-практ. конф. – Ставрополь, 1983. – С. 93–94.

208. Найден, П.Е. Природные очаги чумы на Кавказе и проблема их оздоровления: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 14.00.30 / П.Е. Найден. – Саратов, 1982. – 44 с.

209. Найден, П.Е. Природные очаги чумы на Кавказе и проблема их оздоровления: дис. д-ра биол. наук: 14.00.30 / П.Е. Найден. – Ставрополь, 1980. – 388 с.

210. Найден, П.Е. Экологические и эпидемиологические предпосылки по оздоровлению Центрально-Кавказского природного очага / П.Е. Найден, А.К. Акиев, Г.М. Грижебовский // Профилактика природноочаговых инфекций: тез. докл. всесоюз. науч.-практ. конф. 6–8 дек. 1983. – Ставрополь, 1983. – С. 402–404.

211. Наставление по эпиднадзору в природных очагах Кавказа. – Ставрополь, 1986. – 71 с.

212. Некипелов, Н.В. Эпизоотология чумы в Забайкалье и Монголии: доклад по совокупности ... д-ра биол. наук. – М., 1962. – 42 с.

213. Некоторые выводы из ретроспективного анализа эпидемий чумы XYIII – XX веков на Кавказе / И.И. Черченко [и др.] // Особо опасные инфекции на Кавказе: тез. докл. краевой науч.-практ. конф. противочумных учреждений Кавказа по природной очаговости, эпидемиологии и профилактике особо опасных инфекций (14–16 мая 1974 г.). – Ставрополь, 1974. – Вып. I. – С. 67–70.

214. Неспецифическая профилактика чумы в Горно-Алтайском высокогорном природном очаге в 2016 г. / А.Н. Матросов [и др.] // Пробл. особо опасных инф. – 2016. № 4. – С. 25–34.

215. Никольский А.А., Бродский Л.И., Голикова Т.И., Лысикова Н.Н., 1988. Акустическая диагностика малого (Citellus pygmaeus) и горного кавказского (C. musicus) сусликов // Грызуны. Тез. докл. 7 Всесоюзн. совещ. Свердловск. Т. 1. С. 34–35.

216. Никульшин С.В. Некоторые черты годового цикла блох Ctenophthalmus golovi – паразита горного суслика Центрального Кавказа // Проблемы особо опасных инфекций. – Саратов, 1979. – Вып. 4 (68). – С. 40–43.

217. Никульшин С.В. О годовом цикле блох Ceratophyllus tesquorum Wagn., 1898 в долине Баксана // Проблемы особо опасных инфекций. – Саратов, 1979. – Вып. 4(68). – С. 44–49.

218. Никульшин С.В. Основные черты экологии блох горного суслика – носителя чумы в природном очаге на Центральном Кавказе // Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Саратов, 1979. – 20 с.

219. Никульшин С.В., Попов С.И., Шинкарева В.Н., Белявцева Л.И. Особенности экологии блох (Siphonaptera) горного суслика на разных участках Центрально-Кавказского очага чумы. – Ставрополь. Деп. ВИНИТИ. 19.12.1984. – 12 с.

220. Никульшин, С.В. Некоторые черты годового цикла блох Ctenophtalmus golovi – паразита горного суслика Центрального Кавказа / С.В. Никульшин // Пробл. особо опасных инф. – Саратов, 1979. – Вып. 4 (68). – С. 40–43.

221. Никульшин, С.В. О годовом цикле блох Ceratophilus tesquorum в долине Баксана / С.В. Никульшин // Пробл. особо опасных инф. . – Саратов, 1979. – Вып. 4 (68). – С. 44–49.

222. Никульшин, С.В. Основные черты годовых циклов блох (Aphaniptera) горного суслика в Баксанской долине /Никульшин С.В. // Паразитология. – 1980. – Т. XIV, вып. 2. – С. 134.141.

223. Никульшин, С.В. Основные черты годовых циклов блох (Aphia niptera) горного суслика в Баксанский долине. // Паразитология. – Ленинград Наука, 1980. – Т. XIY. – С. 134–141.

224. Никульшин, С.В. Основные черты экологии блох горного суслика – носителя чумы в природном очаге на Центральном Кавказе: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.08 / С.В. Никульшин. – Саратов, 1979. – 19 с.

225. Новый подвид Citellophilus tesquorum elbrusensis ssp. nov. из Приэльбрусья (Siphonaptera: Ceratophyllidae) / А.И. Гончаров // Труды Ставропольского отделения Русского энтомологического общества. – Ставрополь: Параграф, 2011. – Вып. 7. – С. 39–42. – Библиогр.: 5 – рус.

226. Норкина, О.В. Детекция возбудителя чумы с использованием полимеразной цепной реакции: автореф. дис. ... канд. мед. наук: 03.00.07 / О.В. Норкина. – Саратов, 1993. – 26 с.

227. О блохах горного суслика в Приэльбрусье / Н.Ф. Лабунец [и др.] // Пробл. особо опасных инф. . – Саратов, 1974. – Вып. 1(35). – С. 82–89.

228. О выявлении эпизоотии чумы среди горных сусликов в Баксанском ущелье Кабардино-Балкарской АССР / Г.А. Абдурахманов [и др.] // Пробл. особо опасных инф. . – Саратов, 1973. – Вып. 2 (30). – С. 175.

229. О генеративном состоянии горного суслика в урочище Еникол в период пробуждения / Б.В. Власенко [и др.] // Актуальные вопросы эпиднадзора в природных очагах чумы. Природная очаговость в высокогорьях. – Ставрополь, 1985. – С. 137–138.

230. О подвидах возбудителя чумы на Кавказе и некоторых вопросах их взаимоотношения с носителями и переносчиками / Ю.М. Ёлкин [и др.] // Особо опасные инфекции на Кавказе: тез. докл. IV краевой науч.-практ. конф. по природной очаговости, эпидемиологии и профилактике особо опасных инфекционных болезней. – Ставрополь, 1978. – С. 111–113.

231. О природной очаговости чумы в районе Эльбруса / А.К. Акиев [и др.] // Пробл. особо опасных инф. . – Саратов, 1972. – Вып. 5 (27). – С. 38–45.

232. О приуроченности блох Ctenophtalmus golovi к гнездам разного использования в микроочагах чумы на Центральном Кавказе / Л.И. Белявцева [и др.] // Тез. докл. VI Всерос. Съезда микробиологов, эпидемиологов и паразитологов (г. Нижний Новгород, 1991 г.). Т. 2. – М., 1991. – С. 56–57.

233. О противоэпизоотическом эффекте зональных работ по истреблению горных сусликов и дезинсекции их нор / П.Е. Найден [и др.] // Особо опасные инфекции на Кавказе: тез. докл. краевой науч.-практ. конф., посвящ. 50-летию образования противочумной службы Кавказа (17–20 сент. 1985 г.). – Ставрополь, 1985. – С. 214–216

234. О своеобразной вирулентности возбудителя чумы из очага Центрального Кавказа / Г.Н. Розанова [и др.] // Микробиология, иммунология, клиника и эпидемиология инфекционных заболеваний: сб. науч. работ. – Ставрополь, 1979. – С. 21–22.

235. Об активности блох горного суслика в ранневесенний период / Л.И. Штоль [и др.] // Актуальные вопросы эпиднадзора в природных очагах чумы. Природная очаговость в высокогорьях. – Ставрополь, 1985. – С. 164–166.

236. Об оптимизации эпизоотологического надзора за чумой / В.П. Топорков [и др.] // Природная очаговость, микробиология и профилактика зоонозов. – Саратов, 1989. – С. 9–16.

237. Обеспечение эпидемиологического благополучия в природных очагах чумы на территории стран СНГ и Монголии в современных условиях / под ред. А.Ю. Поповой, В.В. Кутырева. – Ижевск: Принт, 2018. – 336 с. – ISBN 978–5–9631–0698–3.

238. Обеспечение эпидемиологического благополучия в Республике Дагестан при развитии индустрии туризма / Г.Д. Брюханова [и др.] // Пробл. особо опасных инф. – 2013. – № 1. – С. 51–54.

239. Обеспечение эпидемической безопасности по особо опасным и природно-очаговым заболеваниям в Северо-Кавказском регионе / Г.Г. Онищенко [и др.] // Медицина катастроф. – 2000. – № 4 (32). – С. 51–53.

240. Обнаружение возбудителя чумы в блохах с использованием полимеразной цепной реакции / А.Н. Куличенко [и др.] // Пробл. особо опасных инф. – Саратов, 1994. – № 4 (74). – С. 157–164.

241. Обнаружение возбудителя чумы в блохах с использованием полимеразной цепной реакции / О.В. Норкина [и др.] // Пробл. особо опасных инф. – Саратов, 1994. – № 4 (74). – С. 158–164.

242. Обнаружение плазмид пестициногенности чумного микроба методом электрофореза в агарозном геле Ю.А. Попов [и др.] // Профилактика особо опасных инфекций. – Саратов, 1980. – С. 20–25.

243. Общая эпидемиология с основами доказательной медицины / под ред. Покровского В.И., Брико Н.И. – М.: ГЭОТАР Медиа, 2012. – 294 с.

244. Огнев С.И., 1947. Звери СССР и прилежащих стран. Грызуны. М.-Л. Изд-во АН СССР. Т. 5. 809 с.

245. Онищенко, Г.Г. Инфекционные болезни – важнейший фактор биоопасности / Г.Г. Онищенко // Эпидемиология и инфекционные болезни. – 2003. – № 3. – С. 4–6.

246. Определение степени филогенетического родства штаммов Yersinia pestis методом мультилокусного VNTR-анализа / И.В. Кузнецова [и др.] // Актуальные проблемы болезней, общих для человека и животных: матер. всерос. науч.-практ. конф. с международным участием. – 2012. – Ставрополь: Экспо-медиа, 2012. – С. 134.

247. Организация и пути совершенствования эпидемиологического надзора в природных очагах чумы Российской Федерации / В.Е. Безсмертный [и др.] // Чрезвычайные ситуации международного значения в общественном здравоохранении в решениях Санкт-Петербургского саммита «группы восьми» и санитарная охрана территорий государств-участников содружества независимых государств: матер. VII Межгосуд. науч.-практ. конф. государств-участников СНГ (3–5 окт). – Оболенск, 2006. – С. 15–16.

248. Орлов В.Н., Родова М.А., Котенкова Е.Ю., 1969. Хромосомная дифференциация сусликов подрода Citellus // Млекопитающие (эволюция, кариология, фаунистика, систематика). Мат. 2 совещ. по млекопитающим. – Новосибирск. – С. 48–49.

249. Осипова С.П. Эффективность блох Ceratophyllus tesquorum из Приэльбрусья как переносчиков чумы // Проблемы особо опасных инфекций. – Саратов, 1974. – Вып. 6(40). – С. 64–69.

250. Осипова С.П., Брюханова Л.В. Зависимость блокообразования от питания блох // IX конф.Украинского паразитологического общества. – Киев, 1980. – Ч. 3. – С. 122–123.

251. Осипова С.П., Елкин Ю.М., Розанова Г.Н. О роли Ceratophyllus tesquorum в поддержании энзоотии чумы на Центральном Кавказе // Особо опасные инфекции на Кавказе. – Ставрополь, 1978. – С. 247–250.

252. Осипова, С.П. О роли Ceratophyllus tesqorum в поддержании энзоотии чумы на Центральном Кавказе / С.П. Осипова, Ю.М. Елкин, Г.Н. Розанова // Особо опасные инфекции на Кавказе: тез. докл. IV краевой науч.-практ. конф. по природной очаговости, эпидемиологии и профилактике особо опасных инфекционных болезней. – Ставрополь, 1978. – С. 247–250.

253. Осипова, С.П. Эффективность блох Ceratophyllus tesquorum из Приэльбрусья как переносчиков чумы / С.П. Осипова // Пробл. особо опасных инф. . – Саратов, 1974. – Вып. 6 (40). – С. 64–69.

254. Особенности потребностей в факторах роста при 28˚С бактерий чумы из природных очагов сусликового типа на Кавказе / Г.Н. Розанова [и др.] // Особо опасные инфекции на Кавказе: тез. докл. IV краев. науч.-практ. конф. по природной очаговости, эпидемиол. и профилактике особо опасных инфекционных болезней. – Ставрополь, 1978. – С. 142–145.

255. Особенности эпидемических проявлений чумы в Горно-Алтайском высокогорном природном очаге / А.С. Косилко [и др.] // Актуальные проблемы болезней, общих для человека и животных: материалы II Всероссийской научно-практической конференции. – Ставрополь, 2017. – С. 39–41.

256. Отгонбатор Д. / Д, Отгонбатор, Д. Ангар, Д. Цэрэнноров // Акт. пробл. обеспечения здоровья междунар. путешеств.: матер. междунар. науч.-практ. конф. – Иркутск, 2001. – С. 119–121.

257. Павловский, Е.Н. О природной очаговости инфекционных и паразитарных болезней / Е.Н. Павловский // Вестник АН СССР. – 1939. – № 10. – С. 98–108.

258. Павловский, Е.Н. Основы учения о природной очаговости трансмиссивных болезней / Е.Н. Павловский // Журнал общей биологии. – 1946. – № 7(1). – С. 3–33.

259. Пантелеев П.А. Этологическая терморегуляция у грызунов // Успехи соврем. биологии. – 1981. – Т. 92, № 92, № 3(6). – С. 473–480.

260. Паспортизация природных очагов чумы Российской Федерации: Методические указания. – М.: Федеральный центр гигиены и эпидемиологии Роспотребнадзора, 2016. – 39 с.

261. Первый случай выделения Yersinia pestis subsp. pestis в Алтайском горном природном очаге чумы. Сообщение 1. Микробиологическая характеристика, молекулярно-генетическая и масс-спектрометрическая идентификация изолята / С.В. Балахонов [и др.] // Пробл. особо опасных инф. – 2013. № 1. – С. 60–63.

262. Перспективы модернизации эпизоотологического обследования природных очагов чумы на основе современных технологий / Л.А. Бурделов [и др.] // Карантинные и зоонозные инфекции в Казахстане. – Алматы, 2010. – № 1–2 (21–22). – С. 3–12.

263. Петров П.А., Адамян А.О., Нерсинян О.А. Значение обыкновенной полевки в биоценозах Закавказского нагорья // Особо опасные инфекции на Кавказе: Тез. докл. 3 науч.-практ. конф. противочумн. учр. Кавказа по природной очаговости, эпидемиол. и профилакт. особо опасных инфекц. (14–16 мая 1974 г.). – Ставрополь, 1974. – Вып. 1. – С. 168–170.

264. Петров П.А., Дятлов А.И., Голубев П.Д. Результаты картирования поселений горного подвида малого суслика в верховьях Кубани // Проблемы особо опасных инфекций. – Саратов, 1976. – Вып. 5 (51). – С. 19–22.

265. Петров П.А., Дятлов А.И., Голубев П.Д., Пшихачев Х.Х. Современный ареал и пространственная структура поселений горного подвида малого суслика на Центральном Кавказе // Проблемы особо опасных инфекций. – Саратов, 1979. – Вып. 4 (68). – С. 17–21.

266. Петров П.А., Найден П.Е., Дятлов А.И. О пространственной обособленности равнинных и горных популяций малого суслика на Северном Кавказе // Особо опасные инфекции на Кавказе: Тез. докл. 3 науч.-практ. конф. противочумн. учр. Кавказа по природн. очаговости, эпидемиол. и профилакт. особо опасн. инфекций (14–16 мая 1974 г.). – Ставрополь, 1974. – Вып. 1. – С. 170–173.

267. Петров П.А., Найден П.Е., Ивановский П.В. Приуроченность эпизоотий чумы к различным ландшафтам в Центрально-Кавказском природном очаге и его эпизоотологическая структура // Вопросы природн. очаговости зоонозов. – Саратов, 1982. – С. 51–57.

268. Петров, П.А. Материалы к изучению палеогенезиса чумы на Центральном Кавказе / П.А. Петров, П.Е. Найден, В.В. Ивановский // Профилактика природноочаговых инфекций: тез. докладов всесоюзной науч.-практ. конф., 6–8 декабря 1983 г. – Ставрополь, 1983. – С. 97–98.

269. Пилипенко В.Г. Основные итоги и задачи дальнейшего изучения природных очагов чумы и ее профилактики на Кавказе / В.Г. Пилипенко // Особо опасные инфекции на Кавказе: тез. докл. 3 науч.-практ. конф. противочумных учреждений Кавказа по природной очаговости, эпидемиологии и профилактике особо опасных инфекций (14–16 мая 1974 г.). – Ставрополь, 1974. – Вып. 1. – С. 5–12.

270. Пилипенко, В.Г. Антителообразование при чуме у горных сусликов Центрально-Кавказского природного очага, и корреляция его со степенью защищенности этих грызунов от заболевания чумой / В.Г. Пилипенко, И.Ф. Таран // Актуальные вопросы иммунодиагностики особо опасных инфекций: тезисы докладов всесоюзной научно-практической конференции (26–27 мая 1986 года). Ч. II. – Ставрополь, 1986. – С. 34–36.

271. Пилипенко, В.Г. К вопросу о значении «феномена переживания» в механизме поддержания природной очаговости туляремии и чумы / В.Г. Пилипенко, И.Ф. Таран // Особо опасные инфекции на Кавказе: тезисы докладов шестой краевой научной конференции. – Ставрополь, 1987. – С. 404–406.

272. Пилипенко, В.Г. Некоторые итоги и первоочередные задачи изучения природного очага чумы Центрального Кавказа / В.Г. Пилипенко, П.Е. Найден, Г.А. Абдурахманов // Пробл. особо опасных инф. . – Саратов, 1974. – Вып. 3 (37). – С. 18–24.

273. Пилипенко, В.Г. О циркуляции антител Ф I чумного микроба у горных сусликов, перенесших однократное заражение возбудителем, и значение этого фактора в формировании бактерионосительства после повторного заражения чумой / В.Г. Пилипенко, И.Ф. Тарасова, В.А. Попов // Профилактика природноочаговых инфекций: тезисы докладов Всесоюзной научно-практической конференции, 6–8 декабря 1983 г. – Ставрополь, 1983. – С. 129–131.

274. Платонов М. Е. Молекулярно-генетическое изучение разнообразия и микроэволюции Yersinia pestis: дис. канд. биол. наук: 03.02.03 / М.Е. Платонов. – Оболенск, 2010. – 142 с.

275. Платонов М.Е. Молекулярно-генетическое изучение разнообразия и микроэволюции Yersinia pestis: автореферат дис. … канд. биол. наук. – Оболенск, 2010. – 23 с.

276. Попов Н.В., Безсмертный В.Е., Матросов А.Н., Князева Т.В., Кузнецов А.А., Федоров Ю.М., Попов В.П., Вержуцкий Д.Б., Корзун В.М., Косилко С.А., Чипанин Е.В., Дубянский В.М., Малецкая О.В., Григорьев М.П., Зенкевич Е.С., Топорков В.П., Балахонов С.В., Куличенко А.Н., Кутырев В.В. Эпизоотическая активность природных очагов чумы Российской Федерации в 2015 г. и прогноз на 2016 г. // Проблемы особо опасных инфекций. Вып. 1. 2015. С. 13–19.

277. Попов, Н.В. Дискретность – основная пространственно-временная особенность проявлений чумы в очагах сусликового типа / Н.В. Попов. – Саратов: Изд. Сарат. ун-та, 2002. – 192 с.

278. Попов, Ю.А. Молекулярно-генетические способы выявления и идентификации чумного микроба / Ю.А. Попов, А.Н. Куличенко, П.И. Анисимов // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. – 1997. – № 2. – С. 21–24.

279. Попов, Ю.А. Разработка молекулярно-генетических подходов для детекции и идентификации возбудителя чумы / Ю.А. Попов, А.Н. Куличенко, П.И. Анисимов // Материалы науч.-практ. конф., посвящ. 100-летию образования противочумной службы России. – Саратов, 1997. – С. 106–107.

280. Популяционные различия в чувствительности к чуме у малых сусликов на Кавказе / А.И. Дятлов [и др.] // Пробл. особо опасных инф. Т. 2. – Саратов, 1979. – Вып. 6. – С. 54–59.

281. Преимагинальное развитие блох горного суслика /Дарская Н.Ф., Карандина Р.С. // Особо опасные инфекции на Кавказе. – Ставрополь, 1978. – С. 204–206.

282. Природная очаговость чумы на Кавказе / А.И. Дятлов [и др.]. – Ставрополь, 2001. – 345 с.

283. Природная очаговость чумы на Кавказе / А.И. Дятлов [и др.]. – Ставрополь, 2001. – 345 с.

284. Природные очаги чумы Кавказа, Прикаспия, Средней Азии и Сибири / Г.Г. Онищенко, В.В. Кутырев – редакторы // М.: Медицина, 2004. – 192 с.

285. Природный очаг чумы Центрального Кавказа (сведения о чуме в фольклоре Карачаево-Черкесии) / И.И. Черченко [и др.] // Пробл. особо опасных инф. – Саратов, 1974. – Вып. 6 (40). – С. 126–130.

286. Причины длительного носительства Yersinia pestis у горных сусликов и его роль в механизме энзоотии чумы / В.Г. Пилипенко [и др.] // Журнал микробиологии, эпидемиологии и иммунобиологии. – 1983. – № 12. – С. 90–91.

287. Причины низкой эпизоотической активности природных очагов чумы на территории России в начале XXI столетия / Н.В. Попов [и др.]. // Журн. микробиол., эпимдемиол. и иммунобиол. – 2011. – № 5. – С. 23–28.

288. Прогноз эпизоотической активности природных очагов чумы Российской Федерации на 2009 г. / Н.В. Попов [и др.] // Пробл. особо опасных инф. – 2009. – № 1 (99). С. 11–17.

289. Прогноз эпизоотической активности природных очагов чумы Российской Федерации на 2010 г. / Н.В. Попов [и др.] // Пробл. особо опасных инф. – 2010. – № 1(103). – С. 24–29.

290. Прогноз эпизоотической ситуации природных очагов Российской Федерации на 2008 г. / Н.В. Попов [и др.] // Пробл. особо опасных инф. – 2008. – № 1(95). – С. 13–15.

291. Прогнозирование эпизоотической активности чумы в Приаралье и Кызылкумах / М. А. Дубянский [и др.], - Нукус: Каракалпакстан. – 1992. – 240 с.

292. Проценко, С.Л. Выявление новой плазмиды у пролинзависимых штаммов возбудителя чумы из Центрально-Кавказского природного очага и гетерогенность циркулирующих в нем штаммов по плазмидному составу / С.Л. Проценко, Т.В. Сердюкова, Г.Н. Розанова // Особо опасные инфекции на Кавказе: тез. докл. к VI краев. науч. конф., посвящ. 70-летию Великой Октябрьской соц. революции. – Ставрополь, 1987. – С. 41–43.

293. Разнообразие минимальных потребностей в факторах роста штаммов чумного микроба из одного природного очага и стабильность этого признака // Ю.Г. Сучков [и др.]. – Ставрополь, 1982. – 8 с.

294. Разработка комплексного алгоритма генотипирования и методов оценки генетического разнообразия природных штаммов возбудителей чумы и холеры / Ю.А. Попов [и др.] // Пробл. особо опасных инф. – 2009. – № 2. – С. 5–10.

295. Районирование Центрально-Кавказского природного очага чумы на основании некоторых особенностей выделяемых здесь штаммов чумного микроба / Ю.Г. Сучков [др.] // Болезни с природной очаговостью на Кавказе: тез. докл. краев. науч.-практ. конф., посвящ. 60-летию образования СССР. – Ставрополь, 1982. – С. 127–128.

296. Ралль, Ю.М. Лекции по эпизоотологии чумы / Ю.М. Ралль. – Лекции по эпизоотологии чумы. Ставрополь. – 1958. – 238 с.

297. Ралль, Ю.М. Природная очаговость и эпизоотология чумы / Ю.М. Ралль. – М.: Медицина, 1965. – 338 с.

298. Распространение и численность блохи (Siphonaptera) в Прикаспийском песчаном очаге чумы / А.А. Кузнецов [и др.] // Пробл. особо опасных инф. – 2007. – № (4). – С. 20–23.

299. Распространение паразитирующих на горном суслике блох рода Ctenophthalmus по территории Центрально-Кавказского высокогорного природного очага / Л.И. Белявцева, Г.А. Мозлоев, Е.Х. Хажнагоева, И.Г. Кривошеева, А.Т. Лесных, С.А. Тхакумашева, В.Н. Шинкарёва // Международные медико-санитарные правила и реализация глобальной стратегии борьбы с инфекционными болезнями в государствах-участниках СНГ: Материалы VIII Межгосударственной научно-практической конференции государств-участников СНГ. – Саратов, 2007. – С. 174–176.

300. Результативность выявления эпизоотий чумы при исследовании различного полевого материала в Тувинском природном очаге / М.Г. Ростовцев [др.] // Пробл. особо опасных инф. . – 2009. – Вып. 4 (102). – С. 32–36.

301. Розанова, Г.Н. Внутривидовая классификация возбудителя чумы из природных очагов Кавказа и Предкавказья / Г.Н. Розанова, О.Н. Лопаткин, Ю.Г. Сучков. – Ставрополь, 1985. – 11 с.

302. Розанова, Г.Н. Итоги изучения ауксотрофности по пролину возбудителя чумы из очага Центрального Кавказа / Г.Н. Розанова, Т.В. Сердюкова // Особо опасные инфекции на Кавказе: тез. докл. к 6-й краев. науч. конф., посвящ. 70-летию Великой Октябрьской соц. революции. – Ставрополь, 1987. – С. 40–41.

303. Ротшильд, Е. В. Изменение микроэлементного состава растений как фактор чумной эпи-зоотии среди песчанок / Е. В. Ротшильд, А. В. Жулидов // Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы. Отдел. биол. – 2000. – Т. 105. – Вып. 2. – С. 10–20.

304. Ротшильд, Е.В. Современные взгляды на энзоотию чумы и прогнозирование природных очагов при хозяйственном освоении территории / Е.В. Ротшильд, И.С. Солдаткин // Вест. Моск. ун_та. – 1980. – Сер. 5. Геогр. – № 4. – С. 83–86.

305. Савинецкий, А.Б. Вековая динамика пастбищных экосистем центральной части Северного Кавказа в последние тысячелетия/ Савинецкий А.Б. // Историческая экология диких и домашних копытных- М.: Наука, 1992. – С. 165–171.

306. Саморегуляция паразитарных систем / В.Д. Беляков [и др.]. – М. Медицина, 1987. – 240 с.

307. Санитарно-эпидемиологическая обстановка в Чеченской Республике / Г.М. Грижебовский [и др.] // Медицина катастроф. – 2000. – № 4 (32). – С. 44–47.

308. Сатунин, К.А., 1907. Млекопитающие северо-восточного Предкавказья по сбору экспедиции Кавказского музея летом 1906 г // Изв. Кавказск. музея. Т. 3. вып. 2–3. С. 94–142.

309. Свириденко, П.А. Суслики Большого Кавказа Citellus musicus Menet. и происхождение горной степи // Зоол. журн. – 1937. – Т. 16, Т. 3. – С. 448–482.

310. Свойства чумного микроба из Центрального Кавказа после длительного пребывания в организме горных сусликов / В.Е. Тарасова [и др.] // Проблемы изучения механизма энзоотии чумы: тезисы докладов на Всесоюзной конференции. – Саратов, 1980. – С. 5–9.

311. Сезонность проявлений чумы в природных очагах сусликового типа Северного Прикаспия / И.С. Солдаткин [и др.] // Пробл. особо опасных инф. – Саратов, 1994. – № 1–2 (71–72). – С. 28–36.

312. Сезонные аспекты эпизоотологического мониторинга состояния популяций переносчиков возбудителя чумы на территории Центрально-Кавказского высокогорного природного очага [Seasonal aspects of epizootological monitoring of the state of populations of vectors of the causative agent of plague in the area of the Central-Caucasian high-mountain natural focus] [Электронный ресурс] / Л.И. Белявцева, Е.С. Котенев, Е.А. Котенева, Н.В. Цапко, Н.А. Давыдова // 1 International Conference on Research, Learning and Development (USA, Los Angeles, March 30 th, 2018). – Электрон. текст. дан. – Н. Новгород, 2018. – P. 169–178. http://scipro.ru/conf/proceedings1_31032018–1.pdf

313. Сердюкова, Т.В. Биологические особенности возбудителя чумы Центрально-Кавказского природного очага: автореф. дис. … канд. мед. наук: 03.00.07/ Т.В. Сердюкова. – Саратов, 1991. – 20 с.

314. Сердюкова, Т.В. К вопросу о связи плазмиды с м.м.~ 3 МД возбудителя чумы очага Центрального Кавказа со свойством пролинзависимости / Т.В. Сердюкова, Г.Н. Розанова, С.Л. Проценко – Ставрополь, 1990. – 8с. – Деп. в ВИНИТИ 29.03.90, № 1684- В 90.

315. Серологическое исследование погадок пернатых хищников в природных очагах чумы Кавказа / И.И. Черченко [и др.] // Пробл. особо опасных инф. . – Саратов, 1972. – Вып. 5(27). – С. 46–49.

316. Сидоренко, Е. В. Методы математической обработки в психологии / Е.В. Сидоренко. – СПб.: ООО «Речь», 2007 г. 350 с.

317. Синхронность фенологии блох сусликов с фенологией их хозяев и проявлением эпизоотической активности природных очагов чумы Северного Кавказа / Л. И. Белявцева, Н. В. Цапко, Н. А. Давыдова // Материалы международной конференция «Фундаментальные и прикладные аспекты изучения паразитических членистоногих в XXI веке», памяти чл.-корр. РАН Ю.С. Балашова (г. Санкт-Петербург, 21–25 октября 2013 г.). – СПб.: ЗИН РАН, 2013. – С. 31–33.

318. Системы здравоохранения и проблемы инфекционных заболеваний. Опыт Европы и Латинской Америки / под ред. Richard Coker, Rifat Atun, Martin McKee. – Всемирная организация здравоохранения от имени Европейской обсерватории по системам и политике здравоохранения, 2009. – 286 с.

319. Слудский, А.А. Эпизоотология чумы (обзор исследований и гипотез) / А.А. Слудский // Деп. в ВИНИТИ . № 231-В2014. 2014. 313 с. URL: http://www.microbe.ru/deponir/ .

320. Случай заболевания человека чумой в Кош-Агачском районе Республики Алтай в 2015 г. Сообщение 1. Клинико-эпидемиологические и эпизоотологические аспекты / С.В. Балахонов [и др.] // Пробл. особо опасных инф. – 2016. № (1). – С. 55–60.

321. Смирнова, Н.И. Сравнительный анализ молекулярно-генетических особенностей геномов и их эволюционных преобразований у возбудителей холеры, чумы и сибирской язвы / Н.И. Смирнова, В.В. Кутырев // Молекулярная генетика – 2006. – № 1. – С. 9–19.

322. Современная эпизоотическая обстановка в природных очагах чумы Кавказа (1991–1993 гг.) / Г.М. Грижебовский [и др.] // Соврем. аспекты природ. очагов, эпидемиол. и профил. особо опасных инфек. болезней: тез. докл. науч. конф. (Омск, октябрь 1993 г.). – Ставрополь, 1993. – С. 35–37.

323. Современные аспекты прогнозирования эпизоотической активности природных очагов чумы России и стран СНГ / Н.В. Попов [и др.] // Пробл. особо опасных инф. . – 2006. – № 1(91). – С. 24–34.

324. Современный ареал и пространственная структура горного подвида малого суслика на Центральном Кавказе / П.А. Петров // Пробл. особо опасных инф. . – Саратов, 1979. – Вып. 4 (68). – С. 17–21.

325. Содержание плазмид в штаммах чумы – представителях разных природных очагов / А.А. Филиппов [и др.] // Эпидемиология, микробиология и иммунология бактериальных и вирусных инфекций: тез. докл. обл. науч. конф. молодых ученых. – Ростов-н/Д, 1989. – С. 158–159.

326. Солдаткин, И.С. Эпизоотический процесс в природных очагах чумы (обзор данных и ревизия концепции) / И.С. Солдаткин, Ю.В. Руденчик, С.В. Ефимов // Вопросы паразитологии и неспецифической профилактики зоонозов: тр. противочум. учреждений. – Саратов, 1988. – С. 83–134.

327. Солдаткин, И.С. Эпизоотический процесс в природных очагах чумы (ревизия концепции) / И.С. Солдаткин, Ю.В. Руденчик // Экология возбудителей сапронозов. – М., 1988. – С. 117–131.

328. Состояние популяции блох горного суслика в период спячки их хозяев / В.Н. Шинкарева [и др.] // Материалы регионального совещания противочумных учреждений по эпидемиологии, эпизоотологии и профилактике особо опасных инфекций. – Куйбышев, 1990. – С. 245–246.

329. Специализация паразитизма блох Цителлофилюс тескворум в Центрально-Кавказском природном очаге / Ю.М. Евченко [и др.] // Современные аспекты природных очагов, эпидемиология и профилактика особо опасных инфекционных болезней: тез. докл. науч. конф. (Омск, октябрь 1993 г.). – Ставрополь, 1993. – С. 44–45.

330. Сравнительная характеристика образа жизни двух подвидов блох Citellophilus tesquorum (Wagner, 1898) – переносчиков возбудителя чумы в поселениях малого и горного сусликов / Л.И. Белявцева, Н.В. Цапко, Н.А. Давыдова, Е.С. Котенев // Актуальные вопросы инфекционной патологии Северо-Запада России: тез. III Межрегионального Форума специалистов (Санкт-Петербург, 25–26 апр. 2018 г.). – М.: Пре100принт, 2018. – С. 31–32.

331. Сравнительная характеристика штаммов возбудителя чумы из высокогорных очагов Кавказа / Г.Н. Розанова [и др.] // Актуальные вопросы эпиднадзора в природных очагах чумы: природная очаговость в высокогорьях: тез. докл. к всесоюз. науч.-практ. конф. – Ставрополь, 1985. – С. 55–58.

332. Сравнительный анализ MLVA25- и MLVA7 – типирования по способности определять очаговую принадлежность штаммов Yersinia pestis на примере изолятов из Центрально-Кавказского высокогорного очага чумы / В.В. Евсеева [и др.] // Молекулярная генетика, микробиология и вирусология. – 2016. Вып. 1. – С. 37–40.

333. Среднеазиатский пустынный природный очаг чумы / М.А. Айкимбаев [и др.]. – Алма_Ата: Наука, 1987. – 207 с.

334. Стратегии борьбы с инфекционными болезнями в современных условиях / Г.Г. Онищенко [и др.] // Чрезвычайные ситуации международного

значения в общественном здравоохранении в решениях Санкт-Претебурского саммита «группы восьми» и санитарная охрана территорий государств-участников содружества независимых государств: матер. VII межгос. науч.-практ. конф. госуд.-участн. СНГ (3–5 окт). – Оболенск, 2006. – С. 7–9.

335. Стратегия борьбы с инфекционными болезнями и санитарная охрана территории в современных условиях / Г.Г. Онищенко [и др.] // Пробл. особо опасных инф. . – 2006. – Вып. 2 (92). – С. 5–10.

336. Сулейменов, Б.М. Механизм энзоотии чумы / Б.М. Сулейменов. – Алматы, 2004. – 236 с.

337. Сулейменов, Б.М. Трансмиссия возбудителя чумы неблокированными блохами / Б.М. Сулейменов, М.И. Матаков, Б.Б. Атчабаров // Пробл. особо опасных инф. . – Саратов, 1993. – № 1–2. – С. 37–45.

338. Сулейменов, Б.М. Условия передачи возбудителя чумы "неблокированными" блохами / Б.М. Сулейменов, М.И. Матаков // Материалы регионального совещания противочумных учреждений по эпидемиологии, эпизоотологии профилактике особо опасных инфекций. – Куйбышев, 1990. – С. 203–204.

339. Супотницкий, М.В., Супотницкая Н.С. Очерки истории чумы / М.В. Супотницкий, Н.С. Супотницкая. – М.: Вузовская книга, 2006. – 694 с.

340. Сучков И.Ю., Водопьянов А.С., Водопьянов С.О., Шишияну М.В., Мишанькин Б.Н. Мультилокусный VNTR – анализ в изучении популяционной структуры Yersinia pestis в природных очагах. [Текст] // Молекул, генет., микробиол. и вирусол. – 2004. – N 4. – С. 19–28.

341. Сучков И.Ю., Мишанькин Б.Н., Водопьянов С.О., Смоликова Л.М., Шишияну М.В. Генотипирование Yersinia pestis: вариабельность локуса (CAAA) у природных штаммов, выделенных на территории бывшего СССР. [Текст] // Молекул, генет., микробиол. и вирусол. – 2002. – N 4. – С. 18–21.

342. Сучков, Ю.Г. Аминокислотные потребности чумного микроба и неоднородность популяции по этому признаку / Ю.Г. Сучков, И.В. Домарадский, Е.А. Канатова // Генетика, биохимия и иммунохимия особо опасных инфекций. – Ростов-н/Д., 1967. – Вып. 1. – С. 153–158.

343. Сырвачева Н.Г., Мозлоев Г.А., Шинкарева В.Н., Хажнагоева Е.Х., Лесных А.Т., Жанокова С.А. Ареал блохи Rhadinopsylla li в Центрально-Кавказском очаге чумы // Особо опасные инфекции на Кавказе – Ставрополь, 1987. – С. 342–344.

344. Тарасов М.П., Ивановский В.В., Гончаров А.И. Мелкие млекопитающие Центрально-Кавказского природного очага чумы // Профилакт. природноочагов. инфекций: Тез. докл. Всес. науч.-практ. конф. 6–8 дек. 1983 г. – Ставрополь, 1983. – С. 161–162.

345. Тарасова, В.Е. К характеристике пестициногенных свойств штаммов чумного микроба из очага Центрального Кавказа / В.Е. Тарасова, Р.С. Михайлова // Пробл. особо опасных инф. . – Саратов, 1978. – Вып. 1(59). – С. 72–73.

346. Темботов, А.К. География млекопитающих Кавказа. – Нальчик: Эльбрус, 1972. – 245 с.

347. Тенденция многолетней динамики численности и распространения малого суслика в природных очагах чумы в XX столетии / А.И. Удовиков // Пробл. особо опасных инф. . – 2005. – Вып. 1 (89). – С. 16–18.

348. Тест для детекции чумного микроба с использованием полимеразной цепной реакции / О.В. Норкина [и др.] // Генетика и биохимия вирулентности ООИ: тез. докл. – Волгоград, 1992. – С. 167.

349. Тинкер, И.С. Эпизоотология чумы на сусликах / И.С. Тинкер. – Ростов н/Д, 1940. – 97 с.

350. Тихомиров, Э.Л. Особенности проявления энзоотии чумы в условиях антропогенной трансформации ландшафтов (на примере Прикаспийского природного очага чумы): автореф. дис. ... канд. биол. наук: / Э.Л. Тихомиров. – Саратов, 1991. – 22 с.

351. Ткаченко В.С., Попов С.И., Сизоненко Н.Н. Строение и распределение нор горного суслика (Citellus musicus, Rodentia, Sciuridae) // Зоол. журн. – 1985. – Т. 64, № 11. – С. 1750–1753.

352. Топорков, В.П. Об информационном содержании эпиднадзора / В.П. Топорков, А.З. Бережнов // Современные аспекты природных очагов, эпидемиология и профилактика особо опасных инфекционных болезней: тез. докл. науч. конф. (Омск, октябрь 1993). – Ставрополь, 1993. – С. 146–147.

353. Топорков, В.П. Теоретические и практические аспекты информативности методов диагностики чумы при эпидемиологическом надзоре в природных очагах: автореф. дис.…д-ра. мед. наук: 14.00.30 / В.П. Топорков. – Саратов, 1997. – 52 с.

354. Топорков, В.П. Эколого–эпидемиологический мониторинг за предикторами экстремальных эпидемиологических ситуаций в природно-очаговом по чуме регионе Северо-Западного Прикаспия / В.П. Топорков, А.В. Подсвиров, К.Б. Яшкулов. – Элиста, 1999. – 125 с.

355. Труфанов, Г.В. Внутривидовые отношения у горного суслика / Г.В. Труфанов // Особо опасные инфекции на Кавказе: тезисы докладов шестой краевой научной конференции. – Ставрополь, 1987. – С. 309–311.

356. Туризм и профилактика чумы на Центральном Кавказе. / И.В. Кузнецова [и др.] // Особо опасные инфекции на Кавказе: тезисы докладов на шестой краевой научной конференции). – Ставрополь, 1987. – С. 131–133.

357. Удовиков, А.И. Динамика эпизоотической активности природных очагов чумы Европейского Юго-Востока России: прогноз на начало XXI столетия: автореф. дис. ... д-ра. биол. наук: 14.02.02 / А.И. Удовиков. – Саратов, 2010. – 46 с.

358. Урбах, В.Ю. Статистические методы в биологических и медицинских исследованиях / В.Ю. Урбах. – М.: Медицина,1975. – 296 с.

359. Условия вовлечения мелких млекопитающих в чумные эпизоотии на Центральном Кавказе / Ю.М. Евченко, М.П. Григорьев, А.П. Бейер, Л.И.

Белявцева, Н.В. Чурикова, С.М. Руднев, А.М. Казаков, Е.И. Белогрудова, В.А. Белогрудов, Г.А. Мозлоев, Е.Х. Хажнагоева, В.Н. Шинкарёва, В.А. Петрюк, С.Н. Степанова, К.Х. Хацуков // Современные аспекты эпидемиологического надзора за особо опасными инфекционными заболеваниями на Юге России: Материалы научно-практической конференции (Ставрополь, 21–22 марта 2007 г.). – Ставрополь, 2007. – Ч. 1. – С. 109–112.

360. Условия повторного локального проявления чумы среди мышевидных грызунов и мелких песчанок на участке орошаемого земледелия в восточной части Прикаспийского Северо-Западного очага чумы / Н.В. Попов [и др.] // Вопросы эпидемиологического надзора в природных очагах зооантропонозов. – Саратов, 1986. – С. 26–29.

361. Учебно-методическое пособие по лабораторной диагностике и изучению биологических свойств чумного микроба и возбудителей некоторых других природно-очаговых инфекций / сост.: Л.А. Тимофеева, Г.П. Апарин, В.Л. Головачева. – Иркутск, 1972. – 69 с.

362. Факторы роста для бактерий чумы из Центрально-Кавказского природного очага / Г.Н. Розанова [и др.] // Микробиология, иммунология, клиника и эпидемиология инфекционных заболеваний: сб. науч. работ. – Ставрополь, 1979. – С. 23–24.

363. Фаунистические комплексы блох горного суслика на территории Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы (Faunistic complexes of Caucasian mountain ground squirrel fleas within the territory of the Central Caucasian high-mountain natural focus of plague) / Л.И. Белявцева, Е.А. Котенева, Г.А. Мозлоев, Н.В. Цапко, Н.А. Давыдова, В.М. Дубянский / Медицинская паразитология и паразитарные болезни. – 2018. – № 3. – С. 5–9.

364. Фёдоров, В.Н. К вопросу о механизме сохранения чумного микроба в межэпизоотические сезоны / В.Н. Федоров // Вестник микробиологии, эпидемиологии и паразитологии. – Саратов, 1944. – С. 27–39.

365. Фёдоров, В.Н. Профилактика чумы / В.Н. Федоров, И.И. Рогозин, Б.К. Фенюк. – М.: Медгиз, 1955. – 230 с.

366. Фёдоров, В.Н. Эпизоотологические закономерности и эпидемиологические особенности в природных очагах чумы разного типа / В.Н. Федоров, Ю.М. Ралль // Материалы X совещания по паразитологическим проблемам и природно-очаговым болезням. – М. : Л., 1959. – Вып. 1. – С. 232–235.

367. Фенограммы по фазам развития блох Neopsylla setosa setosa (Wagn.,1898) – переносчиков возбудителя чумы в Восточном Предкавказье и в Восточном Приэльбрусье / Л. И. Белявцева, Н. В. Цапко, Н. А. Давыдова // Материалы научно-практической конференции «Здоровье населения и среда обитания» : 17-я ежегод. Неделя медицины Ставрополья. – Ставрополь, 2013. – С. 140–144.

368 Фенология малого и горного сусликов как фактор, определяющий фенологию основного переносчика возбудителя чумы в их поселениях – блох Citellophilus tesquiorum Wagn., 1898 / Л.И. Белявцева, В.М. Дубянский, Н.В. Цапко, Н.А. Давыдова // Социально-значимые и особо опасные инфекционные заболевания: матер.III Всероссийской науч.-практ. конф. с международ. участием, Сочи, 1–4 нояб. 2016 г. – Сочи, 2016. – С. 36–38.

369. Фенюк, Б.К. Экологические факторы очаговости в эпизоотологии чумы грызунов. 1. Эндемия чумы как экологическая проблема / Б.К. Фенюк // Вестник микробиологии, эпидемиологии и паразитологии. – Саратов, 1944. – С. 40–48.

370. Фенюк, Б.К. Экологические факторы очаговости чумы грызунов. 2. Значение второстепенных носителей чумы / Б.К. Фенюк // Труды научной конференции, посвящ. 25-летнему юбилею института «Микроб». – Саратов, 1948. – С. 37–50.

371. Филиппов, А.А. Мобильные генетические элементы патогенных иерсиний / А.А. Филиппов // Пробл. особо опасных инф. . – Саратов, 2000. – № 80. – С. 71–88.

372. Флегонтова, А.А. Активность в передаче чумы блох рода Ceratophillus / А.А. Флегонтова, Л.С. Малафеева // Труды Армянской противочумной станции. – Т. 1. – Ереван, 1960. –С. 127–135.

373. Флегонтова, А.А. Активность передачи чумы некоторыми видами блох / А.А. Флегонтова, Л.С. Малафеева // Особо опасные и природноочаговые инфекции. – М., 1962. – С. 27–36.

374. Флегонтова, А.А. Экспериментальное изучение инфекционного потенциала некоторых видов блох, паразитирующих на сусликах и песчанках / А.А. Флегонтова // Труды института «Микроб». – Саратов, 1951. – Вып. 1. – С. 192–205.

375. Хажнагоева Е.Х., Белявцева Л.И., Мозлоев Г.А., Артюшина Ю.С. Динамика численности имаго блох Ctenophthalmus (Euctenophthalmus) orientalis Wagn., 1898, паразитирующих в поселениях горного суслика в Баксанской долине // Проблемы развития биологии и экологии на Северном Кавказе. Ставрополь, 2004. – С. 181–184.

376. Хапаев, Б.А. Санитарная охрана территории Карачаево-Черкесской республики в современных условиях / Б.А. Хапаев // Современные проблемы науки и образования. – 2012. – № 3 (Электронный научный журнал). – Режим доступа: : www.science-education.ru/103–6504

377. Характеристика штаммов чумного микроба, выделенных в Индии в 1994 г. Сообщение 3. Вирулентность для лабораторных животных и способность к формированию блока преджелудка у эффективных переносчиков / Г.Д. Брюханова [и др.] // Актуальные вопросы профилактики особо опасных и других инфекционных заболеваний. – Ставрополь, 1995. – С. 101–103.

378. Характеристика эпидемиологических проявлений чумы в СССР за период с 1920 по 1989 год / М.И. Наркевич [и др.] // Журнал микробиологии, эпидемиологии и иммунобиологии. – 1991. – № 12. – С. 31–33.

379. Ходаковская, В.Н. Опыт применения полимеразной цепной реакции для специфической детекции Y. pestis в пробах – микстах биологического материала / В.Н. Ходаковская, Б.Н. Мишанькин // Проблемы биологической и экологической безопасности: тез. междунар. конф. – Оболенск, 2000. – С. 98–100.

380. Цвирка М.В., Кораблев В.П., Ляпунова Е.А., Воронцов Н.Н., 2000. Различия хромосомных характеристик в зонах симпатрии 36-хромосомных сусликов // Систематика и филогения грызунов и зайцеобразных. Сборник статей. М.: ТО РАН. – С. 177–179.

381. Цвирка М.В., Кораблев В.П., Челомина Г.Н., 2003. Генетическая дифференциация близких видов сусликов Spermophilus musicus, S. pygmaeus, S. suslicus (Rodentia, Sciuridae) // Систематика, филогения и палеонтология мелких млекопитающих. Мат. Международной конф. Санкт-Петербург: ЗИН РАН. – С. 228–230.

382. Черкасский, Б.Л. Риск в эпидемиологии / Б.Л. Черкасский. – М.: Практическая медицина, 2007. – 476 с.

383. Черкасский, Б.Л. Эпидемиологический диагноз / Б.Л. Черкасский. – Л.: Медицина, 1990. – 208 с.

384. Черченко И.И., Оганян Е.Ф., Найден П.Е., Юндин Е.В., Емельянов П.Ф., Голубев П.Д., Гончаров А.И., Филимонова Ю.А., Бабаев М.Р. Серологическое исследование на чуму субстрата гнезда грызунов в природных очагах Кавказа. Проблемы особо опасных инфекций. 1973. № 1. С. 5–10.

385. Черченко И.И., Оганян Е.Ф., Юндин Е.В., Ананян Е.Л., Хангулян Э.К., Голубев П.Д., Гончаров А.И. Полевой опыт серологического исследования на чуму блох грызунов. Проблемы особо опасных инфекций. 1972. № 6 (28). С. 23–27.

386. Чрезвычайные ситуации на Северном Кавказе и роль специфической иммунопрофилактики в ликвидации и предупреждении их эпидемиологических последствий / Г.Г. Онищенко [и др.] // Журнал микробиологии, эпидемиологии и иммунобиологии. – 2003. – № 6. – Приложение. – С. 5–10.

387. Чума / Г.Г. Онищенко [и др.] // Эволюция инфекционных болезней в России в XX веке / под ред. В.И. Покровского, Г.Г. Онищенко, Б.Л. Черкасского. – М.: Медицина, 2003. – С. 450–474.

388. Чума на о. Мадагаскар / В.В. Кутырев [и др.] // Пробл. особо опасных инф. . – 2012. – Вып. 2 (108). – С. 2–11.

389. Чупахин, В.М. Физическая география Северного Кавказа // Ростов, изд-во Ростовского университета, 1974. – 196 с.

390. Шальнев, В. А. Ландшафты Северного Кавказа: эволюция и современность. – Ставрополь: Изд-во СГУ, 2004. – 264 с.

391. Шарец А.С., Берендяев С.А., Красников Л.В., Тристан Д.Ф. // Тр. Среднеазиатского противочумн. института. – Алма-Ата, 1958. – С. 145–147.

392. Шварсалон, Н.К. Принципы организации эпиднадзора за чумой в Украине. / Н.К. Шварсалон, Л.С. Зинич, А.Б. Хайтович // Профілактична медицина, – Київ, 2012. – № 1 (17). – С. 46–52.

393. Шварц Е.А., Берендяев С.А., Берендяева Э.Л., Лаврентьев А.Ф. Сурки. Экология, эктопаразиты. Природная очаговость чумы // Сборник работ Киргизской противочумн. станции. – Фрунзе, 1961. – С. 41–54.

394. Шведун Г.П. Сравнительная характеристика плазмид Ca2+ – зависимости чумного и псевдотуберкулезного микробов / Г.П. Шведун, О.Т. Можаров, О.А. Проценко // Молекулярная биология, генетика и иммунология возбудителей особо опасных инфекций. – Ростов-на-Дону, 1984. – С. 78–80.

395. Шинкарева В.Н., Хажнагоева Е.Х., Мозлоев Г.А. Ареал блохи Neopsylla setosa и ее эпизоотологическое значение в Центрально-Кавказском очаге чумы // Актуальные вопросы профилактики чумы и других инфекционных заболеваний. – Ставрополь, 1994. – С. 110–111.

396. Шинкарева, В.Н. Ареал блохи неопсилля сетоза и ее эпизоотологическое значение в Центрально-Кавказском очаге чумы / В.Н. Щинкарева, Е.Х. Хажнагоева, Г.А. Мозлоев //Актуальные вопросы профилактики чумы и других инфекционных заболеваний: матер. межгос. науч. конф., посвящ. 100-летию открытия возбудителя чумы. – Ставрополь, 1994. – С. 110–111.

397. Шинкарева, В.Н. О роли блох горного суслика в поддержании природной очаговости в Центрально-Кавказском природном очаге чумы / В.Н. Щинкарева, Г.А. Мозлоев // Актуальные вопросы особо опасных инфекций: матер. регион. науч-практ. конф. – Нальчик, 2000. – С. 11–14.

398. Шкарин, В.В. Термины и определения в эпидемиологии: словарь / В.В. Шкарин, А.С. Благонравова // Н. Новгород: Изд-во НГМА, 2010. – 300 с.

399. Штоль Л.И., Костюковский В.М., Белявцева Л.И., Брюханова Л.В. Пространственная структура поселений горного суслика и микроочаговость чумы на Центральном Кавказе // Сборник научных трудов Причерноморской противочумной станции. – Новороссийск, 1994. – Вып. 1. – С. 84–89.

400. Экспресс-метод определения антибиотикочувствительности возбудителя чумы в условиях макроорганизма / В.И. Щедрин [и др.] // Материалы научно-практической конференции, посвященной 100-летию образования противочумной службы России (16–18 сен.). – Саратов, 1997. – Т. II. – С. 238–239.

401. Энциклопедический словарь Ф.А. Брокгауза и И.А. Ефрона. – С.-Пб.: Брокгауз-Ефрон 1890–1907 Share on vk Share on facebook Share on livejournal Share on twitter Share on favorites Share on email | More Sharing ServicesЕщё

402. Эпидемиологическая активность природных очагов чумы в России и других странах содружества независимых государств за 120 лет / А.М. Кокушкин [и др.] // Пробл. особо опасных инф. – Саратов, 1994. – № 4 (74). – С. 3–28.

403. Эпидемиологическая характеристика вспышки чумы в Индии в 1994 г. / Г.М. Грижебовский [и др.] // Пробл. особо опасных инф. – 2003. – № 5. – С. 28–37.

404. Эпидемиологические аспекты экологии бактерий / В.Ю. Левитин [и др.] / под ред. С.В. Прозоровского. – М.: Фармус-Принт, 1998. – 256 с.

405. Эпидемиологические закономерности чумы в Индии и обоснование мероприятий по санитарной охране территории Сибири и Дальнего Востока / А.С. Марамович [и др.] // Пробл. особо опасных инф. . – 2008. – Вып. 4 (98). – С. 15–20.

406. Эпидемиологическое обоснование санитарной охраны территории Сибири от заноса чумы из Монголии / А.С. Марамович [и др.] // Пробл. особо опасных инф. . – 2007. – Вып. 5(93). – С. 38–43.

407. Эпизоотическая активность и эпизоотологическое районирование природных очагов чумы Российской Федерации / А.Н. Матросов [и др.] // Карантинные и зоонозные инфекции в Казахстане. – Алматы, 2001. – Вып. 3. – С. 178–181.

408. Эпизоотическая активность природных очагов Российской Федерации в 2010 г. Прогноз на 2011 г. / Н.В. Попов // Пробл. особо опасных инф. . – 2011. – № 1(107). – С. 31–37.

409. Эпизоотическая активность природных очагов чумы Российской Федерации в 2012 г. и прогноз на 2013 г. / Н.В. Попов [и др.] // Пробл. особо опасных инф.. – Саратов, 2013. – Вып. 1(51). – С. 5–10.

410. Эпизоотическая активность природных очагов чумы Российской Федерации в 2013 г. и прогноз на 2014 г. / Н.В. Попов [и др.] // Пробл. особо опасных инф. . – Саратов, 2014. – Вып. 2. – С. 13–21.

411. Эпизоотическая активность природных очагов чумы Российской Федерации в 2014 г. и прогноз на 2015 г. / Н.В. Попов [и др.] // Пробл. особо опасных инф. – Саратов, 2015. – Вып. 1(51). – С. 10–17.

412. Эпизоотическая активность природных очагов чумы Российской Федерации в 2015 г. и прогноз на 2016 г. / Н.В. Попов [и др.] // Пробл. особо опасных инф. – 2016. № 1. – С. 13– 21.

413. Эпизоотическая обстановка на очаговой по чуме территории Северо-Кавказского региона / Б.М. Асваров Б.М. [и др.] // Медицина катастроф. – 2001. – № 3. (35). – С. 32–34.

414. Эпизоотологическая характеристика природных очагов чумы Монголии в связи с разработкой мер защиты от завоза и распространения инфекции на территорию России / А.Я. Никитин [и др.] // Пробл. особо опасных инф. . – 2007. – Вып. 2 (94). – С. 28–33.

415. Эпизоотолого-эпидемиологическая ситуация в районе теплых источников Джелы-Су, Битюк-Тюбе в связи с интенсивным рекреационным использованием / Е.И. Белогрудова [и др.] //Актуальные вопросы особо-опасных инфекций. – Нальчик, 2000. – С. 14–16.

416. Юндин, Е.В. К тактике и методике эпизоотологического обследования природного очага чумы в Центральном Кавказе / Е.В. Юндин, В.М. Асваров // Пробл. особо опасных инф. – Саратов, 1976. – Вып. 5 (51). – С. 16–18.

417. A tandem repeats database for bacterial genomes: application to the genotyping of Yersinia pestis and Bacillus anthracis / Le Flèche [et al.] // BMC Microbiol. – 2001. – Vol. 1. – P. 2.

418. Adair D., Worsham P., Hill K. Klevytska A. M., Jackson P. J., Friedlander A. M., Keim P. Diversity in a variable-number tandem repeat from Yersinia pestis. [Text] // J. Clin. Microbiol.- 2000.-V. 38.-P. 1516–1519.

419. Different region analysis for genotyping Yersinia pestis isolates from China / Y. Li [et al.] // PLoS One. – 2008. – Vol. 3, № 5. – P. 2166

420. Farmer, P. Infections and inequalities, the modern plagues / P. Farmer. – Berkeley: University of California Press, 1999. – P.

421. Genotyping and phylogenetic analysis of Yersinia pestis by MLVA: insights into the worldwide expansion of Central Asia plague foci / Y. Li [et al.] // PLoS ONE. – 2009. – Vol. 4 (5). – P. 6000.

422. Genotyping of global Yersinia pestis isolates by using IS285, KP-38 / A.G. Bobrov [et al.] // In Proceedings, 25th Army Science Conference. – Orlando, Florida. – 2006. – № 27–30. – 5 p.

423. Kutschera, U. A comparative analysis of the Darwin-Wallace papers and the development of the concept of natural selection / U. Kutschera // Theory in Biosciences. – 2003. – Vol. 122. – P. 343–359

424. La peste à Madagascar: données épidémiologiques de (1989) à (1995), et programme national de lute / G. Champetier DeRibes. – Cahiers Santé: de l'AUPELF-UREF, 1997. – Vol. 7. – P. 53–60.

425. Lindler, L.E. Typing methods for the plague pathogen, Yersinia pestis / L.E. Lindler // J. AOAC Int. – 2009. – Vol. 92, № 4. – P. 1174–1183.

426. Outbreak Postings. 2008: Marburg hemorrhagic fever, imported case – United States. 2008: Ebola-Reston virus detected in pigs in Philippines. 2008: Hemorrhagic fever due to novel Old World arenavirus, Zambia and South Africa. Marburg hemorrhagic fever, imported case – Netherlands ex Uganda, July [Internet]. CDC, Special Pathogens Branch [updated 21 Dec 2012, cited 16 Jan 2013]. Available from: ttp://www.cdc.gov/ncidod/dvrd/ spb/outbreaks/index.htm.

427. Plague, India. Wkly Epidem. Rec. – 2002. – Vol. 77(9). – 69 p.

428. Population Genomics of Early Events in the Ecological Differentiation of Bacteria / B. Jesse Shapiro [et al.] // Science. – 2012. – Vol. 336. – P. 48–51.

429. Pourcel, C. Tandem repeats analysis for the high resolution phylogenetic analysis of Yersinia pestis / C. Pourcel, F. Andre-Mazeaud, H. Neubauer // BMC Microbiol. – 2004. – Vol. 4. – P. 22.

430. SNP-анализ линий вакцинного штамма Yersinia pestis EV / Платонов М.Е. [и др.] // Современные технологии обеспечения биологической безопасности: матер. науч.-практ. школы-конференции молодых ученых и специалистов науч.-исслед. организаций Роспотребнадзора (25–27 мая 2010 г., Оболенск, Московская обл.). – Протвино: А-Принт ЗАО, 2010. – С. 294–296.

431. Vergnaud, G. Y. pestis genotyping / G. Vergnaud // Emerg. Infect. Dis. 2005. – Vol. 11(8). – P. 1317–1318.

432. Weekly Epid. Record. – 2004. – Vol. 79, N 42. – P. 301–308.

433. Weiss, R. (2004). Social and environmental risk factors in the emergence of infectious diseases / R. Weiss, A.J. Mc Michael // Nature Medicine. – 20 10. – P. 70–76.

434. Wobeser G.A., Leighton F.A. A simple burrow entrance live trap for ground squirrels // J. Wildlife -Manag. – 1979. – Vol.43, No 2. – P.571–572.

435. Z. Adiyasuren [et al.] // Natural infectious diseases: Scientific conference. – Ulanbaatar, 2002. – P. 19–26.

436. Z. Adiyasuren [et al.] // Natural infectious diseases: Scientific conference. – Ulanbaatar, 2001. – P. 12.–16

ПРИЛОЖЕНИЕ

Таблица 1

Прогностическая таблица наличия или отсутствия хотя бы одного сектора первичного района, в котором эпизоотия подтверждена бактериологически

Процент взрослых самок в популяции				
Диапазон значений		Прогностический коэффициент	Информативность	Суммарная информативность
от	до			
13,71	16,61	-7,939455	0,1480771	
16,62	19,52	-8,45098	0,3621849	
19,53	22,44	-6,924879	0,5825692	
22,45	25,36	-2,887955	0,1168934	
25,37	28,28	0,9211113	0,0157174	
28,29	31,2	3,763162	0,2882104	
31,21	34,12	3,5902194	0,2307998	
34,13	37,04	2,1828894	0,0554385	
37,05	39,96	1,0914447	0,0051974	
39,97	42,88	-1,918855	0,0038073	1,81
Численность горных сусликов на га в Верхне-Кубанском участке				
14,44	15,81	0	0	
15,82	17,19	6,9897	0,1553267	
17,2	18,58	7,7815125	0,4323063	
18,59	19,97	3,0103	0,1337911	
19,98	21,36	2,1387982	0,0831755	
21,37	22,75	-1,663314	0,0646844	
22,76	24,14	-1,091445	0,0242543	
24,15	25,53	-4,771213	0,3180808	
25,54	26,92	-4,47158	0,1117895	
26,93	28,31	0	0	1,32
Численность горных сусликов на га в Баксано-Черекском участке				
11,6	13,04	0	0	
13,05	14,49	0	0	
14,5	15,95	0,4139269	0,0011498	
15,96	17,41	-1,684044	0,0421011	
17,42	18,87	-4,694344	0,4824743	
18,88	20,33	-2,536053	0,1620256	
20,34	21,79	0,7638835	0,0106095	
21,8	23,25	6,8797462	0,5924226	
23,26	24,71	0	0	
24,72	26,17	0	0	1,29
Численность горных сусликов на га в целом по очагу				
13,18	14,87	0	0	
14,88	16,57	2,0091484	0,0131317	

16,58	18,28	-1,512677	0,0222452	
18,29	19,99	-2,155086	0,0936688	
20	21,7	-3,616366	0,3179093	
21,71	23,41	-0,331684	0,0027098	
23,42	25,12	2,7470106	0,1211916	
25,13	26,83	8,207036	0,5122692	
26,84	28,54	0	0	
28,55	30,25	0	0	1,08
Среднемесячное атмосферное давление в феврале				
899,76	901,22	-7,781513	0,1080766	
901,23	902,69	-4,259687	0,1183246	
902,7	904,17	-3,802112	0,2217899	
904,18	905,65	-0,649408	0,0090196	
905,66	907,13	0,9108047	0,0177101	
907,14	908,61	4,2934847	0,3220114	
908,62	910,09	3,5218252	0,1467427	
910,1	911,57	-0,280287	0,0007786	
911,58	913,05	-3,0103	0,0334478	
913,06	914,53	-6,0206	0,0501717	1,03
Отношение температуры к осадкам в октябре				
-0,17	-0,05	1,7609126	0,0146743	
-0,04	0,08	1,5760785	0,030646	
0,0872	0,22	1,5871716	0,0661322	
0,23	0,36	1,383027	0,0461009	
0,37	0,5	1,1115045	0,0216126	
0,51	0,64	-1,249387	0,0138821	
0,65	0,78	-5,563025	0,200887	
0,79	0,92	-6,9897	0,3106533	
0,93	1,06	-6,9897	0,1553267	
1,07	1,2	-6,0206	0,0501717	0,91
Число часов солнечного сияния в феврале				
50,34	68,16	-3,0103	0,0083619	
68,17	85,99	-5,228787	0,1016709	
86	103,83	-3,0103	0,0919814	
103,84	121,67	-1,829307	0,0558955	
121,68	139,51	1,9957235	0,0776115	
139,52	157,35	3,2221929	0,1969118	
157,36	175,19	2,2577904	0,0940746	
175,2	193,03	-1,684044	0,0421011	
193,04	210,87	-3,0103	0,0585336	
210,88	228,71	-7,781513	0,1080766	0,84
Число блох на га				
157,79	290,2	-6,368221	0,1632877	
290,21	422,62	-3,357921	0,1506759	

422,63	555,05	-3,146028	0,2702357	
555,06	687,48	-0,627908	0,0112701	
687,49	819,91	0,8333721	0,0117527	
819,92	952,34	5,3926916	0,2212386	
952,35	1084,77	0	0	
1084,78	1217,2	0	0	
1217,21	1349,63	0	0	
1349,64	1482,06	0	0	0,83
Среднемесячная температура воздуха в мае				
8,2	9,14	3,0103	0,0167239	
9,15	10,09	3,9794001	0,099485	
10,1	11,05	2,8724171	0,119684	
11,06	12,01	2,7036118	0,1426906	
12,02	12,97	0,1523997	0,0004233	
12,98	13,93	-0,49218	0,0041015	
13,94	14,89	-2,710668	0,0978852	
14,9	15,85	-3,631779	0,1715007	
15,86	16,81	-4,47158	0,1117895	
16,82	17,77	-4,771213	0,0530135	0,82
Солнечная активность (числа Вольфа – Вольфера)				
-48,66	-22,89	-3,0103	0,0334478	
-22,88	2,89	-2,552725	0,0567272	
2,9	28,68	-2,817248	0,1643395	
28,69	54,47	-1,870866	0,0727559	
54,48	80,26	-1,663314	0,0646844	
80,27	106,05	2,3608919	0,0852544	
106,06	131,84	4,9485002	0,2336792	
131,85	157,63	0	0	
157,64	183,42	0	0	
183,43	209,21	0	0	0,71
Сумма осадков в июне				
-34,86	6,56	5,4406804	0,075565	
6,57	47,99	2,4303805	0,0607595	
48	89,43	2,6324143	0,1462452	
89,44	130,87	0,2864518	0,0023871	
130,88	172,31	-0,401172	0,0033431	
172,32	213,75	-3,9794	0,2652933	
213,76	255,19	-4,259687	0,1183246	
255,2	296,63	-2,0412	0,01701	
296,64	338,07	0	0	
338,08	379,51	0	0	0,69
Среднемесячное атмосферное давление в марте				
899,04	900,56	-7,781513	0,1080766	
900,57	902,09	-5,0515	0,1543514	

902,1	903,63	-2,747011	0,1144588	
903,64	905,17	0,1336396	0,0003712	
905,18	906,71	2,8254659	0,1726674	
906,72	908,25	1,8708664	0,0727559	
908,26	909,79	0,6069784	0,0050582	
909,8	911,33	-1,627273	0,022601	
911,34	912,87	-3,0103	0,0250858	
912,88	914,41	-3,0103	0,0083619	0,69
Численность горных сусликов на га в Кубано-Малкинском участке				
11,36	13,87	-0,791812	0,0021995	
13,88	16,39	-2,662679	0,0813596	
16,4	18,92	-2,188432	0,1155006	
18,93	21,45	-2,596373	0,194728	
21,46	23,98	0,5435766	0,0060397	
23,99	26,51	4,2596873	0,2366493	
26,52	29,04	0	0	
29,05	31,57	0	0	
31,58	34,1	0	0	
34,11	36,63	0	0	0,64
Численность блох в гнезде горного суслика				
-5,9	-1,21	0	0	
-1,2	3,49	-4,223344	0,1021332	
3,5	8,2	-2,462432	0,0828858	
8,21	12,91	-2,609664	0,1833588	
12,92	17,62	0,994572	0,0227516	
17,63	22,33	2,5060263	0,1195686	
22,34	27,04	1,8243144	0,0423289	
27,05	31,75	2,9782486	0,06521	
31,76	36,46	1,217336	0,004376	
36,47	41,17	0	0	0,62
Численность горных сусликов на га в Малко-Баксанском участке				
12,6	15,39	2,4303805	0,0202532	
15,4	18,19	-0,280287	0,0007786	
18,2	21	-0,483047	0,0053672	
21,01	23,81	-3,0103	0,2174106	
23,82	26,62	-1,810547	0,0754394	
26,63	29,43	-0,222764	0,0006188	
29,44	32,24	6,0205999	0,30103	
32,25	35,05	0	0	
35,06	37,86	0	0	
37,87	40,67	0	0	0,62
Среднемесячная температура воздуха в июне				
12,64	13,46	0	0	
13,47	14,29	5,7403127	0,1753984	

14,3	15,13	3,723859	0,196537	
15,14	15,97	0,8591463	0,0167056	
15,98	16,81	-0,917704	0,0203934	
16,82	17,65	-1,648102	0,0549367	
17,66	18,49	-2,388821	0,0729917	
18,5	19,33	-2,498775	0,0485873	
19,34	20,17	-3,0103	0,0250858	
20,18	21,01	-3,0103	0,0083619	0,62
Среднемесячное атмосферное давление в мае				
903,74	904,46	-3,0103	0,0167239	
904,47	905,19	-3,802112	0,07393	
905,2	905,93	-3,0103	0,1087053	
905,94	906,67	-2,552725	0,1134544	
906,68	907,41	-0,377886	0,003149	
907,42	908,15	0,211893	0,0011772	
908,16	908,89	3,1292922	0,1651571	
908,9	909,63	3,9794001	0,1326467	
909,64	910,37	0	0	
910,38	911,11	0	0	0,61
Среднемесячная температура воздуха в январе				
-8,9	-7,71	-3,0103	0,0083619	
-7,7	-6,51	0	0	
-6,5	-5,3	1,4612804	0,0162364	
-5,29	-4,09	3,357921	0,1305858	
-4,08	-2,88	2,5963731	0,1298187	
-2,87	-1,67	0,4830468	0,0053672	
-1,66	-0,46	-1,026623	0,0228139	
-0,45	0,75	-3,0103	0,150515	
0,76	1,96	-3,590219	0,0897555	
1,97	3,17	-4,771213	0,0530135	0,61
Число часов солнечного сияние в июне				
120	138,99	0	0	
139	157,99	6,9897	0,1553267	
158	177	4,5863785	0,1910991	
177,01	196,01	1,638568	0,0500674	
196,02	215,02	-0,612697	0,0085097	
215,03	234,03	-2,498775	0,1457619	
234,04	253,04	-0,737862	0,0102481	
253,05	272,05	-1,249387	0,0173526	
272,06	291,06	0,6694679	0,0018596	
291,07	310,07	-3,0103	0,0083619	0,59
Сумма осадков в июле				
-43,66	-9,99	3,9794001	0,0331617	
-9,98	23,69	3,9794001	0,099485	

23,7	57,38	1,383027	0,0345757	
57,39	91,07	0,1128101	0,0003134	
91,08	124,76	-2,449141	0,1700792	
124,77	158,45	-1,335389	0,0333847	
158,46	192,14	-0,901766	0,0075147	
192,15	225,83	7,4036269	0,1850907	
225,84	259,52	0	0	
259,53	293,21	0	0	0,56
Число часов солнечного сияния в сентябре				
88,34	108,66	-3,0103	0,0083619	
108,67	128,99	-6,0206	0,1003433	
129	149,33	-2,138798	0,0415877	
149,34	169,67	-0,927541	0,0128825	
169,68	190,01	2,5963731	0,1298187	
190,02	210,35	2,2184875	0,0985994	
210,36	230,69	1,1997532	0,0233285	
230,7	251,03	-1,697511	0,0518684	
251,04	271,37	-2,498775	0,0485873	
271,38	291,71	-3,0103	0,0334478	0,55
Сумма осадков в марте				
-21,1	-9,51	0	0	
-9,5	2,09	6,5321251	0,1270135	
2,1	13,7	4,1912931	0,1513523	
13,71	25,31	2,1748394	0,0785359	
25,32	36,92	-0,263289	0,0014627	
36,93	48,53	-1,249387	0,0347052	
48,54	60,14	-2,403322	0,1134902	
60,15	71,75	-1,014576	0,0140913	
71,76	83,36	-0,9691	0,0053839	
83,37	94,97	1,7609126	0,0048914	0,53
Среднемесячное атмосферное давление в январе				
899,16	900,77	0	0	
900,78	902,39	0	0	
902,4	904,02	-5,228787	0,2033417	
904,03	905,65	-2,527253	0,1053022	
905,66	907,28	0,3300026	0,00275	
907,29	908,91	1,0145764	0,0281827	
908,92	910,54	2,5527251	0,1134544	
910,55	912,17	1,7609126	0,03424	
912,18	913,8	2,4303805	0,0202532	
913,81	915,43	0	0	0,51

Для заметок

Центрально-Кавказский
высокогорный природный очаг чумы

Эпизоотология, эпидемиология,
микробиология возбудителя

Технический редактор: В.Н. Васильева
Корректор: О.С. Говорухина
Оператор: Н.С. Орлов

Подписано в печать 05.05.2022.
Формат 70x90/16. Бумага офсетная. Гарнитура Times New Roman.
Уч.-изд. 11,18 л. Усл.-печ. 13,63 л. Заказ № 2951. Тираж 150.

Отпечатано в типографии ООО «Принт».
426035, г. Ижевск, ул. Тимирязева, 5.