

А.А.СЛУДСКИЙ

ЭПИЗООТОЛОГИЯ ЧУМЫ
(обзор исследований и гипотез)

Часть 2

(Деп. в ВИНТИ 11.08.2014, № 232-В 2014)

- Саратов, 2014. – 182 с.

Аннотированный Библиограф. Указатель «Депонир. науч. работы», № 10, 2014

Саратов – 2014

СОДЕРЖАНИЕ

1. ЭПИЗОТИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ ПРИРОДНЫХ ОЧАГОВ

ЧУМЫ	3
1.1. Эпизоотический процесс в очагах чумы	3
1.2. Многолетняя динамика эпизоотической активности природных очагов чумы	7
1.3. Сезонная динамика эпизоотий чумы	18
1.4. Эпизоотии чумы в популяциях сурков	19
1.5. Эпизоотии чумы в популяциях сусликов	30
1.6. Эпизоотии чумы в популяциях песчанок	43
1.7. Эпизоотии чумы в популяциях полевков	81
1.8. Крысы как носители чумы	91
1.9. Эпизоотии чумы в популяциях домовый мыши	99
1.10. Эпизоотии чумы в популяциях пищух	100
2. МЕХАНИЗМЫ ЭНЗООТИИ ЧУМЫ	106
2.1. Взаимоотношения возбудителя чумы с почвенными простейшими	143
2.2. Взаимоотношения возбудителя чумы с нематодами	148
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	154
БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК	155

ГЛАВА 1. ЭПИЗООТИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ ПРИРОДНЫХ ОЧАГОВ ЧУМЫ

1.1. Эпизоотический процесс в очагах чумы

По определению В.Д. Белякова и Р.Х. Яфаева (1989) эпизоотический процесс - это процесс взаимодействия популяции возбудителя-паразита и популяции животных, проявляющийся при определенных социальных и (или) природных условиях единичными и (или) множественными заболеваниями животных, а также бессимптомными формами инфекций. Движущей силой эпизоотического процесса является взаимодействие возбудителя-паразита и организма хозяев на популяционном уровне.

Одно из простых определений эпизоотического процесса - непрерывная цепь последовательной смены паразитом (возбудителем) хозяев благодаря присущему ему механизму передачи возбудителя инфекции от больного животного к здоровому (Методические указания...,1981).

Представление о чумном эпизоотическом процессе претерпевало трансформацию, начиная с 50-х годов прошлого столетия. Ю.М.Ралль (1958), Н.В.Некипелов (1959,1962) отождествляли эпизоотический процесс с эпизоотией.

Иное понимание эпизоотического процесса, как **непрерывного взаимодействия популяций в паразитарной системе**, было дано в работах В.Н.Беклемишева (1956), В.К.Яшкуль (1966).

Современным представлениям о чумном эпизоотическом процессе удовлетворяет определение, предложенное Э.И.Коренбергом (Коренберг, Литвин, 2010) – это процесс непрерывного взаимодействия популяции возбудителя с популяциями его естественных хозяев и внешней средой, обеспечивающий существование возбудителя.

Понятие «популяция естественных хозяев» возбудителя чумы может касаться не только теплокровных носителей и членистоногих переносчиков, а также и представителей почвенной биоты (простейших, нематод и, возможно, др.).

Непрерывность чумного эпизоотического процесса опирается на гипотезу, признающую трансмиссию основным механизмом энзоотии чумы.

Специалисты, придерживающиеся гипотезы о нетрансмиссивном механизме энзоотии чумы, говорят о дискретности эпизоотического процесса (Дятлов,1982,1989; Попов,1991, 2002; Слудский,1998). В данном случае подразумевается прекращение передач возбудителя блохами (трансмиссия). Однако признание дискретности чумного эпизоотического процесса не противоречит положению о непрерывном взаимодействии популяций возбудителя чумы с популяциями естественных хозяев, например, простейшими и нематодами.

Фазы эпизоотического процесса. Для природных очагов чумы характерен процесс многократно повторяющихся эпизоотийных циклов. Под последними принято понимать закономерное чередование эпизоотийных (фаз массового размножения возбудителя) и межэпизоотийных (фаз депрессии численности возбудителя) периодов (Бурделов А.С., 1965).

Ю.М.Ралль (1958) писал, что эпизоотический процесс в природе имеет фазы развития, течения и угасания, за которыми следует межэпизоотический период, во время которого инфекция сохраняется в блохах и организме грызунов больных латентными формами чумы. Новое обострение и развитие эпизоотии под влиянием неблагоприятных условий существования грызунов составляет очередное и необходимое звено в общей цепи чумной энзоотии.

1-я фаза - накопления возбудителя чумы. Эта фаза характеризуется единичными случаями заболевания или локальными эпизоотиями. Возбудитель чумы находится в высоковирулентной форме.

2-я фаза. Острая эпизоотия (интенсивная эпизоотия).

а) Возбудитель может обнаруживаться одновременно в разных местах энзоотической территории (сплошное поле).

б) Поэтапное протекание эпизоотии. Из одного участка, где произошло накопление возбудителя (обычно проявляется в форме острой локальной эпизоотии), развитие пространственное (экстенсивность эпизоотии), когда происходит поэтапное включение мелких очажков.

в) Острая эпизоотия может быть в разных локальных участках, независимых друг от друга.

3-я фаза - затухания эпизоотии. В этот период много зараженных блох, однако велика иммунная прослойка среди грызунов. В популяции возбудителя появляются атипичные (авирулентные, слабовирулентные) штаммы.

4-я фаза - межэпизоотическая (межэпизоотический период). В целом ряде природных очагов чумы эпизоотические проявления чередуются с периодами полного покоя, которые длятся 3-5 и более лет.

Первоначальный смысл, который вкладывали в термин «межэпизоотический период», означал перерыв (и прежде всего сезонный) между эпизоотиями. Так, В.Н.Фёдоров (1944) писал, что «...в некоторых очагах чумной энзоотии чумные эпизоотии бывают не круглый год, а только в строго определенные сезоны. Естественно встал вопрос о месте хранения чумной инфекции в течение таких межэпизоотических периодов» (стр.28).

Ю.М.Ралль (1958), разбирая вопрос о течении эпизоотии, отмечал, что после ее возникновения, развития и затухания наступает межэпизоотический период с хранением возбудителя в блохах и организме отдельных грызунов. Причем «соответствие природных эпизоотий этой набросанной схеме более заметно в очагах чумы на сусликах и сурках, где эпизоотические и межэпизоотические периоды резко отдалены друг от друга зимней спячкой животных» (стр.89).

В последующие годы, видимо, под влиянием накапливающихся фактов об обнаружении возбудителя чумы в Забайкальском и Прикаспийских природных очагах после целого ряда лет безрезультатных поисков, межэпизоотический период начали обсуждать в многолетнем аспекте (Некипелов,1959; и др.).

На этом этапе среди специалистов возникли две альтернативные трактовки сути межэпизоотического периода. По первой из них, во время многолетних перерывов эпизоотической активности очагов, возбудитель чумы сохраняется на территориях последних в минимальных количествах, по второй - полностью исчезает.

Как уже сказано выше, некоторые специалисты отождествляли эпизоотический процесс с эпизоотией. Логически получалось, что эпизоотический процесс прерывается межэпизоотическими периодами. Однако, в 1965 году Ю.М.Ралль писал, что коренным свойством эпизоотического процесса является его непрерывность на основе закономерных встреч всех участников триады. Поскольку эпизоотический процесс непрерывен, то, по мнению Ю.М.Ралля (1958), не существует и межэпизоотического периода. Аналогичные взгляды позже высказали М.П.Козлов (1979) и Л.А.Бурделов (1987).

Вопрос о межэпизоотическом периоде можно рассматривать с точки зрения двух принципиально отличающихся позиций.

Первый подход основывается на признании трансмиссии в качестве основного механизма энзоотии чумы. В этом варианте справедливо мнение о непрерывности эпизоотического процесса. Однако, и в этом случае, на наш взгляд неправомерно отказываться от понятия «межэпизоотический период», как это делают цитированные выше авторы. Известно, что в годы активизации и депрессии эпизоотический процесс отличается по ряду не только количественных, но и качественных характеристик (Пейсахис и др.,1961; Топорков В.П. и др.,1978; Бережнов и др.,1980; Козакевич, Корнеев,1982; Корнеев,1986).

Показательны в этом плане фактические данные А.З.Бережнова и соавт. (1980). Эти специалисты изучали инфекционную чувствительность малого суслика с энзоотичной и неэнзоотичной по чуме территорий Северо-Западного Прикаспия. Уровень инфекционной чувствительности (определенный по проценту гибели зараженных

зверьков в эксперименте) в обеих группах сусликов колебался по годам синхронно. То есть, налицо общность факторов, влияющих на многолетнюю динамику популяционной чувствительности сусликов, что, безусловно, «вносит свой вклад» и в динамику чумного эпизоотического процесса.

Результаты исследований в Волго-Уральском песчаном очаге отчетливо показали, что инфекционная чувствительность грызунов меняется во времени и определенным образом соответствует отдельным фазам жизни природного очага. В межэпизоотический период чувствительность полуденных песчанок ниже, чем в моменты активизации очага (Козакевич и др., 1978).

Одним из основных механизмов многолетней динамики популяционной чувствительности носителей служит изменение соотношения грызунов с разными группами крови и, соответственно, доли резистентных и чувствительных особей в популяции (Ергалиев и др., 1990).

В результате проведенных экспериментов В.П.Топорков и соавт. (1978) показали, что штаммы *Y. pestis*, выделенные на участках с различной активностью эпизоотий, проявляли неодинаковую способность сохранять свою вирулентность после частых пересевов на питательных средах. Эта способность оказалась значительно выше у возбудителя, полученного из мест, где эпизоотии чумы протекали более интенсивно.

Второй подход в оценке межэпизоотического периода опирается на гипотезу о наличии нетрансмиссивного механизма энзоотии чумы и возможности длительного (годы, десятилетия) существования возбудителя чумы вне организма теплокровных и (или) членистоногих. Здесь следует вернуться к определению эпизоотического процесса в трактовке В.Н.Беклемишева (1956) и В.К.Яшкуль (1966). Поскольку суть эпизоотического процесса заключается в непрерывном взаимодействии популяций - сочленов паразитарной системы, постольку отсутствие в какие-то периоды гостальной (в популяциях носителей) и векторной (в популяциях переносчиков) частей популяции *Y. pestis* заставляет признать дискретность эпизоотического процесса.

Таким образом, по второй версии, чумной эпизоотический процесс дискретен и межэпизоотический период можно определить как депрессию численности (вплоть до полного исчезновения) гостальной и (или) векторной частей популяции возбудителя чумы.

1.2. Многолетняя динамика эпизоотической активности природных очагов чумы

Существует определенная группа факторов, влияющих на динамику чумного эпизоотического процесса: абиотические космические, абиотические местные (влажность, химизм почвы и др.), биотические (экологические).

Абиотические космические факторы. Динамике численности животных и эпизоотиям присуща цикличность, которую можно связать с особенностями солнечной активности. Пути ее влияния на биологические процессы опосредованы гидрометеорологическими факторами, но нельзя исключить и возможность прямого воздействия на организм животных. Географическая изменчивость цикличности и другие особенности проявления циклов связаны с зональностью атмосферных процессов и биологическими отношениями в природе (Ягодинский и др., 1970).

А.А.Лавровский (1969) указывал на связь циклического характера проявления чумы в зональных природных очагах этой инфекции с гелиоклиматическими факторами.

М.А.Дубянский и С.К.Богатырев (1979) выявили отсроченную (на 16-20 дней) положительную зависимость интенсификации эпизоотий чумы от усиления солнечной активности (динамики пятен). Установлена также определенная положительная связь экстенсивности эпизоотий с геомагнитной активностью (Дубянский и др., 1979).

Абиотические местные факторы. М.А.Дубянский (1984) оценил комплексное действие группы факторов, определяющих эпизоотическую активность очагов чумы (на примере Среднеазиатского пустынного очага с основным носителем – большой песчанкой). Среди членов чумной триады важнейшая роль в эпизоотическом процессе принадлежит основному носителю – большой песчанке. Дело обстоит так потому, во-первых, что паразиты жизненно зависимы от носителя; во-вторых, потому, что в возникновении и развитии инфекционного заболевания ведущее значение всегда принадлежит макроорганизму: для возможности проявления микробом патогенного действия макроорганизм должен быть восприимчив и чувствителен к нему.

Обычно влияние погодных и климатических условий на большую песчанку рассматривают как косвенное, действующее через кормовую базу и другие промежуточные звенья. На самом деле большая песчанка – зверек с несовершенной терморегуляцией – находится в весьма тесной зависимости от погодных условий и поэтому увеличение активности эпизоотий следует за похолоданиями, связанными с усилением холодных ветров, отрицательно влияющих на организм песчанок (и, соответственно, увеличивая их чувствительность). Похолодания длятся 2-4 дня и сменяются потеплениями.

Таков характер погоды в очагах чумы весной и осенью. Цитируемый автор считает, что именно дискретность охлаждения организмов зверьков делает их наиболее чувствительными к чуме.

Гибельно сказывается на большой песчанке промокание нор от талых вод во время оттепелей осенью, зимой и весной. На состояние популяций большой песчанки оказывает воздействие количество осадков в виде дождя и снега, сроки их выпадения.

Изменения внешних условий еще резче отражаются на состоянии переносчиков – блохах, в виду их пойкилотермности. В то же время блохи полнее используют защитные свойства норы большой песчанки. Это может явиться причиной задержки отмирания старых особей летом в наиболее сложных глубоких норах.

Кроме хорошо знакомых эпизоотологам метеорологических факторов, в природе существуют условия, роль которых в эпизоотическом процессе еще не определена. К ним относятся электрические и магнитные поля, а также объемный заряд атмосферы. В результате лабораторных опытов с использованием статических электрических полей разного знака, удалось зарегистрировать стойкое изменение вязкости крови у грызунов, что, несомненно, должно отразиться на процессе питания блох, условиях блокообразования.

Получены также некоторые данные об изменении свойств возбудителя чумы в организме блох под действием отрицательного электрического поля: появление большого количества P^- , Ca^+ колоний, утраты W-антигена и др. (Дубянский, 1984).

Цикличность чумного эпизоотического процесса О.С.Сержанов связывает, в том числе, с меняющимися величинами гидротермического коэффициента (ГТК) - интегрального показателя совместного влияния температуры и осадков на блох (Сержанов и др.,1978). В Среднеазиатском пустынном очаге близкие к оптимальным условия для существования чумной паразитарной системы характеризуются значениями ГТК выше 0,08-0,09 для южной подзоны пустыни, 0,10-0,15 для переходной полосы, 0,15-0,20 для северной подзоны. В северной подзоне и на переходной территории такие благоприятные условия отмечаются в течение 7-8 лет, в южной подзоне – 2-3 года из 10.

В годы высокого уровня ГТК и активного проявления эпизоотического процесса роль описываемого фактора как бы стирается. При наступлении межэпизоотического периода и, как правило, характеризующегося низкими значениями ГТК роль последнего как основного, определяющего возможность сохранения элементарных очагов, приобретает особое значение, прежде всего при низком уровне залегания грунтовых вод (Сержанов и др.,1978).

Биотические (экологические) факторы. Характер эпизоотий зависит от большого количества факторов и прежде всего от степени сложности биоценотической структуры очага, в том числе «набора» носителей, отличающихся друг от друга экологическими и патогенетическими параметрами, от видового состава и экологических особенностей переносчиков, а также от факторов, определяющих сложность и своеобразие биоценотических связей, обеспечивающих циркуляцию возбудителя в природе. Первостепенное значение имеют численность и активность носителей и переносчиков. Наконец, важнейшую роль играют неодинаковая инфекционная чувствительность и различия в патогенезе чумной инфекции у отдельных особей популяции грызунов (Петров, Шмугтер, 1958).

Связь активности очагов чумы с численностью носителей и переносчиков широко обсуждалась в публикациях. По мнению Н. Mollaret (1971) плотность популяций грызунов и ее колебания, играют главную роль в возникновении эпизоотий чумы: возбудитель чумы, сохраняющийся в почве нор, «порождает» эпизоотию лишь тогда, когда популяция грызунов достигает определенного, обычно высокого уровня.

Среди больших песчанок чуму отмечали при разном состоянии численности зверьков. По данным А.С.Бурделова (1959) в Южном Прибалхашье начало острых эпизоотий чумы приходилось на годы максимумов численности больших песчанок или на годы, следующие за ними. По наблюдениям в Предустюртском пустынном очаге (Ротшильд, 1978) такой индикатор распределения эпизоотий как численность больших песчанок оказался ненадежным. И далее этот специалист пишет, «пока нет оснований рассчитывать, что в местах стойкого сохранения чумы распределение эпизоотий в тот или иной сезон можно уточнить по расположению участков с разным уровнем численности носителей болезни в тот же период» (стр.126). Тем не менее, оказалось, что уровень численности песчанок в предшествующий сезон имеет определенное значение для развития эпизоотий чумы. Особенно сильно сказывалось состояние численности грызунов в осеннее время. В местах, где осенью насчитывалось менее 60% обитаемых нор, следующей весной эпизоотии отмечали редко. Весеннюю численность больших песчанок можно было использовать также преимущественно в качестве отрицательного индикатора. На участках, где весной было не более 20% обитаемых нор песчанок, эпизоотии в летние и осенние месяцы возникали очень редко.

Анализ материалов по десятилетней эпизоотической активности Предустюртского очага (Шилов М.Н., Варшавский С.Н., 1987) позволил авторам публикации сделать следующие выводы. Одномоментную связь между численностью основного носителя и проявлением эпизоотий чумы в этих поселениях можно рассматривать в двух

направлениях: 1) распределение зараженных проб по градациям численности носителя (в процентах от общего числа зараженных проб) и 2) доля зараженных среди исследованных проб в каждой градации.

Эпизоотии или единичные культуры возбудителя чумы регистрировали в поселениях, имевших разную плотность, но частота встречаемости их не соответствовала объему исследования той или иной группы. Почти половина (44,6%) всех зараженных проб за годы наблюдений выявлена в поселениях с высокой и очень высокой плотностью, хотя к этим градациям относится лишь 27% проб. В поселениях со средней плотностью оценки почти одинаковы (38,2% проб с возбудителем при 39,9% представительства). Поселениям с низкой и очень низкой плотностью, составляющим около одной трети (32,4%) всех поселений принадлежит лишь 1/6 зараженных проб (17,2%), из них на самую низкую плотность приходится лишь 2,7% зараженных проб при объеме исследования, равном 8,4%. Таким образом, наблюдается преимущественная привязанность эпизоотий чумы к поселениям большой песчанки, имеющим высокую и среднюю плотность. В поселениях с очень высокой и высокой обитаемостью выявлено 3/4 эпизоотических точек.

В Или-Каратальском междуречье большинство эпизоотий (89%) начиналось либо в год максимальной плотности носителей и переносчиков, либо в первые два года, следующие за ними (Куницкий и др., 1977). Данные анализа (Классовский и др., 1983) эпизоотической активности очага чумы в Или-Каратальском междуречье за 27 лет показали, что эпизоотии протекали как при высоких, так и при низких значениях численности носителей и переносчиков. Однако возникновению новой эпизоотической волны всегда предшествовал подъем численности больших песчанок и блох, а ее угасанию – спад численности. Начало эпизоотий было приурочено чаще всего к первому году снижения численности больших песчанок и их блох, после достижения ею максимальных значений, реже – к году самого пика. Характер изменения численности больших песчанок определял также общую продолжительность эпизоотий. Так, наиболее длительный эпизоотический процесс отмечен в 1957-1966 гг. на фоне единой волны относительно высокой численности носителя. При этом прекращение выделения возбудителя чумы во всех случаях приходилось на годы с минимальным за последний ряд лет обилием песчанок и их блох.

М.А.Дубянский (1984) оценивал связь численности чумного микроба, блох и большой песчанки без упреждения и с упреждением в полгода по данным за 1961-1980 гг. из Приаральско-Каракумского автономного очага. Наиболее тесные связи обнару-

жились между следующими приростами численности членов триады: от весны до весны, от осени до весны и от весны до осени.

Л.П.Рапопорт (2006) проанализировал материалы эпизоотологического обследования на отдельных участках Муюнкумского природного очага чумы в период с 1966 по 2000 год. Средняя плотность населения больших песчанок в обследованных секторах неодинакова и колеблется в значительных пределах. Установлено, что в данном очаге 48 % эпизоотий регистрируется в условиях спада численности зверьков, 37 % - на стадии ее подъема, и лишь 15 % - на пике численности. Выявлена положительная корреляция между средней многолетней плотностью населения песчанок в данном секторе и частотой возникновения чумной эпизоотии. При этом наиболее часто эпизоотии регистрируются в секторах, где максимальные подъемы численности зверьков более чем в 2 раза превышают средние многолетние показатели.

По мнению Г.А.Корнеева (1986), интенсивные эпизоотии чумы развиваются обычно при повышенной плотности поселений грызунов, когда в популяциях значительно увеличивается доля чувствительных особей.

Обработка материалов по Приаралью за 30 лет позволила Л.А.Бурделову (1991) установить, что эпизоотии чумы повсеместно развивались в условиях повышенного обилия большой песчанки и некоторых других носителей инфекции. По данным этого автора, повышенная численность второстепенных носителей является исключительно важным, а может быть даже обязательным условием возникновения и развития эпизоотий.

В Волго-Уральском песчаном очаге возникновению и развитию эпизоотий чумы предшествовало неуклонное и значительное увеличение численности малых песчанок, достигшей в среднем 20 зверьков на 1 га. Одновременно произошло изменение и количественных показателей для блох. Индекс обилия блох на полуденных песчанках от 1,0 в межэпизоотический период увеличился более чем в три раза к моменту возникновения эпизоотии. На гребенщиковых песчанках индекс обилия блох возрос соответственно с 3,0 до 8,0. Повсеместное прекращение эпизоотий чумы произошло на фоне резкого снижения численности песчанок и их блох (Акиев и др., 1971).

По мнению А.А.Кузнецова (2005) единственно реальным критерием оценки возможности или невозможности закрепления возбудителя в том или ином поселении грызунов и блох является их численность. При относительно низком уровне численности носителей и переносчиков, характеризующемся плотностью в 1 песчанку на 1 га и индексами обилия блох порядка 1-3, параметры подвижности зверьков и форезии (разноса) блох весьма высоки и обеспечивают формирование обширной и монолитной сети

паразитарных контактов в их поселениях. В таких поселениях возможно распространение возбудителя чумы, если обилие блох – эффективных переносчиков может обеспечить заражение достаточного количества реципиентов. Минимальный индекс обилия, необходимый для этого, должен быть, очевидно, несколько выше (3-5 блох на одного грызуна). Истинные индексы такого уровня характерны не для всех, но для многих конкретных ситуаций в территориальном или временном аспектах.

По данным В.М.Корзуна и соавт. (2010) регулярные изменения эпизоотической активности Горно-Алтайского очага чумы определяются циклическими колебаниями численности монгольской пищухи.

Н.В.Попов (1991) указывает на независимость частоты проявлений чумы в очагах сусликового типа от показателей численности грызунов и эктопаразитов.

Ю.В.Руденчик и соавт. (1983) предложили оценивать связь эпизоотии чумы с численностью носителей и переносчиков в трех аспектах: приуроченность эпизоотии к определенным периодам многолетней динамики численности носителей (и переносчиков) в природном очаге; приуроченность эпизоотии к отдельным участкам очага, отличающимся от окружающей территории устойчивой, повышенной численностью основных носителей и переносчиков на протяжении многих лет; преимущественное развитие эпизоотий на участках с повышенной в данное время численностью носителей и (или) переносчиков. Анализируя последний вариант связи на большом массиве данных эпизоотологического обследования Среднеазиатского пустынного очага, эти авторы не подтвердили приуроченности эпизоотий к участкам повышенной в данное время численности больших песчанок. Эпизоотии одинаково часто развивались во всем регистрируемом диапазоне численности больших песчанок. Разница в частоте выявления эпизоотий целиком объясняется тем, что при высокой плотности носителей исследуются более представительные пробы полевого материала.

Разнообразие данных по рассматриваемому вопросу вплоть до наличия альтернативных вариантов, подтверждает мнение Ю.В.Руденчика и соавт. (1989) о том, что приуроченность эпизоотий чумы к какой-либо фазе многолетней динамики численности носителей и переносчиков, по-видимому, носит вероятностный характер.

Одним из факторов динамики эпизоотической активности очагов считается состояние популяций носителей.

Для большой песчанки показано, что взрослая часть популяции, связанная с острой эпизоотией первого года, составляет половину популяции. Она является основным препятствием для развития острой эпизоотии чумы (Атшабар и др., 2004). Например, на территории Горного Мангышлака, на одном из участков, где эпизоотия протекала на-

чиная с весенних месяцев, к осени эпизоотический процесс прекратился в результате того, что в популяции большой песчанки накопилось значительное количество зверьков с антителами к фракции I, т.е. иммунных особей. На другом участке осенью возникла и активно развивалась эпизоотия чумы в популяции песчанок, которые ранее (весна-лето) не контактировали с возбудителем (Марин и др., 1980).

В то же время, Л.А. Пейсахис (1965) полагал, что активный постинфекционный иммунитет у основных носителей в зоне стойкой природной очаговости чумы вряд ли может в значительной степени влиять на динамику конкретного эпизоотического цикла, ибо известна относительно небольшая продолжительность жизни грызунов. Можно предположить, пишет далее цитируемый автор, что если иммунитет при чуме и выполняет значительную роль в закономерностях эпизоотического процесса, то роль эта заключается не в непосредственном влиянии на него. Действие иммунитета и накопление естественно резистентных особей в результате гибели чувствительных проявляются, по-видимому, как суммация его влияния в эволюции вида, способствуя преобладанию в популяции относительно резистентных особей.

Изучение изменчивости возбудителя чумы на фоне многолетней динамики эпизоотического процесса (Степанов и др., 1981) в различных природных очагах показало, что в фазу затухания эпизоотии процент измененных культур достоверно возрастает. При этом в некоторых автономных очагах измененные культуры встречаются на любой фазе эпизоотии. В Среднеазиатском пустынном очаге наиболее часто отмечалось изменение биохимической активности возбудителя (23,4% от числа измененных штаммов), поражение культур бактериофагом (17,6%), изменение типа потребности в факторах роста (13,5%), преобладание в популяции R⁻ клеток (14,3%). Вторая по частоте встречаемости группа штаммов характеризуется снижением вирулентности (16,8%), неспособностью к синтезу фракции I (10%), преобладанием в популяции Ca⁺ клеток (7,1%), чувствительностью к пестицину I (5,2%). Редкими формами изменчивости были апестигиногенность (2,4%) и фагоустойчивость (0,4%).

Фазы развития чумного эпизоотического процесса специалисты увязывают с изменениями уровня вирулентности возбудителя. Самое распространенное мнение, что наиболее вирулентные штаммы *Y. pestis* циркулируют в начале или разгаре эпизоотии, а в фазе ее затухания вирулентность возбудителя снижается.

Опыт изучения природных очагов чумы показывает, что на разных этапах развития эпизоотий вирулентность возбудителя чумы не остается одинаковой. Даже еще в период течения интенсивных эпизоотий начинают появляться отдельные культуры с ослабленной вирулентностью. В дальнейшем в период снижения эпизоотической ак-

тивности количество таких культур увеличивается (Пунский,1959; Соколова, 1959; Еремицкий, Еремицкая,1962; и др.). В Приаральских Каракумах на фоне многолетней эпизоотии чумы произошло снижение вирулентности циркулирующих здесь штаммов. Так, до 1958 года в Приаральских Каракумах циркулировали высоковирулентные штаммы возбудителя чумы, DCL которых для белых мышей составляла 10 м.к. В 1958-1959 гг. начался процесс снижения вирулентности штаммов *Y. pestis*. В эти годы было обнаружено 10 культур, DCL которых равнялась 100 м.к. В 1960 г. этот процесс резко усилился: из 46 изученных культур 38 (82%) штаммов имели сниженную вирулентность; у 9 культур DCL для белых мышей была равна 100 м.к., у 21 – 1000 м.к. и у 2-х – 10000 м.к. Шесть культур оказались авирулентными для белых мышей. Животные остались живыми при заражении их дозой в 10^6 м.к. (Еремицкая и др.,1963).

Данные по Муюнкумскому очагу приводят Д.Ч.Цой и А.К. Меньякин (1994). При заражении белых мышей, вирулентность штаммов возбудителя чумы была достоверно выше в начале эпизоотии по сравнению с периодом ее затухания. Причем такая картина получена для культур, выделенных на двух участках очага (западные и восточные Муюнкумы).

Анализ многолетних данных об особенностях проявлений чумы в равнинных очагах Кавказа показал, что в годы минимальной активности очагов выделяют до 48% атипичных штаммов (Гниловская,1991).

Уменьшение вирулентности возбудителя в период протекания эпизоотии чумы связывают с повторным попаданием в организм ранее инфицированных грызунов, обладающих определенным уровнем приобретенного иммунитета (Тинкер, 1940).

Основным свойством *Y. pestis*, обеспечивающим его функцию возбудителя болезни, считается способность приживаться и размножаться в организме хозяев, вызывая у носителей достаточно интенсивную бактериемию, а у переносчиков – феномен блока преджелудка. Многие исследователи связывали эти свойства исключительно с высокой вирулентностью бактерий, а формы с ослабленной вирулентностью или авирулентные относили к «атипичным» и считали «тупиком инфекции».

Постепенно накапливались факты о переживании некоторых из «атипичных» форм в организме носителей. Была доказана способность подобных популяций передаваться блохами, а также возможность реверсии их вирулентных свойств в организме грызунов и блох, обусловленная изменениями количественных соотношений авирулентных и вирулентных клеток. Это позволило предположить вероятное значение таких популяций в переживании микробом неблагоприятных межэпизоотических периодов.

Дальнейшее накопление подобных фактов, а также выявление «атипичных» форм микроба в разных очагах и результаты их изучения позволили обосновать гипотезу (Хрущелевский, 1974) о ведущей роли в природной очаговости чумы гетерогенных по вирулентности популяций возбудителя.

Популяции *Y. pestis*, гетерогенные по ряду детерминант вирулентности, лучше приспособлены к переживанию неблагоприятных условий, наступающих, например, в связи с ослаблением биоценологических связей между носителями и переносчиками в периоды низкой численности тех или других. Попадая в организм относительно резистентных зверьков, такие популяции способны снижать свою вирулентность за счет угнетения и элиминации значительной части популяции возбудителя, содержащих основные ее детерминанты, и усиленного размножения клеток, у которых отсутствует один или несколько из этих признаков (чаще Ca^- , либо P^+ , иногда, видимо VW^+). Образовавшиеся новые популяции, слабовирулентные для данного носителя, могут некоторое время существовать в его организме, не вызывая гибели. При беременности, а также истощении, авитаминозах и других нарушениях физиологической «нормы» зверька бактерии проникают в его кровяное русло, откуда могут быть заполучены переносчиками. В организме последних вирулентные клетки, сохранившиеся в популяции в небольшом числе, получают при благоприятных температурах среды преимущественную возможность размножения. Одновременно авирулентная часть клеток (с признаками Ca^+ либо VW^- и P^-) в большинстве своем угнетается и элиминируется. Микробная популяция вновь приобретает способность инфицировать носителей и вызывать у них генерализованный процесс. Не исключается и вероятность ослабления популяционной вирулентности гетерогенных штаммов возбудителя в организме переносчиков при неблагоприятных для них температурах, а также ее восстановления в организме чувствительных носителей, особенно при нарушении их «физиологической нормы».

Таким образом, гетерогенность популяций *Y. pestis* по детерминантам вирулентности обеспечивает широкую возможность отбора генетических вариантов, наиболее адекватных конкретным условиям существования, и может рассматриваться как основной механизм экологической пластичности этого вида. Способствуя колебаниям его популяционной вирулентности в динамичных условиях существования, такая пластичность обеспечивает высокую конкурентоспособность гетерогенных популяций.

Относительно редкая встречаемость в природе гомогенных по вирулентности популяций *Y. pestis*, отмечавшаяся многими авторами, подтверждает правоту высказанного В.П.Хрущелевским (1974) мнения. В его пользу говорят и факты более частого

обнаружения слабовирулентных и авирулентных штаммов возбудителя в период затухания эпизоотий.

Атипичные формы возбудителя чумы неоднородны с точки зрения их роли в эпизоотологии чумы (Бибикова и др.,1972). Эти специалисты полагали, что накопленный к тому времени полевой и экспериментальный материал дает возможность различать среди них по крайней мере три качественно отличные группы.

а) Атипичные штаммы, сохранившие относительно высокую способность к циркуляции в природных условиях. К этой группе относятся такие формы бактерий, которые утратили вирулентность для лабораторных животных, но сохранили способность в данном очаге чумы вызывать генерализованную инфекцию у природных носителей и блок преджелудка у блох-переносчиков. В условиях эксперимента такие штаммы легко передаются по схеме грызун-блоха-грызун. При эпизоотологическом обследовании очагов чумы они обнаруживаются сравнительно редко, по-видимому, вследствие своей относительно низкой конкурентоспособности. К рассматриваемой категории атипичных форм можно уверенно отнести только штаммы, выделенные в сентябре-октябре 1963 г. от больших песчанок и их блох Т.П.Кудиновой в Южном Прибалхашье. Отличаясь резко ослабленной вирулентностью для белых мышей и морских свинок, а также отсутствием способности продуцировать фракцию I (FI), они не уступали типичным штаммам по уровню вирулентности для больших песчанок и могли передаваться укусами блох.

б) Атипичные штаммы с ограниченной способностью к циркуляции по схеме грызун-блоха-грызун. К ним относятся атипичные формы возбудителя, которые могут передаваться трансмиссивным путем, но по конкурентоспособности значительно уступают типичной форме возбудителя чумы. Одним из примеров этой группы являются штаммы *Y. pestis*, не формирующие пигментированные колонии на среде с геминем (P⁻). Они могут сохранять относительно высокую вирулентность для больших песчанок, однако отличаются от типичной формы резко ослабленной способностью к блокообразованию.

в) Атипичные штаммы, не передающиеся трансмиссивным путем в силу утраты вирулентности для лабораторных животных и диких носителей.

В.А.Бибикова и соавт. (1972а) обсуждали вопрос о возможном механизме восстановления вирулентности циркулирующих в природе слабовирулентных штаммов возбудителя чумы. Экспериментальным путем они установили, что в организме специфического переносчика возможно восстановление вирулентности штаммов возбудителя

чумы в результате селекции Са⁻ клеток, входящих в неоднородные популяции штаммов возбудителя.

Кальцийнезависимый, слабовирулентный штамм чумного микроба способен формировать блок преджелудка у *Xenopsylla cheopis*, *X. gerbilli minax*, *C. laeviceps*, а также передаваться через блох *X. cheopis* белым мышам.

Б.М.Сулейменов (2004) приводит обобщенную схему влияния на эпизоотический процесс абиотических и биотических факторов (табл. 1).

Таблица 1

Основные факторы, влияющие на эпизоотический процесс, и их функции

№ п/п	Фактор	Функция фактора
1	2	3
1	Климатические условия предшествующего года (среднемесячные температура и осадки)	1.1. Влияние на весеннюю численность основного носителя. 1.2. Влияние на весеннюю численность основного переносчика. 1.3. Влияние на физиологическое состояние основного носителя и переносчика. 1.4. Влияние на численность и физиологическое состояние второстепенных носителей и переносчиков.
2	Климатические условия текущего года (среднемесячные температура и осадки)	2.1. Влияние на физиологическое состояние основного носителя. 2.2. Влияние на интенсивность размножения носителя. 2.3. Влияние на динамику численности основного носителя и переносчика. 2.4. Влияние на динамику численности второстепенных носителей и переносчиков.
3	Вид основного носителя	3.1. Интенсивность эпизоотического процесса. 3.2. Скорость развития и распространения эпизоотического процесса.
4	Тип поселений основного носителя	4.1. Направление распространения процесса. 4.2. Скорость распространения процесса.
5	Плотность поселений основного носителя	5.1. Интенсивность процесса. 5.2. Скорость распространения процесса.
6	Сезонная численность (весенняя; летне-осенняя)	6.1. Сроки начала процесса. 6.2. Интенсивность процесса. 6.3. Скорость распространения процесса. 6.4. Площадь эпизоотического процесса.
7	Половозрастной состав популяции основного носителя	7.1. Степень внутрипопуляционных контактов.
8	Интенсивность размножения	8.1. Динамика численности.
9	Иммунологическая структура популяции	9.1. Характер процесса.

	основного носителя	
10	Популяции второстепенных носителей	10.1. Динамика процесса.
11	Популяции хищных млекопитающих	11.1. Скорость распространения процесса. 11.2. Направление процесса.
12	Численность основного переносчика	12.1. Степень и скорость внутривидовых и межвидовых эпизоотических контактов. 12.2. Интенсивность процесса. 12.3. Площадь эпизоотического процесса. 12.4. Уровень резистентности основного и второстепенных носителей. 12.5. Динамика острого инфекционного процесса. 12.6. Динамика хронического инфекционного процесса.
13	Численность второстепенных переносчиков	13.1. Степень и скорость внутривидовых и межвидовых эпизоотических контактов. 13.2. Интенсивность процесса. 13.3. Площадь эпизоотии. 13.4. Уровень резистентности носителей. 13.5. Динамика острого и хронического инфекционных процессов.

1.3. Сезонная динамика эпизоотий чумы

Н.И.Калабухов (1949) писал, что в закономерных сезонных сдвигах интенсивности и экстенсивности распространения инфекции в очаге играют основную роль три фактора.

Первым являются условия распространения инфекции среди грызунов, непосредственно связанные с изменениями в их цикле жизни. К таковым относятся: а) изменения восприимчивости популяции по сезонам, связанные как с сезонным физиологическим изменением, так и со сдвигом в возрастном составе популяции, и б) изменение частоты контакта с источником инфекции вследствие изменения плотности популяций грызунов и особенностей их поведения. Интенсивность контактов определяется как частотой встреч грызунов между собой, так и между животными и источником инфекции во внешней среде (почва нор, субстрат гнезд), норы носителей, заселенные эктопаразитами.

Различная интенсивность межвидового контакта определяется неодинаковой активностью зверьков в разное время года, связанной с особенностями их годового цикла жизни. Это хорошо видно на примере больших песчанок, мало активных как в самое жаркое время, так и зимой (Калабухов, 1962).

Вторую группу факторов представляют сезонные изменения в условиях сохранения инфекции во внешней среде и в организме членистоногих переносчиков, в связи с сезонным изменением численности, активности и зараженности последних. Степень мас-

совости сохранения инфекции во внешней среде и в организме переносчиков связана в значительной степени с метеорологическими условиями.

Третья группа факторов, определяющих изменение интенсивности циркуляции инфекции как среди хранителей и переносчиков, связана с деятельностью человека.

По мнению В.В.Кучерука и Ю.А.Дубровского (1984), развитие эпизоотий различных инфекций по сезонам года определяется комбинациями четырех основных факторов. Это: 1) изменения подвижности млекопитающих и вероятности их контакта с источником заражения в связи с сезонными явлениями в жизни популяций (спаривание, расселение молодняка, переживание стихийных бедствий типа паводков и др.); 2) изменения численности млекопитающих-носителей, которые прямо или косвенно (через подвижность, физиологическое состояние, чувствительность особей) меняют вероятность заражения здоровых зверьков от источника инфекции; 3) изменения в численности и трофической активности эктопаразитов – переносчиков возбудителей; 4) изменения чувствительности млекопитающих к инфекции в связи с физиологическими перестройками в организме (это касается в основном грызунов, впадающих в спячку).

Особенности развития чумы по сезонам связаны с фенологией жизнедеятельности носителей и переносчиков, определяемой особенностями климата (Айкимбаев и др., 1987).

В литературе приводятся сведения, указывающие на сезонные изменения чувствительности грызунов. Так, например, изучая в эксперименте чувствительность к чуме обыкновенной полевки, Е.В.Юндин (1966) установил, что она колеблется по сезонам года: понижается летом (22% павших) и зимой (29% павших) и повышается весной (44%) и осенью (47% павших). Эта разница заметна в опытах как на взрослых, так и на молодых зверьках. В летний период от чумы пало 28% взрослых особей, в осенний 47%, а у молодых соответственно 17 и 31%.

По мнению К.И.Кондрашкиной и соавт. (1976) сезонная динамика чумного эпизоотического процесса в значительной мере основана на пойкилотермности блох.

Видимо, все факторы, которые определяют многолетнюю динамику активности очагов чумы, влияют и на сезонный ход эпизоотий.

1.4. Эпизоотии чумы в популяциях сурков

Эпизоотии чумы в популяциях серого сурка (*Marmota baibacina*). Серый сурок – основной носитель чумы в Тянь-Шаньском высокогорном очаге. Плотность поселений серого сурка, исключительно низка и характеризуется в среднем цифрами порядка 0,2-1,0 зверек на 1 га. Контакт в таких разреженных поселениях обеспечивается за счет высокой активности зверьков в летний период, сопровождающийся посещением большого

количества нор. Заражение сурков происходит исключительно в норах. В холодном климате высокогорья глубокие сурочьи норы сохраняют постоянно низкую температуру, без существенных сезонных колебаний, при постоянно высокой влажности. Этим объясняется длительный срок жизни и низкий уровень процессов у двух основных видов сурочьих блох – *Oropsylla silantiewi* и *Rhadinopsylla li ventricosa*. Прямыми наблюдениями установлена также способность сурочьих блох длительно сохранять блок преджелудка, особенно в холодное время года, благодаря чему их инфицирующая способность может поддерживаться в течение длительного времени.

В эксперименте блохи *O. silantiewi* сохраняли возбудителя 350 дней. Для блох *R. li ventricosa* характерна способность сохранять возбудителя в течение еще более продолжительного времени. Так, культуры чумы выделили от блох *R. li ventricosa* из двух необитаемых бутанов (где ранее погибли все сурки) через 415 и 417 дней после гибели хозяев.

При анализе возможного значения того или иного вида блох в эпизоотологии чумы в Тянь-Шаньском очаге следует учесть, что *R. li ventricosa*, как блоха гнезда, значительно дольше выдерживает голодание в случае гибели хозяина, чем блохи шерсти *O. silantiewi*, которые нуждаются в более частом кровососании. Если принять во внимание также, что миграция блох сурков на поверхность и по ходу нор, особенно в высокогорье, практически не имеет места, становится ясным, что основная роль в длительном сохранении чумной инфекции в горном очаге принадлежит блохам гнезда *R. li ventricosa*.

Таким образом, сурочья нора представляет собой своеобразный длительно существующий элементарный очаг чумной инфекции. Роль такого элементарного очага особенно отчетлива в балочных поселениях сурков (поселениях, вытянутых вдоль ущелий), для которых обычно характерно наличие направленной миграции зверьков к оптимальным местообитаниям. В таких случаях через норы непрерывно проходит медленный поток мигрантов, благодаря чему осуществляется заражение интактных грызунов и пополнение запаса инфицированных блох в норах.

Итак, течение эпизоотии в горном очаге очень своеобразно. В роли основного фактора эпизоотии выступает нора с ее относительно стабильным блошиным населением. Фактором пространственного распространения чумного микроба являются перемещающиеся по территории посещающие «инфицированные чумой» норы грызуны (а также в какой-то степени хищники, которые могут транспортировать зараженных блох грызунов). Индекс обилия блох на сурках в период острого течения эпизоотии обычно падает до минимума. Получается своеобразное положение, когда хранителями чумного

микроба фактически являются блохи, а распространителями его по территории – грызуны.

Характерная для сурочьего горного очага устойчивость механизмов переноса возбудителя чумы через межэпизоотические сезоны объясняется не только ролью блох. Возбудитель чумы может сохраняться в жизнеспособном состоянии также в организме сурка на протяжении всего периода его спячки. В связи с уменьшением чувствительности сурков в конце сезона их активной жизнедеятельности и резким понижением реактивности организма в течение спячки инфекционный процесс у зверьков, заразившихся чумой перед залеганием, не развивается. Весной, после пробуждения, у таких сурков может возникнуть острая генерализованная инфекция, благодаря чему осуществляется заражение блох.

В Тянь-Шаньском очаге находки других видов носителей, зараженных чумой, единичны. Главной причиной такого явления служит приуроченность сурочьих блох к очень своеобразным условиям существования в глубоких норах сурков, при отсутствии выраженной миграции эктопаразитов к поверхности, благодаря чему обмен блохами с многочисленными мелкими грызунами, преимущественно полевками, ничтожен. Исключение составляют только наземные хищники, главным образом из семейства куньих, которые посещают многочисленные сурочьи норы, подвергаются там нападению блох и могут способствовать широкому рассеиванию их по территории (Петров, Шмугтер, 1958).

Сезонный ход эпизоотии чумы в Тянь-Шаньском высокогорном очаге

По данным Д.И. Бибилова и соавт. (1973) в Кокпакском автономном очаге ежегодно наблюдался значительный разрыв в сроках между началом исследования на чуму серых сурков и датой обнаружения первого зараженного чумой зверька (от 27 до 76 дней в разные годы). В ранневесенний период возбудителя чумы не выявляли. Во второй половине мая и позже исследование сурков на чуму давало положительные результаты. Следовательно, эпизоотии чумы в популяции серых сурков ранней весной в течение 1,5-2-х месяцев после выхода грызунов из спячки отсутствуют. Этот вывод не исключает возможности находок единичных больных животных и ранней весной. В Тянь-Шаньском очаге известны редкие случаи выделения *Y. pestis* в апреле от блох, собранных из шерсти здоровых сурков или добытых из нор, до начала эпизоотии в популяции этих грызунов. Эти случаи можно рассматривать как результат сохранения возбудителя чумы в блохах от осени к весне следующего года.

Для сезонного хода эпизоотии в Тянь-Шаньском высокогорном очаге можно выделить три фазы - фазу накопления возбудителя чумы, фазу острой эпизоотии и фазу угасания эпизоотии.

Фаза накопления возбудителя чумы. В ранневесеннем периоде (первый месяц после выхода сурков из спячки) при высокой активности зверьков наблюдается весьма небольшой контакт их с нежилыми и летними норами из-за привязанности к зимним жилищам. Численность блох в шерсти животных и их физиологическая активность наиболее высоки сразу же после пробуждения сурков, когда у насекомых активизируются все жизненные процессы (генеративные, алиментарные), благоприятствующие размножению и накоплению возбудителя в грызунах и блохах. По мере переселения животных в летние норы они подвергаются нападению перезимовавших там блох. Повторные кровососания в это время стимулируют размножение возбудителя чумы в организме насекомых и увеличивают число «блокированных» блох в природе.

Зараженных зверьков в этот период почти нет, хотя можно было бы ожидать случаи генерализации болезни у особей, получивших возбудителя предыдущей осенью. Высокая устойчивость основной массы животных к возбудителю чумы в первое время после пробуждения обуславливает немногочисленность случаев острого инфекционного процесса, что, очевидно, объясняется, кроме того, недостаточно массивными заражающими дозами. Решающий перелом в темпе накопления возбудителя чумы наступает, когда появляются первые больные животные с сепсисом.

Фаза острой эпизоотии. Эта фаза развивается в весенне-летнем периоде, совпадающем с линькой сурков и расселением их по летним норам. Контакт зверьков в популяции высокий, температурные условия в летних норах благоприятствуют частому кровососанию и образованию блока преджелудка у большого числа блох. Правда, численность эктопаразитов в это время ниже, чем весной, ослаблена их физиологическая активность, однако здесь начинает сказываться предшествовавшая «активизация» жизненных процессов у этих насекомых в первом периоде, результатом которой, по-видимому, явилось увеличение числа «блокированных» блох. Поэтому даже при сниженной численности и активности этих паразитов обеспечивается рассеивание *Y. pestis* и обострение эпизоотии.

Зараженность зверьков непосредственно в местах протекания эпизоотии высока и достигает 10-20%, часто обнаруживаются трупы погибших от чумы сурков. Велико и относительное число зараженных блох в норах (десятки процентов). В середине этой фазы может происходить небольшое снижение интенсивности эпизоотии. Оно очень

кратковременно и неглубоко, а поэтому не заслуживает выделения в качестве самостоятельной фазы.

Фаза угасания эпизоотии. Эта фаза совпадает с позднелетним периодом жизни сурков, последним месяцем их активности и окончания линьки (август). Продолжению интенсивной эпизоотии препятствует резкое уменьшение подвижности животных из-за их сосредоточения вблизи зимних нор, а также возрастание сопротивляемости возбудителю чумы организма большинства сильно заживевших животных. Течение болезни характеризуется нередко стертыми формами и частыми случаями локализации возбудителя в лимфатических узлах и паренхиматозных органах. Однако в популяции всегда имеются отдельные особи, плохо подготовившиеся к зимней спячке, недостаточно упитанные и высокочувствительные к чуме. Часто такие животные склонны к постоянным перемещениям. Вероятно, они-то и составляют в последней фазе сезонного проявления эпизоотии тот «горючий материал», который обеспечивает продолжение затухающей эпизоотии непосредственно до залегания в спячку.

К этому времени приурочено повышение общей численности блох и некоторое увеличение их физиологической активности, что благоприятно для сохранения возбудителя до следующего эпизоотического сезона, так как способствует накоплению в норах молодых, более долговечных блох, получивших чумной микроб на последнем этапе эпизоотии. Однако повышение численности и активности блох не может обеспечить продолжения интенсивной эпизоотии в Среднеазиатских очагах поздним летом. Тормозящее воздействие других факторов (ослабление подвижности и улучшение физиологического состояния зверьков) оказывается более сильным и приводит к постепенному затуханию эпизоотии.

Сроки протекания эпизоотий и ее сезонные фазы в различных поясах гор несколько смещены. Так, пик эпизоотии в нижней части очага (лесо-лугово-степной пояс) приходится на начало июня, а в высокогорье - на третью декаду этого месяца. Соответственно сдвинуты также сроки начала и затухания эпизоотий, что легко объяснить высотными различиями сезонного ритма жизни сурков и их блох. Аналогичный сдвиг пика эпизоотии может происходить и в необычные по погодным условиям годы, например, при сочетании пониженных температур и повышенной влажности. В такой ситуации максимум культур чумы выделяли не в конце июня, а в середине июля.

Сохранение возбудителя чумы зимой. После того как экспериментально подтвердилось переживание зимы возбудителем чумы в организме сурков, стало ясно значение зимоспящих носителей в хранении *Y. pestis* от одного эпизоотийного сезона до другого. Роль блох в этом также бесспорна. Однако убедительные доказательства пре-

валирующего значения того или другого пути отсутствуют. В пользу преимущественного значения блох свидетельствуют многочисленность зараженных насекомых, остающихся в норах, и неоднократные находки ранней весной зараженных возбудителем чумы блох на фоне редкого обнаружения в природе инфицированных сурков. Факт возобновления эпизоотий только после начала расселения сурков в летние норы, когда они вступают в контакт с перезимовавшими в летних норах блохами, можно истолковать как подтверждение решающего значения блох для сохранения *Y. pestis* в зимнее время (Бибиков и др., 1973).

В Сарыджаском автономном очаге чумы проведены наблюдения (Шварц, Шиляев, 1963), позволяющие судить о значении летних нор серого сурка и обитающих в них блох для сохранения возбудителя чумы в зимний период. Летом 1961 г. протекала острая эпизоотия. Больные сурки с выраженной бактериемией обнаруживались до середины августа. Наличие остро болеющих зверьков, высокая подвижность сурков, интенсивный контакт с пустующими норами, высокая численность эктопаразитов привели к накоплению в природе значительного фонда зараженных блох. Так, во второй половине августа из гнезда необитаемой летней норы было собрано 12 *Oropsylla silantiewi* и 552 *Rhadinopsylla li ventricosa*. Зараженность возбудителем чумы *R. li ventricosa* составила около 42%, а *O. silantiewi* – около 67%. Осенью, после переселения сурков в зимние норы и практического прекращения острой эпизоотии, были выявлены два летних бутана с зараженными чумой блохами. В начале апреля, т.е., спустя почти 8 месяцев после обнаружения зараженных блох, из обоих бутанов были вновь добыты инфицированные *R. li ventricosa*. В период наблюдений бутаны сурками не посещались. В одном из добытых гнезд оказалось 247 живых блох старой генерации с остатками перевариваемой пищи в желудочно-кишечном тракте (79 *O. silantiewi* и 168 *R. li ventricosa*), бактериологическое исследование которых дало 16,1% зараженности первых и 84,5% зараженности вторых. Все выделенные весной штаммы *Y. pestis* обладали высокой вирулентностью.

Весной зараженные сурки не выявлены, несмотря на почти полный их вылов на эпизоотических участках. В то же время находки зараженных блох на сурках не являлись редкостью. Обнаружение инфицированных блох осенью, а затем весной следующего года в шерсти, норах и гнездах при отсутствии больных зверьков, возраст блох и степень переваривания пищи в их организме дают основание считать, что паразиты, заразившись летом, пронесли инфекцию до следующего активного периода жизни сурков. Количество таких блох в летних норах может быть значительным.

Значение перемещений сурков для эпизоотического контакта

1. Перемещения при смене летних и зимних нор ограничиваются обычно участком обитания семьи. Происходят они регулярно, охватывая большую часть населения, и играют основную роль в прокормлении блох в летних норах. Именно эти перемещения весьма существенны для обеспечения переноса инфекции через межэпизоотический зимний период, так как основной фонд блох, в том числе и зараженных, остается в летних норах. С этим хорошо согласуется начало сезона обострения эпизоотии чумы вслед за выселением зверьков из зимовочных нор в летние.

2. Кормовые перемещения. Массовый характер кормовых перемещений при неблагоприятных условиях погоды определяет первостепенное значение их для обострения эпизоотического процесса и пульсации напряженности эпизоотий.

3. Перемещения сурков, становящихся половозрелыми, охватывают лишь небольшую часть популяции (10-15%). Это частично ограничивает их эпизоотическую значимость. Однако высокая активность зверьков данной возрастной группы обуславливает наиболее высокую их зараженность возбудителем чумы. При расселении они выселяются за пределы семейного участка, посещают чужие норы, собирая на себя блох и растаскивая их по поселению.

4. Перемещения сурков в результате деятельности человека весьма разнообразны. Наиболее существенными из них являются перемещения, вызванные периодическим длительным беспокойством зверьков людьми и скотом на летних и осенних выпасах: они приводят к заметному повышению внутривнутрипопуляционного контакта. Расположение очагов сурочьей чумы (в том числе и место ряда особенно стойких микроочагов) нередко территориально совпадает с районами интенсивного отгонного животноводства. По-видимому, это не случайное совпадение явлений. Определенное значение имеет также усиление перемещений сурков при разрежении популяций неумеренным промыслом или истребительными мероприятиями. Происходящие при этом перегруппировки сурков сопровождаются в ряде случаев временным обострением эпизоотии чумы.

Рассмотренные варианты перемещений сурков, как правило, ограничиваются пределами целостных поселений и поэтому могут быть отнесены к типу внутривнутрипопуляционных. В большинстве случаев они происходят периодически, связаны с определенным сезоном года и имеют массовый характер.

5. Выселения сурков за пределы своих поселений не имеют массового характера. При таких выселениях сурки попадают в состав новой популяции или оказываются за пределами заселенной этими грызунами территории. Выселения одиночных сурков происходят не так уж редко. За их счет временами осуществляется связь между

отдельными участками очаговости в пределах автономных очагов чумы (Биби-ков, 1961).

Многолетняя динамика эпизоотической активности

Тянь-Шаньского высокогорного очага

При рассмотрении годовых изменений интенсивности эпизоотий чумы в группе Тянь-Шаньских высокогорных очагов сопоставляли число ежегодно выделявшихся от сурков штаммов чумного микроба на двух ландшафтных типах очаговой территории с погодными условиями в апреле-августе, т.е. в период наземной активности сурков. Выявилось сходство этих изменений во всех автономных очагах - Сарыджаском, Верхненарынском и Аксайском.

На территории с преобладанием сырых высокогорных лугов обострение эпизоотий чумы имело место в 1949-1954 и 1957-1959 гг. Лишь в общих чертах оно совпадало с периодами, отличавшимися обилием летних осадков и низкой температурой. Полного совпадения не было, так как напряженность чумных эпизоотий не является следствием только погодных условий. В теплые засушливые годы отмечалось некоторое снижение напряженности эпизоотий.

На территории, где господствуют высокогорный степной и пустынный ландшафты, резкое обострение чумных эпизоотий произошло в 1946-1948 гг., в период более или менее значительного дефицита осадков. Кроме того, эти годы были более теплыми. Засуха 1955 г. не вызвала обострения эпизоотий чумы в поясе сухих степей Тянь-Шаньского очага, так как к этому времени здесь было достигнуто глубокое снижение численности сурков, сопровождающееся прекращением или сильным снижением напряженности эпизоотий чумы на этой территории.

Эпизоотии чумы в популяциях красного сурка (*Marmota caudata*).

Эпизоотия чумы небольшой интенсивности в популяции красного сурка описана А.Ф.Лаврентьевым и соавт. (1961). Возбудитель выявлен от сурков и блох в Алайской долине на высоте свыше 3000 м. В конце июня - начале июля от красных сурков было выделено 7 культур возбудителя чумы. Зараженность зверьков составила 5,6%. От блох *Rhadinopsylla ventricosa* выделено 2 штамма *Y. pestis*.

Эпизоотические участки, как правило, были приурочены к субальпийскому и альпийскому поясам с относительно высокой плотностью заселенных красными сурками (в среднем 2,9 зверька на 1 га). Наиболее многочисленный вид блох сурков в очаге

Citellophilus lebedewi. Пик численности приходится на весну и начало лета. В июне индексы обилия блох в шерсти сурков составляют 2-3, иногда до 10-14 экземпляров.

Эпизоотии чумы в Алайском природном очаге в течении 24 лет обследований, проведенных с небольшими перерывами, выявлены в 1948, 1951, 1952, 1957, 1961, 1966 и в 1975-1979 гг.

Анализ наблюдений за эпизоотиями чумы позволил выявить ряд закономерностей (Рыскулов и др., 1985). Отчетливо выражена их сезонность, что характерно для всех сурочьих очагов. Период выявления зараженных чумой красных сурков в Алае значительно короче, чем серых сурков и тарбаганов (соответственно 80, 120, 150 дней), а кривая эпизоотии имеет один пик во второй половине июня. Крайние сроки обнаружения больных зверьков - 29 мая и 16 августа.

В развитии эпизоотий выделяют четыре фазы.

Первая фаза - от пробуждения сурков до начала межсезонных перегруппировок. На фоне высокой численности блох и их максимальной физиологической активности увеличивается число зараженных чумой особей и идет накопление возбудителя инфекции. Ограниченные перемещения зверьков в пределах семейных участков сдерживают разнос блох по территории. Развитие эпизоотии тормозится относительно высокой резистентностью сурков.

Вторая фаза совпадает с межсезонными перегруппировками сурков. Обмен особями между отдельными семьями, формирование новых семей способствуют рассеиванию микроба чумы по территории. В это время увеличивается контакт зверьков с ранее пустовавшими норами. Такие норы, посещаемые сурками из различных семейных группировок, выполняют роль «депо» обмена блохами. Происходит разнос инфекции из нор, где она была локализована зимой. Резистентность сурков снижается, что способствует развитию эпизоотии.

Третья фаза - обострение эпизоотического процесса (июнь-начало июля). Межсезонные перегруппировки закончены, контакт зверьков с нежилыми норами ослаблен, численность блох и их физиологическая активность минимальные. Компенсируется это высокой чувствительностью сурков к микробу и увеличением численности зараженных чумой блох.

Четвертая фаза - угасание эпизоотии со второй половины июля. Развитие ее ограничено снижением чувствительности сурков к возбудителю чумы, отмиранием заблокированных блох. У залегающих в спячку больных зверьков инфекционный процесс принимает латентную форму.

В зависимости от условий внешней среды, выступающих в роли провоцирующего фактора, отмечены годовые различия интенсивности эпизоотий. Отклонения погоды от многолетней нормы отражаются на состоянии растительного покрова – кормовой базы сурков, что нарушает их активность и подвижность.

Эпизоотии выявлены в течение 11 лет, из которых 5 раз они протекали на фоне засух. Характерными были 1961 и 1976 гг., когда температура воздуха и осадки за первые пять месяцев теплого периода достигали наибольших отклонений от средних многолетних показателей. В 1961 г. зараженность сурков составляла 0,6%, а их блох 0,12%, в 1976 г. соответственно 2,7% и 0,11%. В эти годы изолировано в очаге 50% штаммов *Y. pestis*.

В холодные годы с избытком влаги также имели место обострения эпизоотий. В 1957 и 1966 гг. зараженность сурков и их блох соответственно составила 1,1% и 0,07%, 0,6% и 0,02%. Чем значительнее отклонения погоды в экстремальные годы, тем более напряженно протекает эпизоотия чумы в популяции красных сурков. В обычные по условиям погоды 1978 и 1979 гг. эпизоотии протекали вяло, зараженные сурки составили 0,22%, а блохи - 0,04%.

Ландшафтно-экологическая неоднородность Алайского очага создает различные условия для сурков и обуславливает степень активности эпизоотий чумы. В оптимальных для сурков местообитаниях выделено всего 5% штаммов микроба чумы, в пессимальных местообитаниях - 32% и в местообитаниях с промежуточными условиями - 63% штаммов.

Многолетними наблюдениями не удавалось обнаружить зараженных чумой сурков и их блох в одних и тех же норах. На следующий год или через несколько лет после эпизоотии зараженными оказывались уже другие норы, расположенные в сотнях метров или удаленные на несколько километров от прежних эпизоотических точек. Однако норы, в которых обнаруживались больные чумой сурки, сосредоточены на определенных небольших участках, в отдельных урочищах, бассейнах небольших рек, занятых сравнительно обособленными поселениями сурков. Следовательно, основу пространственной структуры Алайского очага составляют микроочаги. Выделено 7 микроочагов, которые изолированы естественными физическими преградами, прежде всего горными реками. В четырех микроочагах эпизоотии выявляли чаще и протекали они с высокой интенсивностью; обнаруживали трупы погибших от чумы сурков. В трех других микроочагах эпизоотии выявляли реже, интенсивность их была невысока.

Эпизоотии чумы развивались на фоне более высокой численности блох в первой группе микроочагов. Здесь среднелетний индекс обилия эктопаразитов на сурках со-

ставлял 7,1 (пределы 1,9-14,4), во второй - 1,5 (пределы 1,0-8,1). В межэпизоотический период этот показатель соответственно составлял 2,6 (пределы 1,1-7,6) и 1,4 (пределы 0,9-2,1).

Эпизоотии чумы в популяциях тарбагана (*Marmota sibirica*).

По количеству и интенсивности эпизоотий чумы Хангай стоит на первом месте среди других энзоотических по этой инфекции территорий Монголии.

В 1944 г. (сомон Хуре-Марал) летом была обнаружена эпизоотия чумы. С особой интенсивностью она протекала в пади Убур-Джерголант. Гибель тарбаганов к осени дошла здесь до 75%. Трупы их в большом количестве находили на поверхности земли и в норах. Эпизоотия развивалась на фоне высокой плотности тарбаганов в 4 жилых бутана (семейная нора) на гектар.

В 1945 г. в Хангае количество эпизоотических пунктов резко возросло. В Баян-Хонгорском аймаке, в 9 неблагополучных местностях, было зарегистрировано 11 эпизоотических участков и в Западном аймаке - 8. На территории аймака было зарегистрировано 5 интенсивных эпизоотий, сопровождавшихся массовым вымиранием тарбаганов.

Таким образом, 1945 год, последовавший за годом самой сильной засухи, отличался высокой интенсивностью эпизоотий чумы. В описываемый год, на многих эпизоотических участках отмечали очень высокую численность монгольских пищух, длиннохвостых сусликов (от 24 до 36 особей на 1 га) и полевок Брандта (20-30 жилых колоний на 1 га). В пади Убур-Тэль-Мандал сомона при средней зараженности чумой тарбаганов в 3%, инфицированность сусликов достигала 1,6%. В Цаган-Хайран сомоне при зараженности чумой тарбаганов в 14%, доля инфицированных длиннохвостых сусликов составляла 9%. В остальных эпизоотических точках было выделено по 2 культуры чумы от длиннохвостых сусликов, монгольских и даурских пищух. В то же время количество штаммов, полученных здесь же от тарбаганов, превышало сто.

На северо-востоке Монголии больных чумой тарбаганов обнаруживали с мая по сентябрь. Пик эпизоотии приходился на вторую половину лета и осень (65% выделенных культур), что объясняется активизацией очага в это время за счет повышения численности блох (Липаев, 1959).

В системе хребтов Монгольского и Гобийского Алтая и южных склонов Хангайя эпизоотический сезон охватывает 8 месяцев (апрель-ноябрь). Кривая сезонного хода эпизоотии имеет две четкие вершины. По сравнению с другими сурочьими очагами эпизоотии здесь наиболее интенсивны, они нередко захватывают значительные площади и сопровождаются заметным падежом зверьков. Участки, заселенные сурка-

ми, приурочены к горно-степному и альпийскому поясам отдельных хребтов и разделены значительными пространствами пустыни (Некипелов, 1959; Кучерук, 1960).

На южных склонах Хангая и Хэнтэя за 25 лет (1928-1953) установлены 234 чумные эпизоотии на грызунах, которые в подавляющем большинстве протекали среди тарбаганов. Одновременно на тарбаганах и длиннохвостых сусликах эпизоотии были зарегистрированы в 27 случаях, причем на длиннохвостых сусликах только 2 раза, в 1952 и 1953 гг.

За описываемый период бактериологически исследовали 37900 тарбаганов и 29226 сусликов. Зараженность чумой тарбаганов составила 0,39%, длиннохвостых сусликов - 0,23% (Барков, 1959).

В Хентейском аймаке культуры чумы выделяли преимущественно от тарбаганов. Лишь по одному штамму получено от длиннохвостого суслика и даурской пищухи. Зараженность тарбаганов чумой колебалась от 0,5 до 3%. В описываемом районе, несмотря на значительные плотности тарбаганов (по данным 40-х-50-х годов XX столетия) и индексы блох на этих грызунах, мало отличающиеся от индексов в других очагах, число эпизоотий, выявленных здесь в течение года, редко превышает 1-2. Они наблюдаются далеко не каждый год, и количество обнаруженных в это время грызунов, зараженных чумой, обычно ограничивается несколькими особями (Некипелов, 1959).

В сурочьих очагах северо-восточного Тибета основной носитель - **гималайский сурок (*M. himalayana*)**, а основные переносчики - *C. dolabris*, *O. silantiewi*, *Rh. li ventricosa* эпизоотии наблюдаются с мая по сентябрь, трупы погибших от чумы сурков обнаруживают регулярно.

1.5. Эпизоотии чумы в популяциях сусликов

Эпизоотии чумы в популяциях малого суслика (*Spermophilus pygmaeus*)

Одно из первых обобщений по эпизоотологии чумы в сусликовом очаге (Прикаспийском Северо-Западном) принадлежит И.С.Тинкеру (1940).

Развитие эпизоотий чумы в популяциях малого суслика осуществляется соответственно с периодами жизни (фенологией) этих грызунов.

При точном сопоставлении дат начала весеннего пробуждения сусликов и времени вылова среди них первого чумного зверька по данным за 9 сезонов эпизоотологического обследования начало эпизоотий приходилось на 45-й, 55-й, 63-й, 66-й, 68-й, 69-й, 73-й, 75-й и 78-й дни после пробуждения сусликов. Далее И.С.Тинкер пишет, что в годы широко распространенной эпизоотии без особых затруднений вслед за первой эпизоотической точкой можно было установить новые чумные пункты. Одновременность

возникновения чумных эпизоотий подтверждается незначительным расхождением дат обнаружения первых чумных сусликов в различных местах очага несколькими лабораториями.

Сопоставление дат установления начала сусликовой эпизоотии в очаге по годам показывает, что эти даты из года в год не совпадают и в описываемый период (Тинкер, 1940) наибольший диапазон между датами установленных эпизоотий определяется в полтора месяца. Закономерность, подмеченная Н.И.Калабуховым (1929) в отношении зависимости начала сусликовых эпизоотий от периода расселения молодняка, полностью подтвердилась и по данным И.С.Тинкера (1940).

Наиболее раннее по времени начало эпизоотии было зарегистрировано 29 апреля, и в том же году был отмечен наиболее ранний выход сусликов из зимней спячки – 5 марта. Самая поздняя дата начала эпизоотии установлена 13 июня. В том же году пробуждение сусликов имело место 5 апреля. Сроки же просыпания сусликов полностью зависят от метеорологических условий весны. Следовательно, при позднем наступлении весеннего потепления соответственно происходит поздний выход сусликов на поверхность земли и отодвигаются все периоды жизнедеятельности сусликов вплоть до расселения молодняка. И так как промежуток времени от пробуждения до начала расселения молодняка равен, примерно, 50-55 дням, а наступление начала эпизоотии происходит в среднем на 65-й день (45-76 дней), то становится очевидным, что начало эпизоотии совпадает с периодом начавшегося или уже достаточно интенсивного расселения молодняка. В весенний период имеют место латентные и хронические формы чумы, обуславливающие длительное течение болезни у сусликов.

Находки последних чумных сусликов не совпадают со временем их полного залегания в спячку. Так, в разные годы последние инфицированные суслики были обнаружены в период от 13 июня по 22 июля, тогда как после этого молодняк еще находился на поверхности и встречались одиночные бодрствующие взрослые самки.

Интенсивность эпизоотий в популяциях малого суслика в разные годы не одинакова. Начало интенсивного течения эпизоотии обычно совпадает закономерно с началом периода массового расселения молодых сусликов из зимовочных нор (молодые зверьки самостоятельно не роют новые убежища, а предпочитают заселять старые норы). При наблюдениях в природе за началом эпизоотии создается впечатление внезапности ее возникновения и взрыва массового, одномоментного заражения сусликов.

Степень накопления инфекционности очага в предэпизоотической фазе идет по линии увеличения количества резервуаров инфекции (сусликов) и повышения вирулентности возбудителя. Как самостоятельный фактор, играющий далеко не маловаж-

ную роль, следует расценивать переносчиков чумы – блох. Численность блох к периоду начала интенсивной эпизоотии, как в гнездах, так и в шерсти сусликов, достаточно высока. Следовательно, возможность передачи инфекции через блох будет зависеть от условий, определяющих частоту смены хозяина. Как раз период начала эпизоотии является наиболее благоприятным, когда благодаря экологическим особенностям сусликов обмен паразитами между ними осуществляется особенно интенсивно.

В годы слабо протекающей эпизоотии встречаются исключительно или преимущественно бубонные формы чумы у сусликов. В годы интенсивного течения эпизоотии преобладают септические формы обычно в первую половину ее течения, затем сменяются постепенно бубонными формами, давая в конце эпизоотии только бубонную чуму. Очень редко встречается первичная легочная форма чумы. Обращает на себя внимание одновременное присутствие множественных первичных бубонов, как-то: двусторонних паховых и бедренных, а также нередко сочетание пахового с подчелюстным и другие варианты.

Наличие двусторонних паховых и бедренных бубонов, а также комбинации множественных бубонов в разных областях, могут быть объяснены одновременным заражением сусликов инфицированными блохами, концентрирующимися на разных частях тела зверьков.

Встречались вторичные осложнения в легком, кишечнике и других органах.

Большое количество септических форм чумы у сусликов в начале эпизоотии может быть объяснено как высоким уровнем инфекционной чувствительности зверьков, так и высокой вирулентностью возбудителя чумы в этот период. В весенний период также имеют место латентные и хронические формы чумы, обуславливающие длительное течение болезни у сусликов (Тинкер, 1940).

Как уже упоминалось, эпизоотии чумы в популяциях малых сусликов развиваются только в весенне-летний сезон, так как уже в июле-августе зверьки впадают в летнюю спячку переходящую затем в зимнюю. Характерно наличие двух периодов регистрации зараженных животных. Первый – ранневесенний (март-апрель) начинается вскоре после пробуждения зверьков в период гона; второй – летний (май-июнь), совпадает с расселением молодняка. Ранневесенние эпизоотии выявляются редко и отличаются низкой интенсивностью. В большинстве случаев обнаруживают одиночных инфицированных зверьков или блох (Калабухов, 1929; Попов, 1991; Солдаткин и др., 1994).

Для суждения о сезонной динамике эпизоотической активности природных очагов чумы Северного Прикаспия использовали (Солдаткин и др., 1994) результаты бактериологического и серологического исследований носителей и переносчиков, отлов-

ленных на пунктах («точках»), на которых за описываемый период хотя бы однажды регистрировали зараженных чумой животных.

Основные черты сезонного хода эпизоотий соответствовали наблюдаемым ранее (широкое распространение и высокая интенсивность летних и редкость ранневесенних эпизоотий). Так, за три года эпизоотологического обследования в апреле – первой декаде мая выявляли от 1 до 5 проб с положительным результатом, в период же с 20 мая до залегания сусликов в спячку инфицированных зверьков и эктопаразитов обнаружили 379 раз на 186 участках. Доля положительных проб, постепенно увеличиваясь, достигла максимума в третьей декаде июня (табл.2).

Очень быстрый подъем активности очагов во второй половине мая – явление типичное для сусликовых очагов.

Таблица 2
Результаты эпизоотологического обследования Волго-Уральского
очага в 1978-1989 гг.

Месяц	Исследовано проб		Средний размер пробы		
	всего	с чумными животными	малых сусликов	блох из шерсти	блох из нор
Апрель	16	-	31	120	15
	102	3	33	133	21
	113	-	31	117	45
Май	64	1	33	96	33
	140	6	28	42	22
	198	27	38	36	24
Июнь	175	27	30	33	28
	252	44	28	36	14
	288	64	24	34	19
Июль	198	36	24	31	15
	96	14	20	21	9
	32	5	12	13	10

Острые эпизоотии чумы в поселениях малого суслика протекают в течение короткого периода – от выхода молодых сусликов на поверхность до конца их расселения. В этот период «инфекциозность» территории может резко возрастать, что способствует разносу инфекции в новые места.

Быстрая гибель блох после залегания сусликов в спячку и редкость переноса чумной инфекции сусликами через этот сезон способствуют быстрому очищению зараженной территории. Только при разлитых эпизоотиях могут возникнуть условия, содействующие переносу чумной инфекции через зимний период.

Быстрое очищение территории от чумы связано также с уменьшением численности сусликов в результате острой эпизоотии, а также в связи с накоплением среди них иммунной прослойки. Этим объясняется, что даже при переносе инфекции через

зимний период на следующий год, если и могут возникнуть острые эпизоотии, то прежние условия для массового заражения блох не могут сохраниться. На небольших участках, заселенных сусликами, и при их низкой численности нет условий для массового заражения блох и переноса чумной инфекции через зимний период.

Длительному сохранению чумной инфекции, а также легкому ее переносу через зимний период способствует наличие совместных поселений сусликов и песчанок, либо сусликов и тушканчиков (залегających в спячку на короткий период). Эти грызуны обеспечивают питание блох и сохранение в них чумной инфекции в период спячки сусликов, а также после пробуждения последних до выхода молодняка на поверхность (Петров, Шмугер, 1958).

Характерна малая частота возникновения эпизоотий среди сусликов в ранневесенний период, когда в изучаемых природных очагах (Северо-Западный Прикаспий) сусликового типа наблюдается сезонный максимум численности блох. При этом установлено, что ранневесенние эпизоотии выявляются только на участках, где в предшествующем году регистрировали зараженных чумой грызунов и блох, причем далеко не во всех случаях. Эпизоотии в этот период отличаются малой интенсивностью и редко регистрируются. Летние эпизоотии, начало которых четко связано с периодом расселения молодняка малого суслика, напротив, характеризуются высокой интенсивностью. При этом повторяемость летних эпизоотий на одних и тех же участках в течение 1-2 лет составляет 66 %; 3-4 года - 26%; 5-7 лет - 8 %. Причем на одних участках повторные проявления чумы зарегистрированы на протяжении нескольких лет подряд, а на других - с перерывами (интервалы между проявлениями чумы на таких участках нередко составляют 2-7 лет).

Проявления эпизоотической активности природных очагов сусликового типа носит циклический характер. Причем наступление последнего периода высокой эпизоотической активности природных очагов чумы сусликового типа Северного и Северо-Западного Прикаспия произошло после длительных 25-36-летних межэпизоотических периодов.

По данным Г.А.Медзыховского и соавт. (2001) в Зауральском степном очаге в период с 1913 по 2000 гг. эпизоотии в популяциях малого суслика регистрировали в общей сложности на протяжении 32 лет. В большинстве случаев (55,5%) их продолжительность не превышала 1 года. Вместе с тем, имели место и более длительные проявления эпизоотического процесса – от 3-5 до 16 лет подряд. Длительность межэпизоотических периодов варьировала от 1-3 до 19 лет.

Таким образом, проявления чумы в этом очаге имеют выраженную цикличность. В целом здесь можно выделить 9 циклов разной степени продолжительности и экстенсивности. Данные картографирования показали, что общий контур этих проявлений охватывает обширную территорию площадью около 3 млн. га. Внутри этого контура проявления чумы носили крайне неравномерный характер. Во-первых, нужно отметить, что даже при формализованном методе подсчета, площадь всех эпизоотических секторов (сектор – участок 10x10 км) составляла около 1,7 млн. га, т.е. внутри эпизоотического контура крупные массивы территории (1,3 млн. га) свободны от чумы. Во-вторых, обращает на себя внимание, что в большинстве случаев эпизоотические сектора концентрируются отдельными группами, образуя довольно крупные участки, удаленные друг от друга на десятки километров. В-третьих, эти участки состоят из секторов с разной эпизоотической активностью. В отдельных из них эпизоотии неоднократно повторялись в разные циклы, в других они протекали от 2-3 до 4-13 лет подряд, или регистрировались однажды. В-четвертых, наряду с крупными эпизоотическими участками, имели место локальные, чаще краткосрочные проявления в виде отдельных «выплесков», хронологически совпадающих с пиком эпизоотической активности.

Установлен факт синхронного изменения эпизоотической активности всей группы автономных, географически разобщенных между собой Прикаспийских природных очагов сусликового типа. При этом выявлено совпадение не только сроков их активизации, но и наступления длительных межэпизоотических периодов.

Результаты исследований пространственной структуры эпизоотий в поселениях малых сусликов (Попов, 1991; Попов и др., 1994) показали дискретность проявлений эпизоотического процесса. Во всех случаях эпизоотические участки невелики и приурочены к различным понижениям рельефа с мезофильной растительностью. Чаще всего понижения расположены одно от другого на 2-5 км. В мозаичном ландшафте понижения чередуются с микроплакорами; в этом случае участки с чумными животными могут располагаться довольно близко, так что создается впечатление сплошного поля эпизоотии.

Выявлено отсутствие заметной группировки зараженных нор. На участках, где проявления чумы зарегистрированы впервые, основным структурным элементом эпизоотии чумы являются единичные норы, из которых добыты зараженные животные (суслики, блохи). Причем наиболее важной характеристикой пространственной структуры эпизоотий является равномерность распределения положительных результатов и высокая их плотность, что полностью подтверждает представления об одновременном множественном появлении зараженных животных на всей площади эпизоотических

участков. Однако, в ряде случаев, в связи с особенностями мезорельефа, существуют места, где плотность размещения зараженных сусликов была особенно высокой.

Эпизоотии второго (и более) года, как и вновь возникшие, не имели выраженной пространственной структуры в виде группировок нор с зараженными и переболевшими сусликами, что подтверждает автономный характер их возникновения и развития.

Естественно, что в мозаичных поселениях, эпизоотии не образуют сплошного «поля», а состоят из отдельных участков. При этом эпизоотические участки могут встречаться на местности как по одиночке, так и группами. В последнем случае расстояние между ними может составлять от сотен метров до нескольких километров. Многочисленны также находки единично зараженных зверьков.

Эпизоотии чумы в популяциях горного суслика (*Spermophilus musicus*).

Поселения горного суслика занимают среднегорный и высокогорный пояса Центрального Кавказа на высотах от 1150 до 3000 м над.ур.м.

Не испытывая угнетающего влияния летних засух, горные суслики не впадают в летнюю спячку. Поэтому сроки их активной жизнедеятельности сравнительно продолжительны, порядка 6-7 месяцев. Это определяет особенности сезонной динамики чумного эпизоотического процесса. Зараженные чумой зверьки встречаются в течение всего периода активной жизнедеятельности сусликов. При этом интенсивный показатель их зараженности заметно варьирует (табл.3).

Таблица 3
Сезонная динамика зараженности чумой горных сусликов и их блох
за 8-летний период

Месяцы	Суслики			Блохи		
	исследовано	выделено штаммов		исследовано (тыс.экз.)	выделено штаммов	
		абс.	на 10 тыс. исследованных		абс.	на 10 тыс. исследованных
Апрель	3379	3	9,0	180,3	148	8,0
Май	9574	13	13,4	193,4	271	14,0
Июнь	22591	38	16,8	347,0	401	11,5
Июль	23670	82	34,6	517,4	531	10,3
Август	15852	113	71,0	366,2	569	15,5
Сентябрь	3036	15	50,0	85,9	153	17,8

Он минимальный в апреле, достигает максимума в августе-сентябре. Так же в течение всего теплого времени года (апрель-сентябрь) обнаруживаются многочисленные зараженные чумой блохи.

Необходимо подчеркнуть, что истинная зараженность сусликов и блох (основные переносчики – *Citellophyllus tesquorum* и *Neopsylla setosa*) существенно выше той, которая показана в таблице. Подавляющее большинство носителей и переносчиков ис-

следованы в групповых посевах, что неизбежно приводит к занижению количественных показателей зараженности.

Итак, в отличие от других видов сусликов, залегающих и в летнюю спячку (на пример, малых), у горных сусликов эпизоотии чумы протекают в течение всего активного периода жизнедеятельности (6-7 месяцев) и наибольшего развития они достигают к августу, когда завершается расселение сеголеток.

Многолетняя динамика чумного эпизоотического процесса у горных сусликов так же имеет хорошо выраженные особенности. Прежде всего, это ежегодное развитие эпизоотий с момента открытия очага в 1971 году (индекс эпизоотичности 1,0) и, следовательно, отсутствие продолжительных (годы) межэпизоотических периодов. Это вторая особенность эпизоотического процесса у горных сусликов.

Характерной третьей особенностью чумного эпизоотического процесса у горных сусликов является его привязанность к определенным поселениям или группам поселений (Найден, Петров, 1983). Впрочем, такое явление характерно практически для всех высокогорных очагов чумы независимо от видов носителей.

Наиболее крупные эпизоотические участки зарегистрированы в высокогорном поясе на субальпийских и альпийских лугах на высотах более 2000 м. Однако выявляются участки площадью от 1 до 5 га. В пределах пояса горных степей (1100-2000 м) эпизоотии чумы носят более локальный характер. Общая эпизоотическая площадь составляет около 4000 тыс. га – 86% от всей очаговой территории. На высотах 3000-3500 м эпизоотии чумы протекают при относительно низкой численности носителя - 5-10 особей на 1 га (в среднегорье последняя составляет 25-30 зверьков на 1 га) и численности переносчиков 30-40 блох на 1 нору. В высокогорьях эпизоотии начинаются в первых числах июня и заканчиваются в сентябре, в период залегания суслика в спячку (Вагнер и др.,1990; Природные очаги...,2004).

Наблюдения за развитием эпизоотии чумы на участке стойкой очаговости в Приэльбрусье 1973-1979 гг. показали (Дятлов и др.,1981), что в каждый момент один зараженный горный суслик приходился в среднем на 400 здоровых зверьков, проживающих на площади 5-10 га. На участке в 11,8 га зарегистрирована 6161 нора сусликов. В пяти из них (0,08%) были заражены блохи – одна нора с зараженными блохами на 2,3 га (с зараженными *C. tesquorum* – на 3 га). В течение всего периода наблюдений серологическим исследованиям подвергнуто 534 суслика, из которых 72 оказались серопозитивными (13,4%), с колебаниями – 5,4% в июне 1973 г. (исследовано 204 суслика) и 60,5% в июле 1975 г. (исследовано 43 суслика).

Цитированные специалисты отмечают вялое течение эпизоотического процесса все годы наблюдения. В качестве одной из причин этого можно предполагать высокий процент резистентных особей в популяции. Это представление обосновывается другим наблюдением на аналогичном участке стойкой очаговости, где горных сусликов заражали штаммом чумы в дозе 10^7 м.к. В течение 10 суток после заражения 41% зверьков оказались устойчивыми к чуме. Вместе с тем, чума стойко сохраняется в микроочаге в одиночных и разрозненных по территории зараженных блохах. По-видимому, зараженные блохи длительное время сохраняются в норах. Эпизоотический процесс характеризуется спорадическими одиночными заболеваниями чувствительных зверьков с большим разрывом во времени между отдельными заражениями.

Анализ многолетних данных о выделенных культурах *Y. pestis*, результатов серологического исследования горных сусликов в разных частях Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы показал, что в восточной части сезонность проявлений эпизоотии представлена двухвершинной кривой (апрель, июнь). В западной части сезонная активность эпизоотического процесса характеризуется одновершинной кривой с пиком в июле-августе. Из результатов серологического исследования следует, что в восточной части механизм трансмиссивной передачи запускается не сразу по выходу сусликов из зимней спячки: с одинаковой интенсивностью возбудитель чумы передается как животным, имевшим контакт с чумной инфекцией раньше, так и интактным сусликам. Кривые, характеризующие динамику выделения штаммов *Y. pestis* и частоты встречаемости серопозитивных сусликов с высокими и низкими титрами, имеют одинаковые тенденции. В западной части очага динамика антителообразования (только в низких титрах) соответствует эпизоотической активности и начиная с середины мая. Из зимней спячки выходит около 13 % сусликов, контактировавших в прошлом сезоне с чумной инфекцией. В течение месяца их доля снижается до 4 % с одновременным появлением животных с высокими титрами, т.е. кривые находятся в противофазе, что не может быть объяснено реализацией трансмиссивного механизма передачи чумного микроба. Наиболее вероятным в данном случае объяснением является генерализация инфекции у перезимовавших сусликов, которые были инфицированы непосредственно перед залеганием в зимнюю спячку (Евченко и др., 2010).

Обобщающий анализ эпизоотической активности Центрально-Кавказского очага проведен А.Н.Куличенко и соавт. (2011). В условиях Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы воздействие факторов природного и антропогенного характера определило устойчивую тенденцию к снижению эпизоотической активности. Данный очаг с момента открытия в 1971 г. до начала XXI века считался наиболее ак-

тивным из всех природных очагов Российской Федерации, но за последние два десятилетия его эпизоотическая активность значительно снизилась.

За все время наблюдения за Центрально-Кавказским природным очагом чумы (1971 – 2010 гг.), было выделено 5552 штамма *Y. pestis*. В западной части очага изолированы 3189 (57,4 %) культур возбудителя чумы, в восточной части – 2363 (42,6 %).

Эпизоотическая активность природного очага, выражаемая количеством выделенных штаммов, в разные периоды наблюдения за ним имеет определенные особенности. На фоне общей тенденции снижения эпизоотической активности (рис. 1) представляется возможным выделить три периода активности очага: первый – 1971 -1981, второй – 1982 – 2000, третий - 2001 - 2010 годы.

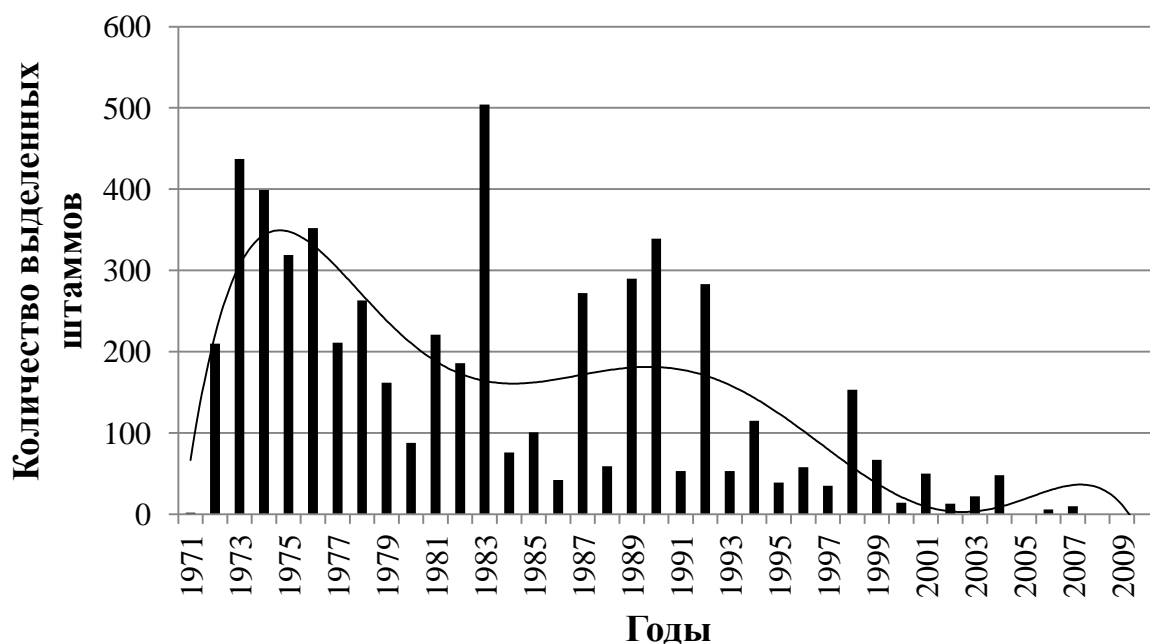


Рис. 1. Количество штаммов чумного микроба, выделенных в Центрально-Кавказском высокогорном природном очаге чумы в течение всего времени наблюдения

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.

Второй период обнаружил тенденцию к снижению эпизоотической активности природного очага, в связи с проведением крупномасштабных мероприятий по регулированию численности основных носителей и переносчиков чумы.

Третий период ознаменовался мощным воздействием факторов природного и антропогенного характера, в результате чего произошло и продолжается снижение эпизоотической активности очага.

В первый период выделено 2664 штамма *Y. pestis* или 48 % от числа штаммов, изолированных в очаге за весь период наблюдения, во второй – 1869 (33,7 %), в третий

– 1009 (18,3 %). Ежегодно в первый период выделяли в среднем $266,2 \pm 34,61$, во второй период – $144,16 \pm 30,64$ и в третий – $14,9 \pm 6,12$ штаммов чумного микроба.

Эпизоотии чумы в популяциях длиннохвостого суслика (*Spermophilus undulatus*).

На территории Монголии в сезонном аспекте главнейшим фактором, стимулирующим течение эпизоотии среди длиннохвостых сусликов, несомненно, является расселение молодняка, обычно происходящее в юго-западном Хангае со второй половины июня. Так, если в первой половине июня в выловах встречается 3,4% молодых зверьков, то во второй уже 26,6%. Молодые суслики в силу своей многочисленности и подвижности, а также склонности проникать в норы (в том числе и тарбаганов), являются существенным звеном в цепи внутривидовых и межвидовых контактов. В течение двух лет эпизоотии чумы развивались при численности длиннохвостых сусликов около 37 зверьков на 1 га (Лётов, 1960).

Длиннохвостый суслик - основной носитель чумы в Тувинском горном очаге. Места регулярных эпизоотических проявлений совпадают с участками повышенной численности основного переносчика – *C. tesquorum*. Эта блоха является не только основным переносчиком чумы в очаге, но и единственным хранителем возбудителя (Вержуцкий, 2005).

Сезонные изменения интенсивности эпизоотического процесса в популяциях длиннохвостого суслика связаны с периодическими явлениями в жизни этого зверька. Активная стадия эпизоотического процесса в Тувинском очаге начинается после зимней спячки и появления суслика на поверхности. В конце апреля начале мая у этого зверька начинается гон и спаривание, что приводит к возрастанию подвижности и контактов. Самые ранние находки возбудителя чумы в Туве отмечены в третьей декаде мая. В середине июля, в период расселения молодых сусликов, эпизоотический процесс обостряется. В августе, когда заканчивается расселение молодняка, а миграции зверьков ограничиваются поисками корма, эпизоотия идет на убыль и затухает в период залегания сусликов в спячку. За 10-летний период в третьей декаде сентября выделена лишь одна культура чумы от блохи *C. tesquorum*, взятой из входа в нору длиннохвостого суслика (Устюжина и др., 1975).

Численность суслика в очаге довольно велика (средняя плотность 5-10, максимальная до 40 особей на 1 га) и устойчива (Равдоникас, 1985).

Очаг с высокой эпизоотической активностью (индекс эпизоотичности - 0,78). Для энзоотии чумы здесь характерны мелкоочаговые проявления. Эпизоотический процесс протекает вяло. Достаточно хорошо выражены участки стойкого сохранения возбудителя чумы в поселениях длиннохвостого суслика в поясе горных степей. Локальные се-

зонные эпизоотии развиваются на небольших участках площадью от нескольких десятков до сотен га. Зверьки болеют чумой остро, интенсивная бактериемия наблюдается в течение достаточно длительного периода времени (Тарасова, Иннокентьева, 1975). Эпизоотии начинаются с конца мая и активизируются в период расселения молодых сусликов в июле-августе, затухая в сентябре. В октябре заканчивается залегание в спячку длиннохвостого суслика, а вместе с этим резко сокращается численность основного переносчика (*C. tesquorum*).

Роль второстепенных носителей невелика. Культуры чумы выделяли от монгольской и даурской пищух, от тарбагана, от плоскочерепной и узкочерепной полевок, от тушканчика-прыгуна и их блох, от иксодовых и гамазовых клещей. Интересно, что в разные периоды несколько десятков культур было изолировано от вшей, снятых с длиннохвостого суслика. Численность грызунов и эктопаразитов, на фоне которых возникают и развиваются эпизоотии, высокая. Стойкие микроочажки чумы приурочены к местам повышенного увлажнения. Популяции длиннохвостых сусликов отличаются разнородностью по чувствительности особей к чуме. Их резистентность изменяется по сезонам года - летом она заметно падает (Голубинский и др., 1987).

Особенности многолетней динамики эпизоотий в популяции длиннохвостого суслика хорошо прослежена на территории Каргинского участка очаговости (Вержуцкий, 2003). Эпизоотии здесь регистрировали почти ежегодно. Всего за 1964-2001 гг. изолировано 847 штаммов возбудителя чумы. Динамика эпизоотического процесса по интенсивности протекания эпизоотий и их пространственному распространению характеризовалась неравнозначными периодами. В 1964-1968 гг. отмечали высокую эпизоотическую активность участка. Изолировано 421 культура *Y. pestis*. Эпизоотии охватили 12 секторов (участки 10x10 км) первичных районов на общей площади 50 тыс. га. Второй период в динамике эпизоотического процесса в пределах Каргинского участка очаговости приходится на 1969-1991 гг. Эпизоотическая активность участка резко снизилась в связи с проведением истребительных мероприятий против носителей и переносчиков. За 23 года изолировано всего 206 штаммов *Y. pestis*. Характерной чертой этого периода было микроочаговое течение эпизоотий. Площадь микроочагов составляла от нескольких десятков до нескольких сотен га. Третий период (1992-1994 гг.) отличался высокой степенью эпизоотической активности участка на фоне повсеместного восстановления численности блох после ранее проведенной дезинсекции. Было изолировано 148 культур возбудителя.

В Каргинском мезоочаге Тувинского очага начало активизации эпизоотического процесса приходится на июль и совпадает по времени с моментом среднемноголетнего

начала расселения молодняка длиннохвостого суслика. В этот период увеличивается активность молодых зверьков по поиску свободных нор, которые зачастую заселены инфицированными чумой эктопаразитами. С этим природным явлением непосредственным образом связано резкое возрастание интенсивности эпизоотий в Каргинском мезоочаге (Ростовцев и др., 2009).

При изучении пространственной структуры популяции длиннохвостого суслика на примере Монгун-Тайгинского мезоочага в 1985 г. был проведен анализ эпизоотологической значимости элементов этой структуры. На территории очага выделены: мощные поселения типа ядер популяции в лугово-степном и субальпийском поясах растительности, в которых эпизоотии чумы не регистрировали; небольшие по размерам ядра поселений и примыкающие к ним периферийные поселения в горно-степном поясе, в которых проявления чумы регистрируются в течение 1-3 лет подряд; периферийные поселения, примыкающие к мощным ядрам популяции в горно-степном и лугово-степном поясах с долговременной (до 7 и более лет) циркуляцией возбудителя чумы, а также периферийные временные поселения, в значительной степени отдаленные от ближайших ядер, играющие роль в эстафетной передаче возбудителя между урочищами.

Приведенная схема отражает эпизоотическую ситуацию в мезоочаге в период 1976-1988 гг., когда численность основного носителя - длиннохвостого суслика - находилась на низком или среднем уровнях, за обследовательский сезон выделяли в среднем 10 штаммов микроба чумы и выявляли 1,6 эпизоотических участков.

Иную картину наблюдали в мезоочаге в 1964-1967 гг. Для этого периода характерен высокий уровень численности длиннохвостого суслика, за сезон в среднем выделяли 105 штаммов возбудителя чумы и выявляли 7 эпизоотических участков. Четкой зависимости между характером пространственной структуры популяции и долговременностью циркуляции микроочагов в указанные годы не было.

Сходный характер эпизоотических проявлений отмечен в долине р. Барлык. До 1983 г. эта территория неоднократно обследовалась с отрицательным результатом. В долине реки имелся ряд локальных по площади поселений суслика, но с высокой численностью последнего. За два года (1983-1984) с относительно небольшой по площади территории, около 3 тыс. га, выделено 33 штамма микроба чумы, отмечен «кочующий» характер эпизоотий с частичной или полной элиминацией зверьков в ряде поселений. В 1985-1988 гг. численность сусликов держалась на низком уровне, с обследованной территории изолировано 10 штаммов возбудителя чумы (Ткаченко, 1990).

Массовый выплод молодых блох, как правило, начинается с середины июля. При заносе возбудителя происходит инфицирование большого числа эктопаразитов. Моло-

дые зверьки в это время года при заражении чумой быстро заболевают и перед гибелью дают длительную и интенсивную бактериемию (Равдоникас,1985). При завершении расселения на таких поселениях могут оставаться сотни зараженных чумой блох. Эти блохи, перезимовав отдельно от сусликов в нежелых гнездах летнего типа, весной начинают питаться на появившихся зверьках. Тем не менее, активного развития эпизоотий до середины июля не наблюдается в связи с малой частотой блокообразования весной и в начале лета. Интенсивное блокообразование у *C. tesquorum* отмечается с середины июля, когда начинается массовое расселение молодых сусликов. За счет форезии (переноса) инфицированных блох на зверьках происходит разнос возбудителя по большой территории (Вержуцкий,2005).

Для успешного функционирования участка стойкой очаговости требуется наличие ряда необходимых условий. Во-первых, на данном участке в предыдущие годы должна быть накоплена значительная численность блох, и, в первую очередь, основного переносчика чумы - *C. tesquorum*. Такая плотность на локальных участках местности может возникнуть только при формировании здесь в мае-июне группировок длиннохвостого суслика с агрегациями самок. Во-вторых, данное поселение должно располагаться вблизи крупных группировок суслика (ядер популяции) на основных миграционных руслах зверька. В поселениях, где формируются агрегации самок и создается высокая плотность блох, чумной микроб может обнаруживаться несколько лет подряд (Вержуцкий, 2005).

Течение эпизоотического процесса в Тувинском очаге разделяют на две фазы – скрытую (латентную), протекающую в период спячки суслика, и активную – во время бодрствования животного (Равдоникас, 1985). Отмечено по результатам зимних раскопок, что в зимний период гнезда летнего типа остаются свободными от зверьков, где и сохраняется значительная часть имаго *C. tesquorum altaicus* и чумной микроб в их организме зимой (Крюков, 1984; Вержуцкий и др., 2003). По данным Л.П.Базановой (2009) микроб чумы переживает зимний период в организме имаго *C. tesquorum altaicus* в агрегированном состоянии.

1.6. Эпизоотии чумы в популяциях песчанок

Пожалуй, наиболее обширные материалы, характеризующие чумной эпизоотический процесс, собраны для группы Среднеазиатских пустынных очагов с основным носителем - большой песчанкой.

Подчеркнем, что спорадические заболевания носителей и эпизоотии составляют разные формы эпизоотического процесса (Ралль,1965).

Многолетние колебания эпизоотической активности Среднеазиатского пустынного природного очага чумы.

Представления об эпизоотической активности группы Среднеазиатских пустынных очагов в общем виде описывали по следующей схеме (Айкимбаев М.А. и др., 1987).

Особое положение занимает Копетдагский очаг, где эпизоотии чумы крайне редки. Остальные пустынные автономные очаги можно подразделить на 3 группы

Первая (5 очагов) - очаги с постоянной активностью: Урало-Эмбенский, Предустюрский, Устюртский, Северо-Приаральский и Приаральско-Каракумский, которые расположены в северной пустыне Арало-Каспийской впадины.

За весь период обследования на значительной части этих очагов ежегодно обнаруживают эпизоотические проявления чумы той или иной интенсивности. Обычно преобладают локальные, мелкоочаговые эпизоотии чумы, никогда не захватывающие огромных пространств.

Вторая группа (3 очага) - очаги с перемежающейся активностью: Мангышлакский, Каракумский и Кызылкумский. В основном для них типичны возникающие время от времени острые разлитые эпизоотии чумы на многих миллионах гектаров, не характерные для очагов первой группы, хотя микроб чумы в них обнаруживается почти ежегодно, в незначительных количествах.

3-я группа - Таукумский, Муюнкумский, Зааральский и Прибалхашский очаги. Для них известны такие межэпизоотические периоды, когда возбудитель чумы и зверьков с антителами не удается найти на протяжении не менее 2 лет. Очаги данной группы расположены в южной подзоне пустынь, а также в районах, по климату достаточно сильно отличающихся от типичной северной пустыни: переходных от северной к южной или северной к центрально-азиатской пустыням.

По Г.А. Корнееву (1986) состояние основных носителей – больших песчанок в разные фазы эпизоотического цикла описывается следующим образом.

1. Межэпизоотический период при чуме характеризуется глубоким затишьем процесса и общим высоким уровнем неспецифической резистентности популяций грызунов. Он приурочен в основном к депрессии численности животных и первым этапам выхода из нее.

2. Предэпизоотическая фаза. Фаза накопления возбудителя, соответствует возросшей численности носителей, когда в популяциях последних начинает увеличиваться доля чувствительных особей. В это время в разных местах территории могут несколько учащаться случаи спорадических заболеваний зверьков, однако развития эпизоотии еще не происходит, так как основная масса животных остается относительно рези-

стентной. В природных очагах предэпизоотическая фаза труднорегистрируема и в практике эпизоотологического обследования обычно не поддается выявлению или констатируется как начало эпизоотии. Эту фазу не следует путать с предэпизоотическим состоянием популяций грызунов, которое возникает при высокой плотности населения и указывает уже на существующую возможность массовых заболеваний при наличии вирулентного возбудителя.

3. Фаза возникновения эпизоотии при чуме часто обладает взрывообразным проявлением и множественностью независимых друг от друга случаев заболевания. Это обычно происходит в условиях относительно высокой плотности популяций носителей и значительного увеличения на отдельных локальных участках доли чувствительных особей. Последнее способствует мозаичности пространственной структуры эпизоотии. Создаются предпосылки для дальнейшего развития активного эпизоотического процесса.

4. Фаза максимального подъема, или интенсивной (разлитой) эпизоотии совпадает со сдвигом популяционной резистентности в сторону чувствительности, что создает общий благоприятный фон для широкого распространения инфекции среди животных. Все это происходит, как правило, на пике и начальных этапах снижения численности носителей.

5. Фаза угасания эпизоотии приурочена к продолжающемуся снижению и началу депрессии численности грызунов. Эта фаза, вследствие элиминации высокочувствительных особей, характеризуется заметным увеличением в популяциях хозяина иммунных особей и естественно резистентных животных. Последнее, наряду с другими механизмами саморегуляции эпизоотического процесса (Солдаткин, 1968; Руденчик, 1979), приводит к уменьшению числа случаев заболевания и в конечном итоге - прекращению эпизоотии. (Вирулентность возбудителя падает, появляются атипичные формы. В этой фазе еще много блох, причем инфицированных. Развиваются микст-инфекции).

Большинство рассмотренных фаз эпизоотического процесса может быть прослежено, в первую очередь, в очагах или участках очаговости с хорошо выраженной периодичностью эпизоотий. Такие территории соответствуют, как правило, субоптимальным местам обитания грызунов, где численность особей подвержена значительным изменениям.

Как отмечает Г.А.Корнеев схема носит несколько гипотетический характер. На практике такие идеальные соотношения наблюдаются далеко не всегда. Разграничение выделенных стадий в некоторой степени условно, а продолжительность многих из них

колеблется в широких пределах. Однако, рассмотренные взаимосвязи в целом соответствуют действительности и в общих чертах отражают суть природных явлений.

По Л.А.Пейсахису и соавт. (1961) необходимо различать четыре фазы развития эпизоотии: начало (период обострения), острая «разлитая» эпизоотия, период затухания и «межэпизоотический» период.

Процесс обострения эпизоотии наименее изучен. Острые эпизоотии на больших пространствах протекают на фоне высокой (но не нарастающей) численности больших песчанок при условии их повышенной активности и при высокой численности блох рода *Xenopsylla*. Как правило, в эпизоотию на этом этапе включаются разные виды второстепенных носителей, что способствует дополнительному заражению блох и широкому рассеиванию возбудителя в природе. Характерны большое количество остро болеющих грызунов с явлением бактериемии и высокий процент зараженности блох. «Инфицированные» колонии больших песчанок и норы других грызунов встречаются повсеместно, в том числе на участках с относительно пессимальными условиями жизни для грызунов.

Фактические данные об острой фазе эпизоотии в Муюнкумах приводятся в работе Л.А.Пейсахиса и соавт. (1961а). В течение всего периода наблюдений эпизоотия носила острый характер с тенденцией к постепенному расширению границ эпизоотии от весны 1958 г. до осени 1959 г. Максимальной остроты эпизоотия достигла весной 1959 г. (зараженность больших песчанок - 5,5%, колоний с зараженными блохами - 12,7%, септических форм чумы около 19%). Отмечены единичные случаи гибели больших песчанок на поверхности. Осенью 1959 г. наблюдалось заметное снижение зараженности больших песчанок (3%) и была выявлена всего одна колония с зараженными блохами. На этом фоне, однако, возросло количество пунктов выявления зараженных грызунов и блох: осенью 1958 г. - 15; в 1959 г. весной - 13, осенью - 17. Доля песчанок с септической формой чумы осенью 1958 г. составила 10%, осенью 1959 г. - 20%. Большие песчанки болели в основном острой формой чумы.

Фаза острой эпизоотии чумы в Муюнкумах протекала на фоне сравнительно высокой и более или менее стабильной общей численности больших песчанок и блох *Xenopsylla gerbilli minax* и была приурочена к тем разностям ландшафта, где наблюдалась относительно высокая их активность и подвижность. Нарастание численности более чувствительных к чумному микробу второстепенных носителей вследствие исключительно благоприятных для них погодных и кормовых условий в значительной степени способствовало усилению напряженности эпизоотического процесса в 1959 г.

В период затухания эпизоотии отмечается относительное возрастание количества грызунов с хроническим течением инфекции и общее уменьшение процента «свежезаразившихся» норových блох. Колонии и одиночные норы с зараженными блохами и грызунами сохраняются лишь в оптимальных местах для грызунов и на их миграционных путях. По мере затухания эпизоотии все более обширные пространства освобождаются от возбудителя чумы. В отдельных случаях в фазе затухания могут выделяться атипичные штаммы.

Циклическое развитие чумных эпизоотий среди больших песчанок закономерно связано с погодными условиями предшествующих сезонов. Интенсивность эпизоотий чаще всего снижалась после холодной погоды ранней весной текущего года, а также после обильных дождей и летних похолоданий или жары в предыдущем году. Активизация эпизоотий – после теплой весны, умеренно теплого предыдущего лета и умеренных по увлажнению предшествующих безморозных сезонов. Развитию эпизоотий способствовали не засухи, жара или другие отклонения погоды от нормы, а скорее условия, близкие к нормальным, типичным.

Изменения погодных условий в неблагоприятную для развития эпизоотий сторону были теснее связаны с изменениями зараженности грызунов, оказывались более действенными, активными, чем изменения в благоприятной области. Поэтому для глубоких спадов активности очага достаточно было кратковременного, но сильного воздействия неблагоприятных погодных условий. Напротив, сильные подъемы зараженности грызунов зависели от длительности благоприятных периодов и возникали в тех случаях, когда 2-3 года подряд слабо сказывались лимитирующие погодные факторы. В результате спады эпизоотий часто оказывались более резкими, чем подъемы (Ротшильд и др., 1970).

Многолетняя динамика эпизоотий испытывает влияние климатической периодичности, особенно чередования влажных и засушливых периодов. Но обнаружить точное соответствие между эпизоотиями и многолетними изменениями природы не удастся потому, что паразитарная система саморегулирующаяся. Существующие в ней обратные связи влияют не столько на сезонное развитие событий, сколько на ход эпизоотий за ряд лет. Закономерная динамика выражается в последовательной смене событий, причем ведущие факторы процесса на отдельных этапах неодинаковы и могут быть связаны с популяциями то носителя, то переносчика или возбудителя болезни. При этом независимые от системы изменения внешней среды могут вызывать ее большие или меньшие возмущения, нарушая «естественное» течение событий (Наумов и др., 1972).

Сезонные колебания эпизоотической активности песчаночьих очагов.

Весной чаще обнаруживают эпизоотии, причем занимающие большие площади. Сокращение площадей эпизоотий происходит осенью в 4 раза чаще, чем весной.

Численность блох в колониях большой песчанки максимальна осенью и мало изменяется до весны. При наличии осенних эпизоотий в зиму уходит значительное количество зараженных блох *Xenopsylla*, переживающих в состоянии анабиоза до весны.

При переходе, происходящем довольно резко, от состояния зимней малоподвижной жизни к весеннему активному периоду для больших песчанок создаются особенно напряженные условия. В это время может происходить обострение у хронически болеющих зверьков. Тем более, что весной нередко наблюдается резкое снижение устойчивости к чуме больших песчанок. К тому же, ранней весной в процессе основного перераспределения зверьков в пространстве и формирования новых семей, наиболее велика миграционная активность больших песчанок.

В мае-июне к активной жизни приступают сеголетки, быстро включающиеся в эпизоотию, что обеспечивает второе весеннее, более крупное обострение эпизоотического процесса.

Судьба эпизоотий летом может быть различной. В годы с близкой к норме или засушливой погодой четко выражен летний минимум численности блох рода *Xenopsylla*, что неизбежно приводит к спаду или прекращению эпизоотий чумы; особенно типична такая ситуация для знойной южной пустыни. Однако при относительно влажном лете увеличивается продолжительность жизни прошлогодней генерации блох, доживающих до выплода блох летней генерации, что может резко увеличить численность и активность эктопаразитов. На фоне более высокой в этот сезон численности песчанок и второго подъема их подвижности, обычно более продолжительного, чем весной, эпизоотия летом может не только сохраняться, но и развиваться. Обычно такие эпизоотии протекают и осенью, а при благоприятных условиях продолжают обостряться. Последнему может способствовать еще высокая численность носителей, новый (третий) подъем подвижности песчанок и достижение осенью максимальной численности блохами рода *Xenopsylla*. В этих случаях ситуация осложняется массовым выплодом блох, характерным для холодного периода года, которые, при наличии возбудителя, включаются в процессе его трансмиссии.

В целом, в Среднеазиатском пустынном очаге, критическим периодом для эпизоотии чумы является лето, а точнее - его вторая половина.

Нетрудно заметить связь особенностей развития эпизоотий чумы по сезонам с фенологией жизнедеятельности носителей и переносчиков, определяемой особенностями погодных условий.

Развитие эпизоотий среди больших песчанок связано, прежде всего, с сезонными явлениями в жизни их популяций. Ранней весной, с начала-середины марта до начала - середины, иногда конца апреля, происходят перераспределение песчанок и активизация блох. За это время распадаются зимовавшие вместе группы зверьков и образуются пары, каждая из которых занимает отдельную сложную нору (колонию). Все это связано с высокой подвижностью песчанок и посещением ими (перед окончательным заселением) многих нор. В это время регистрируются значительные по дальности, даже до нескольких километров, переходы перезимовавших зверьков. Активность самцов при этом, как правило, выше подвижности самок.

Совпадение времени начала перемещений песчанок с весенней активизацией блох создает условия для возникновения весенних эпизоотий, начинающихся как заболевания и гибель единичных зверьков. Их причиной может быть обострение заболевания инфицированных еще зимой животных (видимо, редкое событие) или свежее заражение грызунов перезимовавшими чумными блохами, преимущественно рода *Xenopsylla*. Так возникают первичные очажки весенне-летней эпизоотии в популяциях больших песчанок (Наумов и др., 1972). По экспериментальным данным И.Б.Островского и И.С.Солдаткина (1965), пассирование чумного микроба после инфицирования зверька требует минимум 7-12 дней. Его результатом должно быть заражение второго зверька (весной в колонии живет обычно пара песчанок) и одновременно может происходить разнос зараженных блох на 2-3 соседние колонии, где также вероятны заболевания песчанок. Таким образом, в течение ранневесеннего периода возможны 3-4 пассажа возбудителя чумы, что расширяет очажок эпизоотии с одной до 6-10 зараженных колоний, расположенных группами по 2-3, недалеко друг от друга. За это же время, по мнению И.С.Солдаткина, возможны отдельные случаи заноса зараженных блох на расстояние 1-2 км, что расширяет пределы очажка или создает новый очажок. По данным Н.П.Наумова и соавт. (1972), действительная дальность возможного заноса по крайней мере в 2-3 раза больше, что увеличивает скорость распространения эпизоотии. Таким образом, ранняя весна - время возникновения и распространения эпизоотии, имеющей в это время мелкоочаговый характер.

Во вторую половину весны (до конца мая) зверьки, уже начавшие размножение, ведут по преимуществу оседлый образ жизни. К концу этого периода особенно усиливаются посещения соседних колоний, что связано с подрастанием молодых, появлени-

ем одних видов корма и усыханием других эфемеров. В результате вокруг каждой колонии с зараженными песчанками и блохами растет «очажок» за счет вовлечения в эпизоотию населения соседних колоний. Он разрастается по типу «масляного пятна». Границы этого «масляного пятна» определяются пределами так называемых «парцеллярных группировок», представляющих совокупность тесно контактирующих соседей из нескольких семей и одиночек.

В расширении границ первичного очажка до пределов парцеллярной группировки важную роль играет не только растущая активность молодняка первого выводка, но и усиливающаяся подвижность взрослых перед появлением второго выводка. Кормящие первый выводок самки перед родами бросают молодых, выселяясь на сотни метров в новые норы. Еще более подвижны в это время самцы, посещающие обычно норы нескольких самок.

Подвижность всей популяции песчанок особенно возрастает летом. Однако малое число инфицированных блох, отмирающих летом в большом количестве, не обеспечивает возможности передачи чумы, почему число чумных колоний даже сокращается, а больные зверьки рассеиваются по территории, резко уменьшаясь в числе к концу августа.

Ослабление или прекращение эпизоотий во время летней жары и засухи связано не только с сокращением числа зараженных блох, но и широким распространением грызунов, контактировавших с возбудителем.

Осенью (вторая половина сентября - ноябрь) происходит выплод новых поколений *Xenopsylla*; вновь восстанавливаются условия расширения эпизоотий в связи со снижением температур, включением массовых видов блох (осенних *Coptopsylla*) и изменением характера перемещений песчанок. В это время обычно немного усиливается их размножение, а затем формируются зимующие группы и начинается осеннее запасаение кормов. Все это дает рост числа инфицированных песчанок и блох. Вновь возникают и начинают расширяться существовавшие очажки чумы. Этот процесс идет медленнее весеннего и за осень вновь возникший очажок (1 колония) может разрастись только до 3-8 колоний.

Зимой передача чумы практически приостанавливается из-за крайне низкой подвижности песчанок и почти полного прекращения межнортовых контактов.

Для блох рода *Xenopsylla* характерно длительное непрерывное пребывание на хозяине: 12-24 часа весной и летом и 3-4 суток осенью и зимой. Во время длительного нахождения на хозяине блохи многократно питаются и вводят сравнительно большое количество микробов – до 200-300 тыс. м.к. В связи с этим при попадании блокирован-

ных *Xenopsylla* заражается и гибнет от чумы значительное количество (40-50%) больших песчанок. Примерно у четверти заразившихся зверьков наблюдается интенсивная бактериемия.

Весной и в начале лета пассирование возбудителя чумы в популяциях большой песчанки идет быстро благодаря высокой алиментарной активности и высокой численности перезимовавших *Xenopsylla*. Среди питавшихся зараженных блох появляются в значительном количестве блокированные, поскольку сроки образования чумного блока весной при высокой частоте питания блох укорачиваются.

Летом циркуляция возбудителя чумы несколько замедляется, что во многом зависит от изменения экологии блох массовых видов, снижения их заражающей способности. Прежде всего, следует отметить снижение численности блох летом, которое происходит в основном за счет отмирания перезимовавших особей. Появляющиеся вследствие массового летнего выплода молодые блохи, попав на хозяина, задерживаются на нем менее длительно, чем перезимовавшие блохи весной и питаются реже, что обуславливает замедленное образование чумного блока летом. Вследствие уменьшения численности и алиментарной активности среднее число блох, питавшихся на песчанках, летом уменьшается. В летнее время, при высокой температуре, наблюдаются наименьшие сроки жизни блокированных блох.

В начале осени обычно наблюдается некоторый подъем эпизоотийной активности (не такой значительный, как весной), также зависящий от особенностей экологии блох рода *Xenopsylla*. Несмотря на продолжающееся снижение частоты питания, среднее количество блох, питающихся в единицу времени, в начале осени увеличивается (по сравнению с летом). Увеличение этого показателя связано с повышением численности блох вследствие массового осеннего выплода, а также с увеличением времени одноразового пребывания паразитов на хозяине. Подъему эпизоотийной активности способствует также осеннее повышение долговечности блох (в том числе и блокированных), вследствие перехода их в состояние физиологического покоя – имагинальную диапаузу. Таким образом, в начале осени блокированные блохи питаются во время пребывания на хозяине значительно реже, чем весной, однако находятся на нем длительно, что способствует заражению песчанок. В конце осени интенсивность выплода блох уменьшается, а алиментарная активность снижается до низкого уровня, который влечет за собой резкое уменьшение среднего числа блох, питающихся в единицу времени, а также количества блокированных особей. В результате резкого замедления циркуляции возбудителя в конце осени наблюдается либо прекращение эпизоотии (в северной под-

зоне пустыни), либо уменьшение интенсивности эпизоотического процесса (в южной подзоне).

Наличие зимней имагинальной диапаузы в жизненном цикле *Xenopsylla* обеспечивает сохранение чумного микроба в зимний межэпизоотический сезон. В состоянии диапаузы *Xenopsylla* очень долговечны, физиологические процессы (в том числе и образование блока) у них протекают замедленно, поэтому зараженные блохи в основной массе доживают до весны. Весной, с началом активного питания и размножения блох, происходит размножение в них микробов чумы и ускоренное образование блока. Появляющиеся в значительном количестве блокированные блохи заражают хозяев, обеспечивая интенсивное течение эпизоотии (Новокрещенова, 1974).

Особенности эпизоотической активности некоторых автономных очагов чумы с основным носителем – большой песчанкой.

В работах Д.М.Гаузштейна и соавт. (1974), А.С.Бурделова и соавт. (1983) описаны эпизоотические циклы в очаге чумы **Или-Каратальского междуречья**. За 1949-1981 гг. здесь прослежено четыре цикла: 1949-1951, 1956-1969, 1970-1978 и 1979-1981 гг.

За наблюдаемый период для эпизоотического процесса в общем характерна 9-11-летняя периодичность. Межэпизоотические периоды заметно не отличались по времени и длились 3-4 года. Продолжительность же эпизоотических периодов постепенно уменьшалась на протяжении трех последних циклов: от 11 лет – во втором (1956-1966), 5 лет – в третьем (1970-1974), до 3 лет - в четвертом (1979-1981 гг.). Уменьшалась также и экстенсивность эпизоотий: максимальный охват территорий отмечался в первый и второй циклы, в третий и четвертый - площади эпизоотий были значительно меньше.

Менялся характер начальных этапов эпизоотий: они развивались медленно, постепенно приобретая остроту и захватывая новые территории – во втором цикле, быстрее протекали – в третьем, и, наконец, возникли бурно, взрывообразно – в четвертом цикле.

Таким образом, по продолжительности, интенсивности и распространению эпизоотии не равноценны. В одних случаях эпизоотический процесс, развиваясь из нескольких локальных «пятен», в течение теплого периода охватывал население больших песчанок на площади в десятки и сотни тысяч га. Возникла экстенсивная эпизоотия на протяжении десятков километров, с кружевным расположением мелких скоплений «чумных» нор. В процесс вовлекалась большая часть населения песчанок. Регистрировали до 79% проб и до 65% нор, содержащих зараженных грызунов или блох. Непременным условием развития таких эпизоотий являлась высокая численность песчанок,

резко повышенная численность блох летом и выраженная миграционная активность животных. На второй год обнаруживали либо участки поперечником в несколько километров с зараженными животными, либо единичные мелкие очажки. На третий год на этих участках лишь иногда регистрировали единичные очажки.

В других вариантах эпизоотии не получали сплошного развития. Удавалось оконтуривать и длительно наблюдать «пятна» эпизоотии или участки в поперечнике несколько километров со сплошным развитием эпизоотии. На таких участках, в которые входило несколько пятен, в процесс вовлекалась меньшая часть населения песчанок (3-10%, реже до 17% зараженных проб). Границы «пятен» изменялись мало заметно и зараженных животных длительно (до 10 лет) ежегодно регистрировали в пределах одних и тех же «пятен». После пяти-семилетнего межэпизоотического периода эпизоотии вновь возникали в тех же «пятнах».

В третьем случае в период эпизоотического цикла на некоторых участках удавалось обнаруживать только единичные норы с зараженными животными.

Таким образом, цитируемые авторы наблюдали развитие интенсивных эпизоотий кружевной структуры (7 случаев из 18), крупных, но менее интенсивных эпизоотий пятнистой структуры (также 7 из 18) и мелкоочаговые проявления в течение эпизоотического цикла (4 из 18).

Во всех случаях в пределах эпизоотической территории «чумные» норы располагались мелкими группами или единично (мелкая структура эпизоотии). Размеры очажков, их плотность на единицу площади, количество зараженных животных менялись в различные фенологические сроки и в зависимости от фазы эпизоотий.

Многолетние и годовые эпизоотические циклы оказались сопряженными с популяционными циклами носителей и переносчиков. Как правило, они возникали в начале спада после пика численности большой песчанки и прекращались на начальных этапах нового подъема. Во все фазы эпизоотии преобладали норы с инфицированными блохами, причем в начале зараженных песчанок встречали крайне редко и лишь по мере развития эпизоотии частота регистрации таких зверьков возрастала.

Годовая динамика эпизоотий соответствовала биологическому ритму жизнедеятельности носителей и переносчиков. Заражение песчанок обычно происходило не раньше первой декады апреля и в течение этого месяца болеющих зверьков было мало. Затем число их неуклонно возрастало до конца июня, а в ряде случаев – до середины августа, что зависело от численности блох и фазы развития эпизоотии. Чаше доля зараженных зверьков снижалась в июле-августе, а осенью вновь увеличивалась, достигая 5-10%. Зимой заболевание песчанок прекращалось. Динамика зараженности блох в гра-

фическом изображении выражалась двухвершинной кривой с подъемами в мае-июне (иногда июле), в октябре-декабре и с глубоким спадом в августе – начале сентября, а также с менее глубоким – в январе-марте. Зараженность нор от осени к весне уменьшалась в пять-девять раз.

Представленные материалы позволяют рассматривать в годовом цикле эпизоотий следующие периоды: зимнее хранение возбудителя в блохах; интенсивное его пассирование весной и в начале лета, а при высокой численности блох продолжающееся все лето; спад эпизоотической активности в конце августа – начале сентября; интенсивное пассирование осенью.

По мнению Б.М.Сулейменова (2004), результаты «классического» эпизоотологического обследования очагов чумы с применением известного комплекса методических приемов полностью не раскрывают все стадии эпизоотического процесса. С целью совершенствования методики изучения эпизоотической активности природного очага чумы был применен тест восстановления нитросинего тетразолия (НСТ-тест) для оценки состояния фагоцитарной системы иммунитета у больших песчанок в Южном Прибалхашье с охватом пяти сезонов (три весенних и два осенних).

Эпизоотический процесс на обследуемом участке (площадью 400 км²) длился 1,5 года и четко дифференцируется на следующие фазы: предэпизоотическую (весна первого года), острой эпизоотии (осень первого года), стационарную фазу эпизоотии (весна-осень второго года), прекращения эпизоотии и начальную фазу новой эпизоотии (весна третьего года).

Предэпизоотическая фаза. При отрицательных результатах бактериологического и серологического методов исследований, по данным НСТ-теста 84,9% исследованных грызунов не имели признаков инфекционного процесса. Доля песчанок, имевших высокий процент активных нейтрофилов (10-20 и более) составила 15,1%, что является признаком наличия инфекционного агента.

Сопоставляя спектр реализации нейтрофилов и эпизоотическую ситуацию можно предположить, что данный тип реакций нейтрофилов характерен для начальной стадии эпизоотии чумы.

Фаза острой эпизоотии. Осенью первого года от песчанок изолировано 7 штаммов возбудителя чумы, антитела к фракции 1 обнаружены у 71% зверьков. Показатели НСТ-теста раскрыли ряд «белых пятен» острой эпизоотии. Во-первых, в процесс вовлечены все исследованные грызуны. Во-вторых, 1/3 песчанок с отрицательными результатами бактериологического и серологического исследований представляют собой скрытую часть процесса.

Вся сумма показателей, характеризующих максимальную интенсивность процесса, однозначно опровергает возможность трансмиссии возбудителя блокированными блохами. Максимально высокий уровень эпизоотических контактов реален только для неблокированных активных особей основного переносчика.

Стационарная фаза эпизоотии. По данным общепринятых методов исследования, весна и осень второго года наблюдений квалифицируется как период затухания эпизоотии. Однако по данным НСТ-теста все исследованные грызуны, не имеющие антител, являются инфицированными.

В эпизоотический процесс в равной степени вовлекаются особи всех возрастных групп. Более того, количество грызунов с высоким уровнем НСТ-теста – 10% и более, практически одинаково по всем фазам эпизоотии: 76% (осень первого года), 67% (весна второго года), 76% (осень второго года). Доля грызунов с очень высокими показателями НСТ-теста также совпадает – соответственно 56%, 56% и 55%. Бесспорно, что именно соотношение неинфицированных и инфицированных грызунов является основой уровня манифестных и не манифестных проявлений эпизоотии. Острая и стационарная фазы эпизоотии имеют принципиальные сходства и различия, не регистрируемые обычными методами исследований. Сходство в том, что все манифестные проявления процесса, регистрируемые по изолированным культурам возбудителя и специфическим антителам, относятся к самостоятельным проявлениям каждого конкретного сезона обследования. Нет данных об интенсивном переходе зверьков с антителами из одного сезона обследования в другой, даже при наличии максимальных титров антител. Динамика и интенсивность выработки антител в период стационарной фазы эпизоотии показывает, что весной второго года 4% грызунов с антителами неадекватно интенсивности процесса осенью первого года. При этом не обнаружено песчанок с низкими титрами. У единичных грызунов обнаружены антитела в высоких титрах. У некоторых особей активность нейтрофилов равна исходному состоянию, у других активность их свидетельствовала о наличии острого процесса. Данные осени второго года также демонстрируют изолированность манифестных форм чумы: 8% грызунов с антителами подтверждается небольшим всплеском свежих форм чумы – подавляющая часть положительных РНАг в низких титрах – 1:40-1:640 и в 70% они в 2 раза превышали титры РНГА. Низкие титры антител и показатели НСТ-теста у грызунов свидетельствуют в пользу летнего периода начала процесса за счет молодых особей этого года.

Фаза прекращения эпизоотии. Весной третьего года показатели НСТ-теста у 77% исследованных грызунов вернулись к исходному состоянию весны первого года – в среднем 7% при отрицательных результатах бактериологического и серологического

исследований. Это – бесспорное свидетельство окончания эпизоотии длительностью 1,5 года.

Фаза начала эпизоотии. Одновременно весной третьего года у 23% песчанок были зарегистрированы специфические антитела, не превышающие в РНАг 1:640, соответствующие им значения РНГА в 295 случаев были ниже в 8 раз, в 57% - в 4 раза и в 14% - в 2 раза. Эти показатели характерны для начала процесса. Более того, они сочетались с очень низкими показателями НСТ-теста – 2,6%. Последние значения чрезвычайно характерны для нейтрофилов на 1-3 неделях после экспериментального заражения грызунов укусами одной неблокированной блохи. В сумме полученные данные однозначно определяют не только начало процесса, но и возможные его сроки – 1 месяц.

Анализ многолетней динамики эпизоотической активности **Муюнкумского** очага показал, что за 35-летний период наблюдений, здесь было отмечено пять наиболее значительных обострений эпизоотий: в 1958-1959, 1962-1964, 1972-1974, 1980-1982, 1988-1990 гг. В остальные эпизоотические годы отмечались, в основном, локальные эпизоотии различной интенсивности.

Зараженность чумой больших песчанок на эпизоотических участках колебалась при этом обычно от 2-3 до 28%, а число зверьков со специфическими антителами в крови доходило здесь в некоторые сезоны до 83,7%. Наибольшая частота выделения возбудителя чумы и наибольшее число случаев выявления эпизоотических участков наблюдается в условиях Муюнкумов не при максимальном, а при среднем уровне численности больших песчанок и их блох. Однако в периоды локальных обострений в местах развития эпизоотий чумы фиксировали высокую численность больших песчанок и их блох. Как правило, в местах развития интенсивных эпизоотий плотность населения больших песчанок достигла 10-12 и более зверьков на 1 га, а их блох – 500-600 и более экземпляров на 1 колонию (Сагымбек и др., 2003).

На примере Муюнкумского очага рассмотрим пространственную структуру эпизоотии в очаге чумы с основным носителем – большой песчанкой. За единицу оценки пространственной структуры очага приняли квадрат 20х20 км (40 тыс. га). На территории очага, составляющей 179 квадратов, чуму выявляли в пределах 48 квадратов. Максимальные индексы эпизоотичности – от 0,3 до 0,5 – отмечены в 15 квадратах (8,3%). Общая их площадь составляет около 600 тыс. га. На этих участках «стойкой очаговости» представлены поселения большой песчанки как с высокой плотностью населения, так и с относительно разреженной.

Показательны данные по сравнительной характеристике эпизоотий в западной и восточной частях Муюнкумского очага. Эти территории отличаются автономностью в

проявлениях эпизоотической активности. При этом большие песчанки из западных Муюнкумов более резистентны к чуме, чем зверьки из восточной части очага.

В западной части в начальной стадии эпизоотии и по ее завершению штаммы возбудителя чумы отличались по ряду характеристик. В начале эпизоотии циркулировало $63,2 \pm 5,8\%$ высоковирулентных для лабораторных животных штаммов; в фазе затухания эпизоотии таких штаммов было $90 \pm 3,9\%$; однородных по пигментсорбции (P^+) штаммов было $78,6 \pm 4,0\%$ и $89,6 \pm 2,1\%$ соответственно; с пониженной продукцией FI - $84 \pm 4,8\%$ и $92 \pm 1,5\%$ соответственно. В фазу наибольшей интенсивности эпизоотии возрастало число штаммов чумного микроба с пониженной вирулентностью ($55,5 \pm 5,2\%$); с неоднородным по способности пигментирования клеточным составом ($55,7 \pm 5,3\%$), а также высокой продукцией фракции 1 ($59 \pm 3,1\%$). При этом доля P^- колоний в смешанных популяциях от обычных 0,1-20% возрастала до 40-80%.

В этот же период было выделено 10 бесфракционных штаммов чумного микроба от больших песчанок и один - от их блох. Доля бесфракционных культур не превышала 2% от числа изученных.

У 10 грызунов, от которых были выделены описываемые культуры, наблюдались локальные хронические формы чумы. Все бесфракционные культуры имели сниженную вирулентность для белых мышей ($LD_{50} - 1000-9700$ м.к.) с удлиненными сроками жизни (до 9 суток), а пять - вызывали гибель лишь единичных морских свинок в высоких (до 100 тыс. м.к.) дозах.

В период максимальной эпизоотической активности с трех участков западных Муюнкумов, практически одновременно, от больших песчанок и их блох выделено 7 культур чумного микроба, выросших на среде с гемином в виде трех типов колоний: P^+ , P^- и слабо пигментированных (P^\pm), а также 11 культур, состоящих целиком из P^\pm клеток.

На востоке Муюнкумов в начале и в конце эпизоотии циркулировало более половины ($60 \pm 10,9\%$ и $63 \pm 10,8\%$) всех штаммов с высокой, для лабораторных животных, вирулентностью, выращенных на среде с гемином в виде P^+ колоний ($51,3 \pm 8,0\%$ и $50 \pm 8,0\%$), а также обладающих высоким содержанием капсульного антигена ($88,5 \pm 3,0\%$ и $81,5 \pm 4,4\%$). Содержание P^- клеток в неоднородных популяциях было в пределах 0,1-20,0%.

В фазу наибольшей интенсивности процесса на востоке пустыни увеличивалась доля штаммов чумного микроба (до $87,5 \pm 3,5\%$) с пониженной и резко пониженной вирулентностью, с неоднородным на среде с гемином клеточным составом ($82 \pm 3,6\%$), а также с пониженной способностью к продукции фракции 1 ($75,4 \pm 2,7\%$). При этом со-

держание P⁺ клеток у 40% неоднородных по способности окрашиваться на среде с гемином штаммов возрастало до 40-80%, а у 11 штаммов – до 98-100%.

Таким образом, в результате изучения свежевыделенных штаммов с территорий Западных и Восточных Муюнкумов установлено, что на всех этапах развития эпизоотии в этих регионах вместе с высоковирулентными штаммами чумного микроба (P⁺, FT⁺), циркулировали культуры с разной степенью вирулентности, неоднородные по способности пигментации на среде с гемином (P⁺, P⁻, P[±]), а также с пониженным синтезом фракции I, т.е. штаммы с измененными свойствами (Сагымбек и др., 2003).

В качестве характеристик интенсивности эпизоотий в **Кызылкумском** пустынном очаге Ю.З.Ривкус и соавт. (1985) использовали показатели зараженности грызунов и эктопаразитов от числа исследованных, экстенсивность эпизоотии оценивали по величине пораженной площади. Эпизоотии, во время которых выявлено более 0,5% зараженных грызунов и более 0,1% блох, описывали как интенсивные (острые), при меньшем числе зараженных объектов - как малоинтенсивные (вялые). Эпизоотии, охватывающие площадь в 1 млн. га и более, считаются «разлитыми», занимающие участки меньшего размера - «локальными».

Наиболее острые эпизоотии протекали обычно в весенние месяцы. За 33 года обследования Кызылкумского очага весеннее обострение эпизоотий выявлено 16 раз, осенью эпизоотии активизировались 7 лет. Как правило, на участке, где в первом полугодии инфицированных чумой грызунов и блох обнаруживали на большом числе пунктов, во второй половине года количество таких мест значительно сокращалось.

Условия для протекания эпизоотий чумы в Кызылкумах существуют круглый год. Например, в январе-марте 1970 г. в северных предгорьях Букантау, с осени 1969 г. протекала эпизоотия, несмотря на низкие температуры воздуха (от -4,5 до +1,5 при минимуме -13,8⁰С) и высоте снежного покрова 100-120 мм, регулярно обнаруживали трупы погибших от чумы грызунов и в 4-14% нор больших песчанок находили инфицированных блох. Однако, если оценивать сезонную динамику эпизоотической активности Кызылкумского очага на протяжении всего года по многолетним данным, достаточно четко выявляется двухвершинная кривая. Начало первого цикла можно отнести к октябрю-ноябрю. В результате освобождения от возбудителя чумы большей части территории в конце лета - сентябре, на эпизоотическом участке оставалось минимальное количество нор больших песчанок с зараженными грызунами или блохами (0,1-2,8%). Однако благодаря выводу осенней генерации блох рода *Xenopsylla* обычно в начале октября происходила интенсификация эпизоотического процесса, выражающаяся, в ча-

стности, в значительном увеличении к ноябрю числа нор с чумными животными (8,2-18,1%).

До конца октября и в декабре, продолжается возрастание численности блох *Xenopsylla* и появляются осенне-зимние виды блох - *Coptopsylla*, *Nosopsyllus* и др. Это вместе с перераспределением больших песчанок по норам благоприятствовало осеннему обострению чумы. До конца декабря процент нор с инфицированными животными колебался в пределах 8,1-16,5. Фактором, сдерживающим быстрое территориальное распространение инфекции в этот же период года, являлось замедление в ряде случаев передачи возбудителя блохами из-за низких температур.

Значительное похолодание в январе-марте вызывает сокращение подвижности песчанок и алиментарной активности блох. До марта интенсивность эпизоотии снижалась (3,0-6,8% «инфицированных» нор).

В апреле, с устойчивым потеплением, эпизоотии вновь активизируются. Значительная зараженность блох характерна для осенних эпизоотий. Число нор с инфицированными блохами достигало 2,6-18,8%. Доля нор с больными чумой большими песчанками составляла 3,6-8,0%. В мае процент нор с такими зверьками и блохами достигал 13,1-24,2, а с переболевшими (серопозитивными) песчанками - 43,0-53,3. Однако к середине или к концу месяца начинается массовое отмирание блох, выплывших осенью прошлого года. К этому времени во многих местах происходило угасание эпизоотий. В летние месяцы в отдельных местах выплыв блох совпадал со случаями острой чумы у грызунов, что способствовало возникновению локальных интенсивных эпизоотий. Но, в общем, с конца июня до сентября процесс угасал. В сентябре микроб чумы удавалось выделить лишь в очень редких случаях.

На стационарном участке площадью 2000 га в период эпизоотий в течение круглого года облавливали все колонии большой песчанки с максимальной добычей зверьков и сбором блох. Обследовано 2153 колонии, при этом 180 (8,3%) из них оказались с зараженными животными. Из числа «инфицированных» колоний в 76 (42,2%) были обнаружены только больные песчанки, а в 139 (77,2%) – зараженные блохи. В 35 (19,4%) колониях обнаружены одновременно чумные грызуны и блохи (Дятлов и др., 1972).

Многолетняя динамика эпизоотий. За 20-летний период наблюдений на разных участках Кызылкумов выявлялись как спорадические случаи чумы, так и эпизоотии, охватывающие площади от 1 млн. га и более. Например, на севере Кызылкумов, после «разлитой» эпизоотии, протекавшей с 1961 до весны 1964 гг., экстенсивность ее заметно уменьшилась. В 1968-1970 гг. вновь выявлены разлитые эпизоотии с заметными сезонными колебаниями их интенсивности. В последующие годы (1971-1980) выявляли

только ограниченные участки, пораженные чумой, размером менее 500 тыс. га, либо возбудителя чумы обнаружить вообще не удавалось. Весной 1981 г. эпизоотический процесс вновь активизировался. Временные интервалы между интенсивными эпизоотиями были неодинаковыми: от шести до десяти лет. Межепизоотические периоды продолжались от полугода до трех лет.

В Урало-Эмбенском пустынном очаге в многолетнем аспекте число зараженных животных периодически изменяется. Зараженность песчанок повышается через каждые 3-4 года. При этом через 6-7 лет отмечались максимумы эпизоотической активности очага в наиболее засушливые годы. Количество зараженных песчанок возрастает вслед за увеличением их численности, однако максимальная зараженность в периоды высоких подъемов регистрируется на следующий год после начала спада численности песчанок. Наблюдается несинхронное развитие эпизоотий на небольших участках с максимумами в разные годы. В то же время для ряда местностей проявляются общие тенденции в развитии эпизоотий.

В течение одного года число зараженных песчанок увеличивается весной, в июле достигает максимума, а затем снижается к зиме. Зараженность блох имеет два подъема – в июне и ноябре. Эти выводы, в общем, согласуются с особенностями биологического ритма популяций основных носителей и переносчиков, кроме периода начала лета, когда вслед за отмиранием перезимовавших переносчиков и спадом эпизоотических контактов следовало бы ожидать кратковременного снижения зараженности песчанок. В годы, следующие за максимальным развитием эпизоотий, летний подъем зараженности зачастую не выражен (Куницкий и др., 1989).

Исследования на стационаре в Центральных Каракумах (южная подзона пустынь) дали следующие результаты (Седин и др., 1982). Лето является критическим для чумы периодом. В этот сезон в пробах отсутствовали инфицированные блохи, хотя их наличие исключить нельзя, так как добывали для исследования из нор только часть эктопаразитов. Зараженные песчанки в летний период на стационаре обнаружены дважды, но только в тех случаях, когда проявления эпизоотий наблюдали в предшествующий весенний сезон. Эпизоотии чумы осенью выявлены в ноябре. При этом в предыдущие летние сезоны инфицированных грызунов и блох не регистрировали. Доля больных чумой песчанок в этот период была в два раза выше, чем при летних проявлениях чумы, и составляла в среднем 1,8% с колебаниями по годам от 1,3 до 3,1%. В группе взрослых песчанок шестую часть составляли переболевшие зверьки.

В 1977 году произошло обострение эпизоотии чумы в зимний период на фоне повышенной численности блох. Теплая погода и высокая влажность почвы в этот сезон

способствовали нарастанию численности и активности питания блох рода *Xenopsylla*, в то время как в обычные годы в этот период они находятся в состоянии имагинальной диапаузы. На участке эпизоотии индексы обилия блох в шерсти зверьков и в норах возросли соответственно с октября по декабрь на 60-62%. Зараженность больших песчанок на участке достигала 12,5%, доля серопозитивных зверьков составила 46,4%.

На стационаре размером 8x8 км обнаружено 39% семейных нор с инфицированными и 44% - с серопозитивными большими песчанками.

На Мангышлаке развитие острых эпизоотий связано с увеличением численности носителей и приходится, как правило, на летние месяцы, совпадая с периодом резкого ухудшения условий их жизни. На начальных этапах развития эпизоотии характерно: быстрое расширение площади зараженных территорий, высокий процент зараженных зверьков и эктопаразитов, кратковременное течение эпизоотии на отдельных участках. Так, летом 1964 г. число зараженных больших песчанок в начале эпизоотии составляло 5-8%; к осени, на отдельных участках интенсивность ее снизилась (зараженность песчанок 2,4%), однако в других пунктах поддерживалась на уровне летних месяцев. К весне следующего года зараженность зверьков составляла 1,4-3,1%. В основном, отдельные эпизоотии возникают и угасают в течение года (Митропольский, 1971).

А.В.Кривогуз и соавт. (2005) описали пятилетний эпизоотический цикл на территории **Горного Мангышлака**. Начало очередного эпизоотического цикла зафиксировано осенью 2001 г. Было выявлено 3 эпизоотических участка общей площадью 300 км². Зараженность больших песчанок составила 2,7%. Количество переболевших *Rhombomys opimus* находилось в пределах от 14,3 до 50,0%, в среднем 27,4%. Численность большой песчанки, в сравнении с осенью 2000 г., понизилась в 1,3 раза и составила 463 особи на 1 км². Обитаемость колоний также несколько снизилась – 75,9%.

Высокой активностью эпизоотического процесса отличалась весна 2002 г.: выявлено 13 эпизоотических участков площадью 1300 км² и изолировано 80 штаммов чумного микроба. От больших песчанок изолировано 14 культур, зараженность основного носителя составила 7,3%. Количество песчанок с антителами находилось в пределах от 13,3 до 66,6%, а в среднем 37,7%. Численность этого вида была на низком уровне – 311 зверьков на 1 км² при обитаемости колоний 73,8%. К осени 2002 г. численность и обитаемость нор большой песчанки несколько возросли в сравнении с 2001 г. Возбудитель чумы осенью не был изолирован, однако серологическим методом выявлены два эпизоотических участка общей площадью 200 км². Доля больших песчанок с антителами составила в среднем 24,0% с колебаниями от 6,0 до 78,9%.

Весной 2003 г. изолировано 45 штаммов *Y. pestis*, выявлено 12 эпизоотических участков площадью 1200 км². Зараженность больших песчанок составила 8,6%. Количество зверьков этого вида с антителами находилось в пределах от 2,5 до 36,6%, в среднем 13,1%. Численность песчанок, по сравнению с аналогичным периодом 2002 г., возросла в 1,5 раза и составила 474 особи на 1 км² при обитаемости колоний 74,0%. Численность блох к весне 2003 г. значительно возросла – 267400 блох на 1 км².

Осенью 2003 г. выявлено 12 эпизоотических участков площадью 1200 км². Изолировано 25 культур чумного микроба. Зараженность больших песчанок составила 6,3%. Количество зверьков с антителами варьировало от 2,4 до 97,4%, в среднем 31,6%. К осени численность большой песчанки возросла до 670 особей на 1 км² при обитаемости колоний 76,4%. Численность блох достигла максимального значения за весь описываемый период – 339800 блох на 1 км².

Весной 2004 г. изолировано 19 штаммов с 6 эпизоотических участков. Зараженность больших песчанок составила 3,3%. Количество песчанок с антителами варьировало от 2,5 до 31,8%, в среднем 13,1%. Численность песчанок была на низком уровне, однако обитаемость колоний достигала 74,0%.

Осенью 2004 г. следы эпизоотии чумы зафиксированы в 18 пробах из 28 взятых (64,3%). Серологическим методом был выявлен эпизоотический участок площадью 100 км². Численность основного носителя снизилась в 1,7 раза, по сравнению с осенью 2003 г., также снизилась и обитаемость колоний больших песчанок.

Весной 2005 г. на территории Горного Мангышлака выявлено 10 эпизоотических участков. Зараженность больших песчанок составила 6,3%, доля переболевших – 28,3%. Численность зверьков в среднем была равна 83 на 1 км², что в 3,6 раза ниже показателей численности 2004 г., обитаемость колоний сократилась до 26,0%. Численность блох также была невелика – 19300 на 1 км². Индекс обилия блох в шерсти составлял 14,7 на 1 грызуна.

Осенью 2005 г. выявлено два эпизоотических участка серологическим методом. Доля серопозитивных больших песчанок составляла 12,9%. Численность больших песчанок и их эктопаразитов находилась на низком уровне – в среднем 132 зверька при обитаемости колоний 35,9% и 1384 блохи на 1 км². Индекс обилия блох в шерсти составил 3,8 на 1 грызуна.

В Северо-Приаральском автономном очаге эпизоотии чумы среди грызунов регистрируются большей частью с апреля по ноябрь, хотя возможны и в холодный период года. Для Северо-Приаральского автономного очага характерна двухвершинная кривая эпизоотических проявлений: весенне-летний (апрель-июль) и осенний (сентябрь-

октябрь) пики эпизоотического процесса. Однако в отдельные годы могут иметь место отклонения от этой общей закономерности, связанные с влиянием погодноклиматических факторов на фенологию носителей и переносчиков возбудителя чумы.

По многолетним данным в Северном Приаралье ежегодно обнаруживается в среднем 5,3% эпизоотических пунктов от числа обследованных (максимально 9,6%), выделяется 1,5 (максимально 4,4) и 1,7 (максимально 7,2) культур возбудителя чумы соответственно на 1000 исследованных грызунов и 10000 эктопаразитов. Таким образом, эпизоотический процесс течет здесь преимущественно вяло. Длительность межэпизоотических периодов обычно не превышает 1-3 лет (Бурделов Л.А. и др., 2001).

Пространственная структура эпизоотий в поселениях большой песчанки.

В Каракумах выявлена следующая мелкая структура эпизоотии чумы (Седин, 1979). Наибольших размеров очажки чумных нор большой песчанки достигали на участках, где эпизоотии чумы протекали два сезона подряд и составляли в среднем 8 га площади. Однако преобладали небольшие очажки, площадью от 1 до 4 га, образованные 2-3 норами.

В очажках разного размера число инфицированных животных было неодинаковым. Максимальная зараженность больших песчанок (23,2%) отмечена в небольших очажках из 2-3 нор. С увеличением размеров очажков развитие эпизоотического процесса замедлялось и доля больных зверьков в них сокращалась, а зараженность блох возрастала. В очажках из 5-9 нор удельный вес больных песчанок был в два с лишним раза ниже, а инфицированных блох – в 15 раз выше. Снижалось также процентное отношение чумных зверьков к общему их числу в зараженных норах.

В зависимости от состояния эпизоотического процесса в очажках менялось соотношение нор с больными и переболевшими песчанками. Если в одиночных чумных норах чаще встречались только больные грызуны или инфицированные блохи, то в очажках из 2-3 нор значительно увеличивалась доля нор только с чумными грызунами, и отсутствовали норы только с зараженными блохами. На этой стадии развития элементов мелкой структуры эпизоотий доля больных зверьков в чумных норах оказалась самой высокой, а блох – самой низкой. В более крупных очажках (5-7 и 9-16 нор) возрастал удельный вес нор с одновременным выявлением зараженных песчанок и блох (7-22%), только инфицированных блох (9-14%) и только зверьков с антителами к FI (32-50%). Описанные закономерности изменения соотношения нор с зараженными объектами и иммунными песчанками можно трактовать как признаки ослабления интенсивности эпизоотического процесса по мере увеличения размеров очажков.

Наблюдения показали, что обособленные группы нор с иммунными песчанками без чумы являются следами активных в прошлом очажков. На схемах ключевых участков норы с переболевшими грызунами располагались неравномерно и образовывали компактные группы.

Структура и размеры очажков с инфицированными и переболевшими животными были сходными. На участках эпизоотий преобладали небольшие очажки из 2-3 «чумных» нор или 2-4 жилища с иммунными песчанками (59-60%). Около одной трети очажков насчитывали 5-8 нор с зараженными животными или только с переболевшими зверьками. На этой стадии в большинстве чумных очажков эпизоотический процесс заканчивался. Поэтому более крупные очажки из 9-16 нор регистрировали лишь в отдельных случаях.

В сезонном аспекте наблюдали следующую картину. Во все сезоны в норах песчанок чаще встречались лишь единичные инфицированные особи. Однако более интенсивное внутрисемейное заражение грызунов отмечено в весенний период. Доля нор с большим числом зараженных зверьков в это время возрастала и почти в каждой норе регистрировали по два больных зверька, а в отдельных норах и по 3-4.

В большинстве случаев в норе обнаруживали лишь по 1-2 инфицированной блохе. В каждой пятой-шестой норе эктопаразитов было от 3 до 10, и только в единичных норах регистрировали от 16 до 190 зараженных блох.

В каждый сезон соотношение нор с разным числом зараженных блох менялось. Наибольшее количество нор с инфицированными блохами отмечено при весеннем и зимнем обострении чумы. Активизация эпизоотического процесса весной связана с наличием зараженных блох рода *Xenopsylla*. В этот сезон чаще выявляли норы с 1-2 инфицированными блохами, но в каждой третьей из них регистрировали три и более зараженных эктопаразитов. Летом эпизоотии, как правило, затухали. Обострение эпизоотического процесса в начале лета (июнь) наблюдали только на одном участке. Несмотря на очень высокую зараженность больших песчанок (8,1%), при сборе блох из 95 нор, обнаружена только одна инфицированная.

Так же как и весной, в зимний период в норах чаще регистрировали по 1-2 инфицированной блохе, однако доля нор с тремя и более чумными эктопаразитами снизилась почти в два раза (Седин, 1979).

С интересом воспринимая фактические данные цитируемого автора о мелкой структуре эпизоотии, не следует забывать, что работа велась с постоянным изъятием животных и микробов чумы, нарушая естественный ход эпизоотии. Следовательно, можно полагать, что величина очажков, продолжительность их существования и другие харак-

теристики без вмешательства извне окажутся несколько иными, скорее всего, в сторону увеличения показателей (размеры, время существования очажков и т.д.).

Е.В.Ротшильд (1978) дает следующую характеристику структурных элементов эпизоотии чумы в популяциях большой песчанки (на примере Предустюртского пустынного очага).

Мелкая структура эпизоотий. Расстояния между чумными норами внутри очажков, как правило, не превышали 220 м и в среднем составляли в сплошных поселениях 110 м, а в ленточных – 140 м. Между очажками чаще всего было более 300 м, в среднем соответственно 480 и 680 м. В промежутках между двумя чумными норами в очажках оказывалось не более 1-2 нор со здоровыми животными, между очажками было нередко две и более нор.

Из всех чумных нор на ключевых участках 9 располагались по одной. Остальные 107 группировались в 15 очажков, в каждом из которых было от 2 до 16 чумных нор, в среднем по 7,1. В очажках такого размера обнаруживали от одной до 10 (в среднем 3,8) больных чумой песчанок.

Зараженных блох в каждом случае насчитывалось от единичных до полусотни, в крупных очажках их обнаруживали в среднем по два десятка (блох из нор вылавливали не полностью и часть зараженных особей, несомненно, не выявляли). Больные грызуны и зверьки с антителами к чумному микробу (переболевшие) составляли в крупных очажках летом и осенью около 40-50% от общего числа песчанок в каждой группе нор, включая норы, расположенные в промежутке между чумными. Число нор с зараженными животными и переболевшими песчанками доходило в одном очажке максимально до 20. Очажки занимали в среднем по 12 га площади. Расстояния между крайними зараженными норами составляли от 70 до 1300 м, в половине случаев – более 400-500 м.

В сплошных поселениях на очажки приходилось 15% площади эпизоотийных пятен и 90% нор с чумными животными.

Средняя структура эпизоотий. На стационаре (площадью 670 км²) на протяжении трех лет, весной, летом и осенью, наблюдали эпизоотии чумы. В каждый сезон фиксировали от 2 до 6, в среднем – 4 эпизоотийных пятна. При этом более или менее полно было оконтурено 31 пятно. Из них больше половины (16) занимали 6-17 км². В местах частого повторения эпизоотий, по 3-7 раз на одном месте, пятна были заметно крупнее. По 6 раз здесь регистрировали случаи, когда их площадь равнялась 21-41 и 51-89 км². Во все теплые сезоны года отмечали самые различные по площади пятна, крупнее всего, однако, они были летом.

Те пятна, в пределах которых эпизоотии развиваются с особым постоянством (в данном конкретном случае все три года наблюдений и не менее 2-3 сезонов каждый год) считаются участками стойкого сохранения чумы, или ядрами. На описываемом стационаре (670 км²) выявлено три ядра площадью 29, 45 и 58 км² и в целом на них приходилось 20% площади стационара.

Ядра располагались группами. Расстояния между их условными границами составляли часто лишь 2-3 км. В ядрах отмечена довольно высокая интенсивность эпизоотического процесса. На стационаре в течение двух лет наблюдений отмечали каждую весну и осень около 6% нор с чумными животными и около 2-3% зараженных больших песчанок. Среди взрослых зверьков с антителами к чумному микробу было 24% особей. Для примера, на участках с периодическим проявлением чумы, инфицированных нор и песчанок выявлено в 4-5 раз меньше. Характерной особенностью эпизоотий чумы в ядрах оказался их сезонный ритм. Наибольшего распространения эпизоотии достигали летом. В это время они занимали в среднем 25% площади. Весной и осенью площадь эпизоотийных пятен была примерно вдвое меньше.

Приведенные материалы позволяют сделать вывод, что места стойкого сохранения чумы (ядра) отличаются от остальной территории участков очаговости прежде всего сезонным ходом эпизоотического процесса. Для ядер характерен закономерный переход летних эпизоотий в осенние, в то время как на соседних участках активные и широко распространенные летние эпизоотии редко продолжают дольше этого сезона. Конец лета, видимо оказывается критическим для чумы периодом, и характерная особенность ядер как раз и заключается в том, что здесь обеспечены условия переживания микроба чумы в это время.

При анализе размещения пятен эпизоотий посредине их четко выделялись центральные части, где чума регистрировалась особенно часто. Центральные части ядер составляли примерно треть их площади и занимали 12, 14 и 18 км². Значение центральных частей ядер видно при сравнении хода эпизоотического процесса по участкам во время сезонов, которые отличались разной интенсивностью эпизоотий (в целом для всей территории стационара).

При минимальном развитии эпизоотий чумные норы, как правило, обнаруживались только в центрах ядер и очень редко – на их периферии или в ближайших окрестностях. При среднем уровне развития чумы эти различия сглаживались, хотя и были заметными, при максимальном – оказывались несущественными.

Резюмируя собственные наблюдения и материалы других специалистов, Е.В.Ротшильд (1978) пишет, что можно рассматривать структурность как общую черту

всех проявлений природной очаговости болезни, кратковременных и многолетних. Обособленные составные части четко выражены в размещении сезонных эпизоотий. В то же время отчетливо различаются разные участки отдельного очага по многолетней динамике чумы среди грызунов. Некоторые характеристики временной структуры чумных эпизоотий, установленные в поселениях больших песчанок, видимо, свойственны разным очагам. Особенности же устойчивых частей очага, изученные в Северо-Восточном Прикаспии, возможно, имеют лишь региональное значение.

В том и другом случаях структурные единицы бывают разной величины и сложности. Достигнутая изученность этого явления позволяет различать внутри очага элементы трех рангов, образующие мелкую, среднюю и крупную структуры. Линейная протяженность их измеряется соответственно сотнями метров, немногими километрами и десятками километров.

При таком разнообразии строения составные части очага находятся обычно в довольно ограниченном диапазоне состояний. Пространственная структура выглядит в этом смысле как некоторое ограничение возможных способов размещения зараженных чумой животных в природе. Это представление расходится с некоторыми распространенными взглядами. Например, обычно считают, что эпизоотии чумы могут развиваться при разном уровне зараженности грызунов. Между тем, соответствующие измерения внутри структурных единиц показывают значительную стабильность ряда характеристик. В эпизоотийных пятнах – временных единицах среднего ранга – заражается примерно одинаковая часть обитающих здесь больших песчанок. В небольших пределах изменяется размер мелких структурных единиц – очажков чумных нор. Сходными по площади оказались участки длительного сохранения чумы, установленные в поселениях этих грызунов.

Интенсивность чумного эпизоотического процесса среди больших песчанок внутри структурных единиц достигает значительной величины. В очажках в течение 1,5-3 месяцев их существования заражается примерно две трети зверьков, внутри пятен за то же время – половина грызунов. На участках устойчивого сохранения чумы в течение года болеет в среднем треть песчанок. Однако по достижении такого уровня развитие структурных единиц ограничивается. Очажки замедляют свой рост, когда чума распространяется на десяток соседних нор. В пределах пятен в теплое время года эпизоотический процесс продолжается на одном месте обычно не более 2-3 месяцев. Даже в местах стойкого сохранения чумы летом и осенью эпизоотии проявляются лишь на третьей части площади пятен, развивавшихся в предыдущий сезон.

Развитие эпизоотийных структур в поселениях больших песчанок, вероятно, связано с перемещением чумы, но скорость этих процессов невелика. Очажки растут или смещаются не более чем на 150-200 м в месяц. Пятна могут передвигаться за это время на 1-2 км. «Блуждание» пятен отмечается и в местах стойкого сохранения чумы, но обычно через сезон эпизоотии здесь вновь возникают на старых местах.

Благодаря перемещениям эпизоотийных пятен участки многолетнего сохранения чумы, установленные в Северо-Восточном Прикаспии, измерялись не менее чем 3-6 десятками квадратных километров. Эти единицы, очевидно, можно отнести к среднему рангу. На участках с ленточными поселениями больших песчанок здесь обитает одновременно около 2-3 тыс. зверьков, в сплошных поселениях – до 10-20 тыс. Характерная особенность эпизоотий в таких местах – регулярное и довольно стабильное проявление в разные сезоны и годы.

На большей же части площади крупных структурных единиц очага, так называемых участков очаговости, эпизоотии возникают периодически. Наибольшего развития в изученном районе они достигают летом, но потом их распространение быстро сокращается. Внутри участков очаговости выделяются и другие составные части, в частности своего рода отрицательные аномалии. Это – довольно крупные участки густых поселений больших песчанок площадью в несколько десятков квадратных километров, с устойчиво высокой численностью зверьков, где эпизоотии за время наблюдений не получили сколько-нибудь существенного распространения, хотя вблизи границ таких массивов чума регистрировалась все это время постоянно.

Распределение больших песчанок и структурные элементы очага. Весной и осенью за все годы наблюдений в сплошных поселениях со средней плотностью нор эпизоотии занимали примерно в два раза меньше площади, а в редких – в 3-5 раз меньше, чем в густых поселениях. Летом при более широком распространении чумы эти различия были выражены меньше. В годы с малораспространенными локальными эпизоотиями их площадь резко сокращалась в поселениях с низкой и средней плотностью нор и очень мало – в местах с высокой плотностью. На участках с ленточным размещением немногочисленных нор песчанок эпизоотии достигали значительного распространения, особенно весной.

Различия в площади эпизоотий между весной и летом при низкой и средней плотности нор выражены сильнее, чем при высокой. Эта особенность, видимо, связана с большой скоростью разноса чумы в первых двух случаях.

Все сказанное выше характеризует динамику пятен сезонных эпизоотий, т.е. временных структурных элементов. Еще более существенно сказывается плотность насе-

ления грызунов на существовании устойчивых частей очага. Участки наиболее стойкого сохранения чумы (центры ядер), обнаруженные в результате трехлетних наблюдений, почти целиком приходились на густые поселения больших песчанок. Места 2-4-кратно повторяющихся эпизоотий включали также поселения со средней плотностью нор грызунов. И только на распространении участков редких эпизоотий плотность нор сказывалась мало. Широким распространением чумы характеризовались редкие ленточные поселения. В некоторых местах стационара распространение чумы было затруднено, и следов эпизоотий в течение трех лет не фиксировали. Такими особенностями отличалась примерно одинаковая часть поселений песчанок с высокой и средней плотностью нор и вдвое большая часть с низкой плотностью.

В Кызылкумском пустынном очаге элементы структуры эпизоотии чумы описывают следующим образом (Ривкус и др., 1985). В пределах эпизоотического участка процесс передачи возбудителя чумы чаще всего происходит одновременно в нескольких пунктах, но на пространстве, составляющем лишь небольшую часть территории. В таких эпизоотических пунктах норы с зараженными чумой песчанками и блохами располагаются в виде мелких очажков. Каждый из них представляет собой группу соседних нор, между населением которых происходит постоянный контакт. Количество очажков на территории зависит главным образом от интенсивности эпизоотии. В большинстве случаев они отделены друг от друга значительным числом нор с незараженными или иммунными животными. Часто чума у Кызылкумских грызунов протекает остро, в короткие сроки, за 3-4 суток, приводит их гибели. Блохи, заражающиеся на зверьках во время появления у них бактериемии, способны к передаче возбудителя другому зверьку в среднем на протяжении первой недели после их инфицирования. Небольшие размеры очажков и их постоянное «перемещение» создают чрезвычайно пеструю мозаику эпизоотических показателей. На участке в 100 га можно обнаружить в одно и то же время в группе одних нор остро развивающуюся эпизоотию, в группе других - ее окончание, в третьих - начало. Часть нор, не пораженных чумой, представляет собой «резерв», обеспечивающий дальнейшее существование чумы.

Группировки очажков («эпизоотические пятна»), определяют среднюю структуру эпизоотии. Эпизоотические пятна представляют собой участки территории, на которых в данный отрезок времени происходит распространение инфекции среди значительного числа восприимчивых к чуме животных. Они могут занимать от нескольких сотен до миллиона гектаров и более. Выявление их, как правило, ведется путем исследования носителей и переносчиков чумы, выловленных из ряда пунктов в разных местах поселений грызунов. Условная линия, соединяющая крайние пункты обнаружения заражен-

ных животных, является границей эпизоотии. «Пятна», отделенные друг от друга несколькими пунктами, на которых не найдены инфицированные или иммунные к чуме животные, могут считаться относящимися к разным эпизоотиям. Количество эпизоотических пунктов в каждом таком пятне на протяжении года значительно меняется. Сезонные изменения доли пораженной территории определяются процентом пунктов с зараженными или серопозитивными животными из числа всех обследованных на эпизоотических участках. В течение года наибольшее территориальное распространение эпизоотии получали в октябре-декабре и апреле-мае, что совпадает с динамикой развития отдельных очажков чумы. Такое «эпизоотическое пятно» выявлено в октябрь-ноябре 1975 г. в Восточных Кызылкумах. Из 78 пунктов, где были выловлены песчанки и их блохи на массиве размером в 3,2 млн. га, в 24% случаев обнаружены особи, инфицированные возбудителем чумы. Обитавшие там грызуны имели в крови антитела к фракции I. Кроме того, серопозитивные зверьки зарегистрированы еще на 11 пунктах в пределах эпизоотического участка (38,4% таких пунктов). Общая площадь пораженной территории составляла 1 млн. га. В ее пределах все обследованные пункты имели зараженных или серопозитивных зверьков.

Эпизоотии чумы в популяциях малых песчанок (род *Meriones*).

Е.В.Ротшильд и соавт. (1969), описывая эпизоотию чумы (1962-1967 гг.) в низовьях Урала, связанную с **гребенщиковыми песчанками** (*M. tamariscinus*), отмечали, что эпизоотии среди этих грызунов отличались слабой активностью и чаще всего небольшим распространением. Среди сотен исследованных зверьков обычно находили лишь единичных зараженных песчанок. На тщательно обследованных участках они составляли менее 1%, в отдельных случаях – от 3 до 8%.

Обычно эпизоотии отмечали лишь на небольших участках поселений гребенщиковых песчанок протяженностью в несколько километров или даже сотен метров. Только однажды зараженных песчанок и их блох находили на участке протяжением около 15 км вдоль левого берега Урала. Возбудителя чумы в поселениях песчанок обнаруживали на протяжении 1-3 лет.

Согласно анализу сезонной приуроченности эпизоотий в восточной части Прикаспийского Северо-Западного очага в 1979-1984 гг. (Солдаткин и др., 1986) подавляющее число находок чумных животных сделано в апреле-июне и октябре-декабре. Большая часть штаммов чумного микроба получена от **полуденных песчанок** (*M. meridianus*) и их блох в апреле-мае (97 штаммов) и октябре-ноябре (22 штамма). Хотя единичные находки зараженных чумой песчанок и их блох отмечали и в другие месяцы (табл.4). При этом наблюдаемая частота заражений разных видов грызунов, хорошо

совпадает с периодами повышения их активности, в частности с периодом усиления норовой деятельности (строительство новых нор, гнездовых и кормовых камер и т.д.). В частности, многие обитающие здесь фоновые виды песчанок весной (март-апрель) строят выводковые норы, а осенью (октябрь-ноябрь) - зимовочные. Кроме того в периоды, совпадающие во времени с активным размножением зверьков, резко возрастает и частота посещения ими обитаемых и необитаемых нор.

Таким образом, полученные результаты подтверждают наличие сезонных перепадов в проявлениях чумы: установлено отсутствие зараженных животных или очень их малое количество в январе-феврале и июле-сентябре.

Таблица 4

Сезонность проявлений чумы в 1979-1986 гг. в восточной части
Прикаспийского Северо-Западного очага

Название вида	Количество штаммов чумного микроба, выделенных от разных видов мелких млекопитающих и их блох в отдельные месяцы										Всего
	I	III	IV	V	VI	VII	IX	X	XI	XII	
Полуденная песчанка	-	5	68	29	4	1	2	17	5	2	133
Гребенщикова песчанка	-	4	18	1	-	-	1	6	18	1	49
Малый суслик	-	1	11	21	12	-	-	-	-	-	45
Домовая мышь	7	3	17	-	1	-	-	4	55	6	93
Серый хомячок	1	2	4	1	-	1	-	2	14	-	25
Полевая мышь	1	-	-	-	-	-	-	-	2	-	3
Малая белозубка	2	1	-	-	-	-	-	-	2	1	6
Итого	11	16	118	52	17	2	3	29	96	10	354

Для основного носителя чумы – полуденной песчанки (Волго-Уральский песчаный очаг), свойственна в целом относительно высокая численность, колебания которой, хотя порою и значительны, никогда не приводят к катастрофическим вымираниям. Поселения полуденных песчанок являются практически непрерывными. Кроме полуденных песчанок, почти повсеместно здесь встречаются гребенщикова песчанки, численность которых значительно менее устойчива и в большинстве мест ниже численности полуденных песчанок. Лишь в отдельные годы с повышенным увлажнением и хорошей вегетацией растительности уровень численности гребенщиковых песчанок может значительно повышаться и этот вид на короткое время может даже доминировать в биоценозе (в оптимальных для него стадиях).

На обоих видах песчанок паразитирует несколько видов блох: весенне-летние – *Xenopsylla conformis*, осенние – *Coptopsylla lamellifer*, круглогодично встречаются в

шерсти грызунов *Ceratophyllus (Nosopsyllus) laeviceps* и зимние норовые блохи *Rhadinopsylla cedestis*. Индексы блох на полуденных песчанках и в их норах значительно ниже, чем на гребенщиковых песчанках и в их норах.

В результате радиоактивного мечения грызунов в Волго-Уральских песках было установлено (Мокриевич и др., 1969), что абсолютное число блох, «заражающихся» на гребенщиковых песчанках, обычно больше, чем на полуденных.

Весной и осенью на песчанках питалось значительно больше *Nosopsyllus laeviceps* и *Xenopsylla conformis*. Летом почти единственной блохой была *X. conformis*, а зимой – *N. laeviceps*. Эти данные говорят за то, что летом пассирование чумного микроба осуществляется благодаря *X. conformis*, а зимой – за счет *N. laeviceps*. В развитии же активной эпизоотии, которая, как правило, приходится на весну и осень, принимают участие, видимо, оба вида блох.

Хотя зараженных чумой песчанок можно встретить в любое время года, эпизоотии чумы в этом очаге имеют ясно выраженный сезонный характер. Эпизоотическая кривая характеризуется отчетливой двухвершинностью, с первым пиком в весенне-раннелетний период и вторым пиком осенью. Летом, в июле-августе, и зимой отмечается резкий спад эпизоотии, до полного прекращения возможности обнаружения зараженных чумой грызунов и эктопаразитов.

При рассмотрении эпизоотической кривой прежде всего обращает на себя внимание явное несовпадение ее с кривой сезонной динамики численности песчанок. Для последней характерен довольно плавный, непрерывный подъем от ранневесенних месяцев до осени и последующий спад в течение зимы. Таким образом, осенний эпизоотический пик в общем точно совпадает с осенним пиком численности песчанок. Иная картина наблюдается весной. Численность песчанок в это время минимальна. Тем не менее, на ее фоне развивается весенняя эпизоотия. Затем, в июне, несмотря на продолжающееся нарастание численности носителей инфекции, эпизоотия затухает, а потом в июле и августе почти прекращается, хотя размножение песчанок продолжается непрерывно.

Весенний подъем эпизоотической кривой объясняется резким возрастанием активности песчанок и интенсивности контакта между ними, а также контакта с норами в связи с началом периода спаривания, расселения обитателей из зимовочных нор, наступлением теплой погоды и т.п. Это возрастание активности и контактов, несомненно, полностью компенсирует дефицит численности.

Имеются две основные причины летнего затухания эпизоотий в Волго-Уральских песках. Прежде всего, следует принять во внимание значительное снижение

активности блох в летние месяцы, когда количество блох, мигрирующих к устьям нор, заметно уменьшается. Основную же роль играет, видимо, снижение активности самих песчанок, которое начинается еще в конце апреля или начале мая. Активность зверьков падает до конца июня, после чего сначала медленно, а затем все быстрее нарастает и достигает максимума в сентябре-октябре.

Анализ течения эпизоотий чумы на грызунах Волго-Уральских песков позволяет сделать вывод, что на разных этапах эпизоотического периода, длящегося от конца марта до декабря, определяющую роль играют различные факторы. Ранней весной – это высокая активность песчанок (связанная, прежде всего, с началом размножения) в течение любого времени суток. Определенную роль может играть в это время и более высокая инфекционная чувствительность грызунов, ослабленных за время зимовки. В конце весны – начале лета на первый план выступает сокращение контактных связей между зверьками вследствие резкого уменьшения периода их активной жизнедеятельности на протяжении суток и уменьшения количества посещаемых ими нор. Видимо, это обстоятельство оказывает более сильное влияние на ход эпизоотии, чем продолжающееся нарастание численности носителей.

Осенью определяющее влияние на характер течения эпизоотии приобретают как сильно возросший уровень численности зверьков, так и высокая их активность, связанная с подготовкой к зиме и протекающая вновь на протяжении любого времени суток.

Вряд ли нуждаются в специальном анализе факторы, обуславливающие прекращение эпизоотии зимой.

Поскольку гребенщиковые песчанки почти всегда в том или ином количестве сопутствуют поселениям полуденных песчанок, они неизбежно и легко вовлекаются в возникшую эпизоотию. Последствия такого вовлечения весьма значительны и накладывают свой отпечаток на характер дальнейшего течения эпизоотии. Известно, что гребенщиковые песчанки, имея те же самые виды блох, что и полуденные, значительно более заблошивлены, чем последние. Поэтому, болея чумой в острой форме, гребенщиковые песчанки, особенно при высокой их численности, в огромной степени способствуют резкому нарастанию интенсивности эпизоотии (Петров, Шмутер, 1958).

Распространение чумного микроба среди грызунов в Волго-Уральских песках может происходить относительно медленно. За время, необходимое для завершения полного цикла передачи, т.е. примерно 10-12 суток, эпизоотия может продвинуться на 150-200 м от места, где находилась больная песчанка с бактериемией (Мокриевич и др., 1969).

И.Г.Карнаухов и соавт. (2001) приводят данные по многолетней и сезонной эпизоотической активности Волго-Уральского песчаного очага (рис.2,3).

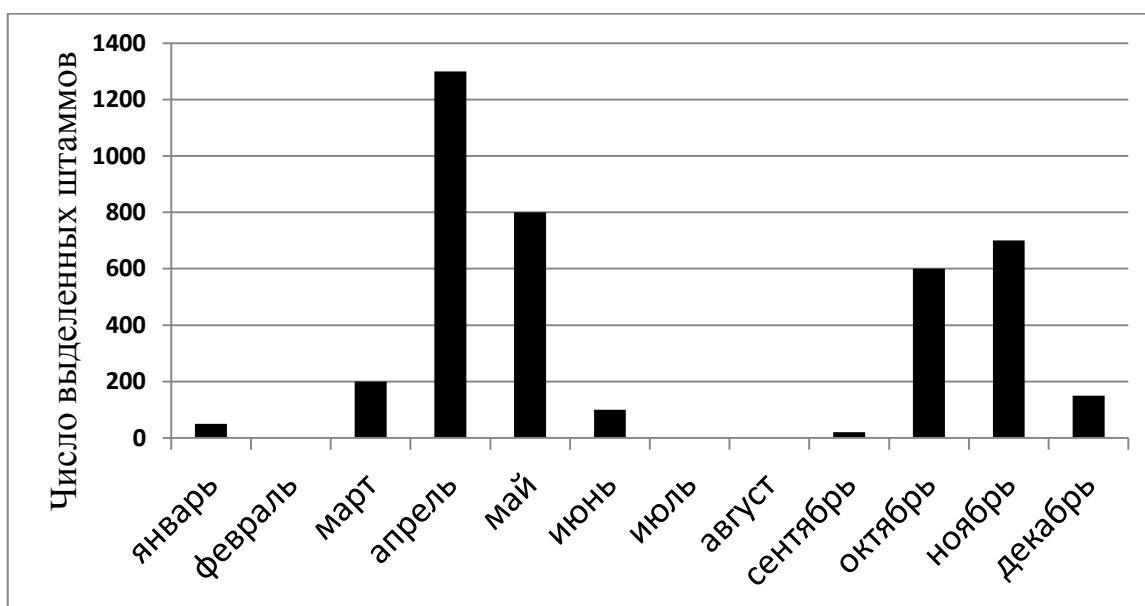


Рис. 2.Сезонность выделения штаммов возбудителя чумы в Волго-Уральском песчаном очаге в период 1960-1991 гг.

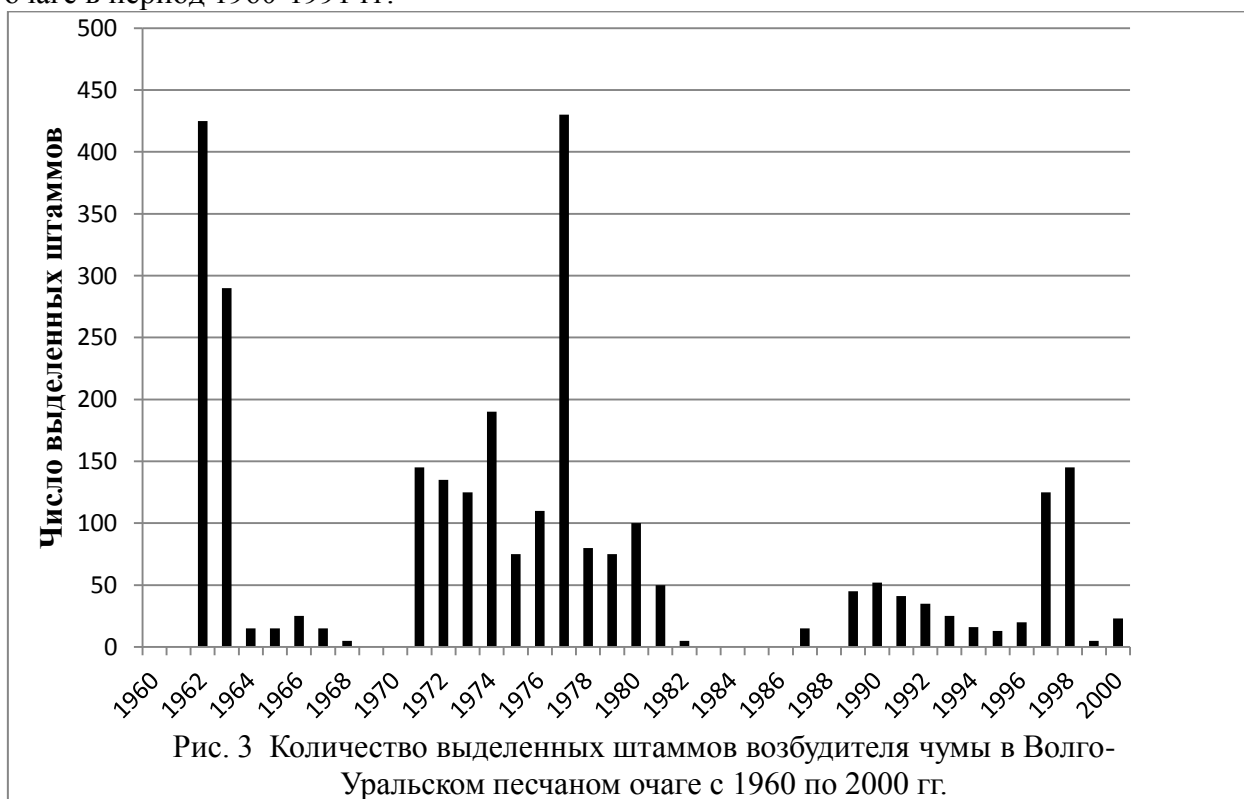


Рис. 3 Количество выделенных штаммов возбудителя чумы в Волго-Уральском песчаном очаге с 1960 по 2000 гг.

Эпизоотическая активность Волго-Уральского песчаного очага высокая (индекс эпизоотичности - 0,6). За все годы наблюдений в очаге изолировано около 3 тыс. штаммов возбудителя чумы, из которых большая часть получена от блох (63%), меньшая — от грызунов (37%). Среди зараженных объектов значительно преобладали основные носители и переносчики возбудителя — два вида малых песчанок (35% штаммов) и их специфические блохи (60%).

Продолжительность, экстенсивность и кратность эпизоотий в различных частях очага существенно различались. Динамика активности очага характеризовалась сменой разлитых интенсивных эпизоотий локальными проявлениями чумы. При ее анализе за весь период наблюдений хорошо просматриваются 4 выраженных эпизоотических цикла продолжительностью от 6 до 12 лет. Какого-то четкого их ритма не наблюдалось. Промежутки между ними, когда возбудителя чумы не обнаруживали, варьировали от 3 до 6 лет. Как правило, сколько-нибудь интенсивные и разлитые эпизоотии развивались в течение нескольких смежных сезонов на протяжении 2 лет (Матросов, 1992). Наиболее крупные проявления чумы на грызунах отмечались в 1937-1938, 1940-1941, 1945-1946, 1951-1952, 1962-1963, 1966, 1971-1972, 1974, 1976-1977, 1979-1980, 1990-1991, 1998-1999 годах. Выявляется ярко выраженная сезонность эпизоотий. Они начинались в марте, достигая пика в апреле - начале мая, а к июню шли на спад. Осенью эпизоотии обнаруживались со второй половины октября, продолжаясь до ноября-декабря. Все циклы начинались и заканчивались в весенний период. В 50% случаев весенние эпизоотии продолжались к осени прошлого года. Как правило, все осенние эпизоотии «переходили» через зиму и продолжались весной следующего года.

Эпизоотии чумы за весь период наблюдений в этом очаге регистрировались на площади 2068 тыс. га, что составляет 36,8% территории. При эпизоотологическом районировании здесь выявляется по одним данным (Матросов и др., 1996а), по крайней мере 3 участка стойкой энзоотии чумы («ядер энзоотии»), где возбудитель обнаруживался почти во все эпизоотические циклы, по другим (Кузнецов, 2005) – 5 участков. Эти ядра не имеют четкой обособленности и разделены лишь территориями с более редкими эпизоотическими событиями. Суммарная площадь этих «ядер» очага оценивается в 66,4 тыс. га, что составляет лишь 1,2% от всей его площади. Зона периодических проявлений чумы, где эпизоотии регистрировали многократно в течение 1-2 циклов занимает 415 тыс. га (7,4%). Площадь территории с редкими проявлениями чумы (от 1 до 3 раз в течение 1 эпизоотического цикла) составила 1585 тыс. га (28,2%) (Матросов и др., 1996а).

Изучение пространственной структуры эпизоотий чумы в популяциях полуденных и гребенчиковых песчанок показало, что отдельный городок (сложная семейная нора) с зараженными животными является ее основным составным элементом. Первичной пространственной эпизоотийной структурой является естественное скопление нор (городков) с зараженными обитателями. Наблюдения показали, что первичные очажки, включающие несколько (2-12) «зараженных» городков, сохраняются на протяжении нескольких месяцев. Так, из 6 чумных очажков, выявленных осенью, весной следую-

щего года в 4 вновь регистрировали зараженных блох или переболевших песчанок. На другом участке (площадью 400 га) в течение трех лет в том или ином его месте выявляли чуму хотя бы по одному сезону: выявляли от 1 до 4 очажков в сезон и от 1 до 4 отдельных зараженных городков. Из 15 очажков 2 сохраняли локализацию от весны к осени и 2 – от осени к весне. Зараженные отдельные городки всякий раз выявляли на новом участке (Постников и др., 1983; Попов и др., 1994а).

На основании изучения и анализа мелкой структуры очажков отмечается, что распределение зараженных объектов по территории носит случайный характер (Постников и др., 1977). Вместе с тем наблюдается приуроченность участков стойкой энзоотии к реликтовым ландшафтам степного комплекса - фациям ашиков, соров и солончаков, представляющих собою участки повышенного местного увлажнения в песчаной полупустыне (Матросов, 1992).

Участие **краснохвостых песчанок** (*Meriones libicus*) в эпизоотиях чумы известно для всех очагов, где только встречаются эти грызуны. Однако роль, которую играет этот вид в эпизоотиях в разных очагах, далеко неодинакова. Объясняется это значительными различиями в экологии и, возможно, физиологии между популяциями песчанок.

Одна из важнейших экологических особенностей краснохвостой песчанки в Закавказском равнинно-предгорном очаге (где она – основной носитель), играющих немаловажную роль для возникновения и развития чумного эпизоотического процесса, это - значительные колебания численности. При этом, в оптимальных участках ареала численность краснохвостых песчанок хотя и заметно изменяется по годам (в 4-5 раз), однако не бывает низкой повсеместно. Всегда можно встретить поселения с плотностью 10-30 зверьков на 1 га. В годы подъема средние показатели плотности населения песчанок достигают 15-30, а максимальные – 50-80 особей на 1 га. Вслед за нарастанием численности носителя идет увеличение численности блох, однако с запозданием, примерно на один год (индексы обилия основных переносчиков – *Xenopsylla conformis* и *Nosopsyllus laeviceps* в норах и на зверьках от 1 до 10).

Многолетним циклам высокой численности носителя, которые повторяются, примерно, каждое десятилетие, соответствуют и циклы эпизоотий. Первый из них продолжался 7 лет (1953-1959 гг.) и второй также 7 лет (1965-1971 гг.). Межэпизоотический период длился 5 лет (1960-1964 гг.).

В очаге наблюдается два типа проявления эпизоотий. На участках, сплошь заселенных краснохвостыми песчанками при высокой численности переносчиков эпизоотия протекает остро (носит взрывной характер) и за короткое время охватывает значи-

тельную площадь. Такие территории в течение 5-6 месяцев практически освобождаются от грызунов, а единичные зараженные чумой блохи обнаруживаются непродолжительное время.

В мелкоочаговых поселениях краснохвостых песчанок, располагающихся лентами или островками по склонам холмов и оврагов, наблюдаются высокие показатели численности носителя и переносчиков (соответственно 2-7 зверьков на 1 га, индекс обилия блох в пределах 1), хотя в целом процент заселенности территории грызунами невелик. В этих условиях эпизоотии носят точечный характер и продолжаются в течение нескольких лет.

Эти два типа эпизоотий чумы определяются характером поселений основного носителя и прямо не зависят от популяционной инфекционной чувствительности краснохвостых песчанок, численности последних и блох в целом в поселении (Алиев и др., 1977).

Наблюдаются и сезонные колебания численности основного носителя. Так, осенью для краснохвостых песчанок характерны массовые кормовые перемещения зверьков, в результате которых в отдельных стациях (понижения с солянками) численность возрастает за сезон в 10-17 раз.

По сезонам наибольшая интенсивность эпизоотий отмечается весной (38,3% выделенных штаммов) и зимой (34,5% культур), осенью выделяют 22,3% штаммов, а минимальное их количество (4,9%) приходится на летние месяцы – период резкого падения активности носителей и переносчиков (Климченко, Лобанова, 1978).

Говоря о сезонных особенностях эпизоотий в популяциях краснохвостой песчанки П.И. Ширанович и соавт. (1983) отмечали, что наивысшие показатели зараженности животных в одну из эпизоотий были характерны для весны и лета (зараженность песчанок 14,4%, блох – 6,1%), в следующем цикле – осенью и зимой (7,7% и 20,4% соответственно). В Закавказском равнинно-предгорном очаге эпизоотии среди краснохвостых песчанок не имеют строгой сезонной приуроченности и их интенсивность по годам и сезонам неравнозначна.

А.А.Левина (1960), изучавшая инфекционную чувствительность к чуме краснохвостой песчанки в Туркмении (в эксперименте), наблюдала длительное течение инфекционного процесса у зверьков и что особенно важно – вторичную генерализацию процесса, сопровождающуюся бактериемией через 368 и 460 суток после заражения. На основании этих наблюдений цитированный специалист делает вывод, что длительно болеющие краснохвостые песчанки могут легко сохранять возбудителя чумы в своем организме на протяжении межэпизоотических сезонов (возможно и проносить его от

одного года к другому) и заражать при генерализации инфекционного процесса новые поколения блох.

Выделенные на территории очага штаммы возбудителя чумы относятся к основному подвиду – *Y. pestis subsp. pestis*. На фоне высоковирулентных штаммов в разные годы и на различных эпизоотических участках выделяли культуры с пониженной вирулентностью. Так, штаммы, выделенные от аргасовых клещей и трупа зайца, оказались авирулентными. Отмечены также случаи подтверждения неоднородного состава микробных популяций с преобладанием авирулентных клеток.

Характеризуя пространственную структуру очага отметим, что площадь, входящая в общий контур очаговой зоны, составляет более 40 тыс. кв. км, хотя площадь с непосредственным проявлением чумы равна 26480 кв. км.

Значительная часть Закавказского равнинно-предгорного очага (в границах официально зарегистрированных мезоочагов) была поражена в то или иное время эпизоотическими проявлениями чумы. Возбудитель зарегистрирован на территории 131 сектора, что составляет 49% от общего их числа (268). Исключение представляет только Мильско-Карабахский очаг, где эпизоотии были обнаружены лишь на 12% его площади.

Впервые зараженных чумой грызунов в Закавказском равнинно-предгорном очаге чумы выявили в 1914 г. Затем эпизоотии чумы среди краснохвостых песчанок были установлены в 1953 г. и лишь с этого года началось систематическое эпизоотологическое обследование Азербайджана. В этом году эпизоотии протекали на Апшероне, в Кобыстане и в Самур-Дивичинской низменности (Кобыстанский очаг). В 1954 г. возбудитель чумы в этих районах выделен не был. С 1955 по 1959 гг. (в течение 5 лет подряд) эпизоотии чумы в популяциях песчанок и их блох регистрировали на шести участках, причем в Бозчэли она продолжалась четыре года подряд (с 1955 по 1958 гг.), на Боздаге отмечены локальные проявления в 1956 и 1957 гг. Продолжительное течение чумного эпизоотического процесса (1955–1959 гг.) наблюдалось в Восточной Джейранчэли. Локальные эпизоотии и единичные штаммы обнаружены в эти годы при обследовании Ширванской степи (1958 г.), в Мильско-Карабахской степи (1955–1956 и 1959 гг.), на территории Самур-Дивичинской низменности (1955 г.) и в Аджиноурской степи (Йорский очаг – 1960 г.). В последнем случае один штамм возбудителя выделен из клеща, снятого с убитого шакала.

В последующие 5 лет (1960–1964 гг.) эпизоотии чумы в равнинно-предгорном Азербайджане зарегистрированы не были. Но с 1965 по 1971 гг. (в течение 7 лет) эпизоотический процесс проявлялся в 7 районах. С наибольшей интенсивностью эпизоотии протекали в Кобыстанском, Бозчэльском, Гянджа-Казахском и Джейранчэльском очагах.

Локальные эпизоотии отмечены в Кобыстанском очаге на Апшероне (1966 и 1968 гг.) и в Ширванской степи (1965 г.).

В 1976–1978 гг. эпизоотия чумы в поселениях краснохвостой песчанки регистрировалась на территории Апшерона (Кобыстанский очаг), причем наиболее интенсивная в восточной его части на площади более 40 тыс. га (Природные очаги чумы..., 2004).

Для **песчанки Виноградова** (*M. vinogradovi*) характерны большие колебания численности. Кратковременные подъемы сменяются продолжительными периодами депрессии численности. В Приараксинском низкогорном очаге высокой численности популяция песчанки Виноградова (основной носитель в очаге) достигла осенью 1967 года – до 60-80 зверьков на 1 га (37 зверьков в среднем). К этому времени достигла высокого уровня также численность песчаночьих блох – от 600 до 2000 экземпляров на 1 га.

На фоне высокой численности носителей и переносчиков возникла и развивалась весьма интенсивная эпизоотия чумы, начавшаяся в ноябре 1967 и угасшая в июле 1968 года. За этот период площадь эпизоотического участка составила 100 тыс. га. Выделено 242 штамма микроба чумы от песчанок Виноградова и 360 культур от блох песчанок (от *Xenopsylla conformis* - 250, от *Ceratophyllus iranus* - 96 культур). Прослеженную эпизоотию можно разделить на 3 периода.

Первый период – нарастания процесса (ноябрь-декабрь). Зараженность песчанок составляла 6-7%.

Второй период – разгара эпизоотии (январь – конец марта). Зараженность популяции песчанок достигла 40%. В результате вымирания от чумы численность песчанок к концу периода снизилась почти в 2 раза.

Третий период – на части эпизоотического участка проведены дератизационные работы, поэтому произошло десятикратное снижение численности песчанки Виноградова и угасание эпизоотии. Однако эпизоотический процесс продолжался до июля включительно на участках, не подвергшихся воздействию дератизационных мероприятий и зараженность зверьков достигала 30%.

Обращает на себя внимание относительная редкость обнаружения зараженных чумой живых песчанок Виноградова (выловленных для исследования). Из числа 1625 исследованных зверьков только 19 (1,2%) оказались зараженными чумой. В то же время находили много трупов песчанок, погибших от чумы. Так, из 200 исследованных трупов от 161 (80,5%) удалось изолировать возбудителя чумы. Следует отметить, что отрицательные результаты исследования в основном относятся к трупам с далеко зашедшими процессами разложения, так что реальная цифра зараженности, видимо, зна-

чительно выше. Подавляющее большинство погибших песчанок Виноградова обнаружено при раскопке нор. Их находили или в гнезде, или реже – в ходах норы поблизости от гнезда.

Очень интересным является факт практически полного вымирания семей, заселяющих норы. В ноябре-декабре в норах обнаруживали от 3 до 7 трупов песчанок, в феврале в отдельных норах удавалось обнаружить по 10-12 трупов. Часто, наряду с недавно погибшими зверьками, обнаруживали и сильно разложившиеся трупы. Нельзя исключить, что поэтапное заражение песчанок из одной семьи происходило воздушно-капельным путем (Алиев и др., 1970; Найден и др., 1970).

П.Ф.Емельянов (1974) изучал пространственную структуру эпизоотий чумы среди песчанок Виноградова. В Закавказье простирается северная часть ареала песчанки Виноградова, где участки более или менее сплошных поселений расположены в Средне-Араксинской котловине, в низкогорном полупустынном поясе. Но уже в верхней части этого вертикального пояса поселения песчанок приобретают вид ленточных и островных, а в следующем, среднегорном степном, они выглядят как мелкоочаговые, т.е. типичные для окраины ареала. Населяющие эти очажки элементарные популяции песчанок обособлены друг от друга рельефными, гидрографическими или эдафическими условиями, поэтому в каждом случае границы элементарной популяции можно четко определить.

Эпизоотии чумы бурно развиваются и протекают лишь в сплошных поселениях с высокой плотностью населения песчанок. В ленточных и островных поселениях эпизоотии протекают вяло, не охватывая все микропопуляции единовременно.

В результате проникновения чумы в поселения островного типа (основного для окраины ареала песчанки Виноградова в Закавказье), образовалось несколько микроочагов, состоящих из элементарных, относительно обособленных очагов инфекции. Последними являлись небольшие группировки песчанки Виноградова, отделенные друг от друга естественными и созданными деятельностью человека, преградами.

Микроочаги имели разные по площади размеры, от 10 до 200 га. Все они были эфемерными образованиями и прекратили свое существование в течение одного-двух месяцев. Более крупные поселения песчанок смогли поддерживать циркуляцию чумного микроба в течение нескольких сезонов. Для примера приведем более детальное описание одного из микроочагов. Микроочаг, площадью около 800 га, состоял из элементарных очагов, представляющих собой парцеллярные группировки (группы из нескольких соседних взаимодействующих семей, состоящих из близких родственников) песчанок Виноградова на площади до 1-2 га. Эти группировки имели ленточное расположе-

ние. Все выровненные участки описываемого микроочага распаиваются под посевы зерновых орошаемых культур. Поля небольшие, 10-15 га и меньше. Среди пашни имеются небольшие площади залежи. Основная часть популяции песчанок, сосредоточена на окраинах посевов и залежи. Парцеллярные группировки песчанок имели размеры от 0,075 до 2 га. Численность зверьков в них различна, а в среднем 30 зверьков на 1 га, максимально 41 песчанка на 1 га.

Впервые возбудитель чумы выделен здесь в июне 1968 г., в разгар эпизоотии в низкогорном полупустынном поясе. В дальнейшем элементарные очаги обнаруживались то в одной, то в другой парцелле и обычно существовали не более одного сезона. Всего за время существования микроочага было установлено 20 эпизоотических точек, из которых только три проявляли себя в течение двух сезонов (осенью и весной следующего года). Площадь их была 1,5, 1,8 и 2 га. Остальные прекращали свое существование либо в связи с вымиранием зверьков и деградацией нор, либо после распашки. Обитающие в норах блохи, как и сами норы, быстро исчезали при отсутствии хозяина.

1.7. Эпизоотии чумы в популяциях полевков

Эпизоотии чумы в популяциях обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*).

Первая эпизоотия чумы среди грызунов Закавказского нагорья (основной носитель – обыкновенная полевка) была обнаружена на Ленинанском плато осенью 1958 г. В эту эпизоотию, выявленную на 5 участках, с октября по декабрь были вовлечены обыкновенные и общественные полевки, серые хомячки и домовые мыши. В следующем 1959 г. чума была зарегистрирована в мае только среди обыкновенных полевков и лишь на одном из прошлогодних эпизоотических участков. В 1960-1962 гг. на Ленинанском плато, несмотря на тщательное обследование бывших эпизоотических мест и смежных с ними участков, чуму среди местных грызунов не обнаружили. Только осенью 1963 г. в октябре-декабре здесь была вновь зарегистрирована эпизоотия среди обыкновенных полевков и выявлено 4 эпизоотических участка. В 1964 г. эпизоотия среди этих грызунов продолжалась весной (апрель-май) и осенью (октябрь-ноябрь). В летний период был выделен единственный штамм. Всего в 1964 г. было зарегистрировано 6 эпизоотических участков. По сравнению с 1958-1964 гг., 1965 г. характеризовался довольно высокой для этих мест численностью обыкновенных полевков (до 270 зверьков на 1 га). Эпизоотия чумы среди них протекала в мае-июле, затем в сентябре-октябре. В описываемом году было выявлено 9 эпизоотических участков (Ёлкин и др., 1969).

Группа Закавказских высокогорных природных очагов чумы характеризуется достаточно высокой эпизоотической активностью. Так, в Ленинанском автономном очаге за 36 лет его обследования (1958-1993 гг.) эпизоотии выявляли 26 лет с макси-

мальной продолжительностью межэпизоотических периодов 3 года. В Зангезуро-Карабахском очаге в период с 1960 по 1993 гг. (34 года) эпизоотии развивались 26 лет с перерывами до трех лет. В Присеванском очаге межэпизоотические периоды были более продолжительные - до 6 лет и за 34 года его изучения (1960-1993) эпизоотии возникали 23 года. Джавахетско-Ахалкалакский очаг обследовался, видимо, недостаточно полно и здесь возбудителя чумы выявляли 5 лет из 34 (Дятлов и др., 2001).

Возникновение и развитие эпизоотий чумы в Закавказском высокогорном очаге регистрируется обычно на фоне повышенной численности обыкновенных полевков и их специфических блох *C. caspia*. В годы депрессии численности полевков и блох эпизоотии не развивались (Петров, 1972). По данным С.А.Мкртчян и соавт. (1972) эпизоотии чумы на территории Ленинанканского очага в 1958-1959 гг. были зарегистрированы на фоне снижающейся численности полевков, после резкого подъема ее здесь в 1956-1957 гг. Что касается локальных проявлений эпизоотий чумы в Ленинанканском очаге в 1963 и 1964 гг. и Зангезуро-Карабахском очаге в 1964 г., то они были обнаружены на фоне постепенно увеличивающейся численности обыкновенных полевков, достигшей пика летом 1965 г.

А.О.Адамян и соавт. (1987) приводят данные эпизоотологического обследования Закавказского высокогорного очага в 1970-1981 гг. Эпизоотии чумы получили наибольшее развитие в 1973-1974, 1976-1977 и в 1980-1981 гг., в годы высокой численности обыкновенных полевков. В то же время в 1970-1972, 1975 и в 1978-1979 гг. эпизоотии чумы протекали на фоне сравнительно невысокой численности основного носителя. Д.З.Партев (1986) приводит материалы из шести секторов (участки 100 км²) Присеванского очага, на территории которых эпизоотии чумы были зарегистрированы два и более раза. В пяти секторах в годы эпизоотий плотность обыкновенной полевки на 1 га превышала таковую в неэпизоотические годы в 1,4-2,2 раза. Индексы обилия блох в эпизоотические годы были выше, чем в неэпизоотические в четырех секторах на зверьках и в трех - в гнездах. По данным С.А.Цатряна (1987) на одном из участков Зангезуро-Карабахского очага эпизоотия чумы была выявлена при весенней численности менее 10 полевков на 1 га, местами в ядрах поселений до 70 особей на 1 га. Численность блох была высокой - 1158 экз. на 1 га. На другом участке чуму выявили при плотности 25-30 полевков на 1 га и блох 196-504 экземпляра на 1 га.

Эпизоотии в горах протекают более интенсивно в засушливые периоды, а повышенное количество осадков неблагоприятно сказывается на распространении чумы среди полевков. По наблюдениям за период 1970-1983 гг. зараженность чумой полевков на эпизоотических участках в годы повышенной активности очага колебалась от 0,6 до

20% (в среднем 2,9), а их блох - от 0,1 до 11% (в среднем 1,2%). При низкой активности очага зараженность чумой полевок была заметно ниже и не превышала в среднем 1,4%, а их блох - 0,5%. Как правило, наибольшую зараженность чумой полевок и их блох регистрировали в сентябре.

Подъем эпизоотической активности очага характеризуется не только увеличением количества участков, но и расширением их площади. Обычно, в годы повышенной активности очага, площадь эпизоотических участков в 2-3 раза больше, чем в периоды низкой активности очага.

Накопленные факты свидетельствуют о том, что эпизоотии в очаге большей частью проявляются на отдельных участках асинхронно. Чаще всего они возникают в конце весны или начале лета, летом или в начале осени эпизоотии достигают пика и в ноябре-декабре резко ослабевают. Снижение интенсивности эпизоотического процесса в начале холодного периода года определяется, видимо, накоплением в популяциях полевок более резистентных к инфекции молодых зверьков, падением алиментарной активности блох. Немаловажную роль при этом играет уменьшение подвижности полевок и переселение последних в подснежные гнезда (где запас блох обычно невелик), что ведет к ослаблению паразитарных и эпизоотических контактов.

Кривая течения эпизоотий в Закавказском высокогорном очаге в годы наиболее активного их проявления имеет двухвершинный характер.

Характерной особенностью Закавказского высокогорного очага некоторые специалисты считают наличие, параллельно с трансмиссивным, достаточно выраженного алиментарного пути передачи возбудителя чумы от грызуна к грызуну. Такое мнение сложилось на основании данных об обычном для обыкновенных полевок явлении - каннибализме. В результате поедания павших от чумы зверьков заражаются здоровые полевки. Такой путь передачи инфекции был показан в опытах Н.В.Васильева и соавт. (1966), И.И.Черченко и соавт. (1966). В эксперименте также показана возможность заражения полевок чумой через подстилку, загрязненную выделениями больных зверьков, а также через почву, обсемененную искусственным путем (Васильев и др., 1966).

Пространственная структура эпизоотий. В Закавказском высокогорном очаге эпизоотии чумы среди обыкновенных полевок выявлены в верхней части горных степей (1600-2000 м), в лугостепях (2000-2300 м), субальпийских лугах (2300-2800 м) и в нижней части альпийских лугов (2800-3100 м).

В Закавказском высокогорном очаге выделяют 4 мезоочага: Ленинанский (индекс эпизоотичности 0,8), Присеванский (индекс эпизоотичности 0,7), Зангезуро-Карабахский (индекс эпизоотичности 0,9) и Южно-Грузинский, или Джавахетско-

Ахалкалакский (индекс эпизоотичности 0,1) (Дятлов и др.,2001). Они достаточно четко разобщены расстоянием и реками Раздан и Арпа, так что постоянных связей между популяциями обыкновенной полевки не существует. Отсюда, опираясь на принцип эпизоотологического районирования природных очагов чумы, по которому границы каждого автономного очага определяются ареалом одной популяции основного носителя (Слудский,1998), следует считать названные мезоочаги автономными очагами с идентичной биоценотической структурой. Существующие отличия в свойствах штаммов возбудителя чумы из разных районов, лишь подчеркивают самостоятельность описываемых автономных очагов. А.И.Дятлов и соавт. (1983) обоснованно считают, что почти во всех высокогорных очагах резче, чем в равнинных, выражена пространственная структура. В ряде случаев глубина изоляции друг от друга отдельных участков очага настолько велика, что имеется принципиальная возможность возведения их в ранг самостоятельных природных очагов.

Площадь территории в Закавказском высокогорном очаге, где непосредственно выявляли эпизоотии чумы составляет около 690 тыс.га. Однако основной формой проявления эпизоотического процесса в очаге является микроочаговость или возникновение локальных (“точечных”) эпизоотий. Площадь охваченных эпизоотией поселений, как правило, невелика. Например, на Бичекенском перевале в 1962 г. она равнялась лишь 350 га. Иногда площадь эпизоотических участков исчислялась лишь несколькими десятками га. В исключительных случаях (склоны горы Большие Ишихлы летом 1965 г.) зараженные зверьки и эктопаразиты за сравнительно короткий срок были обнаружены на площади 8 тыс. га. Летом 1969 г. на склонах Гегамского хребта за месяц обследования зараженные полевки и блохи были выявлены на площади 15 тыс. га.

Расстояния между отдельными эпизоотическими участками колебались от 1-2 до 30-40 км. На достаточно многочисленных и ограниченных по площади местах переживания обыкновенных полевок, микроб чумы выявляли непрерывно от 3 до 5 лет.

В Присеванском автономном очаге по данным наблюдений за ряд лет, несмотря на видимое отсутствие физической или экологической изоляции между поселениями обыкновенной полевки, эпизоотии протекают на небольших участках площадью от 1,5 до 500 га.

За 14-летний период (1970-1983 гг.) наблюдений эпизоотии чумы в Закавказском высокогорном очаге были обнаружены на 144 участках и площадь территории, охваченной эпизоотиями, составила примерно 687 тыс. га (или 33,3% площади очага). Территория, где эпизоотии были зарегистрированы в течение одного года или двух лет, составила 502 тыс. га, трех-четырёх лет - 109 тыс. га, пяти-шести лет и более - 75 тыс. га.

На примере Зангезуро-Карабахского очага С.А.Цатрян (1986) условно дифференцирует его территорию на:

- участки с относительно постоянной эпизоотической активностью (индексы эпизоотичности 0,3-0,5), устойчивыми поселениями обыкновенной полевки на лугостепях, субальпийских и альпийских лугах;

- участки с периодической активностью, охватывающие горные степи, где численность обыкновенной полевки подвержена резким колебаниям, в силу чего отсутствуют условия для постоянного укоренения возбудителя.

Эпизоотии чумы протекали на отдельных участках размером от 0,05 до 50 тыс. га, занятых поселениями обыкновенных полевков. Ежегодно суммарная площадь всех выявленных эпизоотических участков была сравнительно невелика и колебалась от 50 тыс. га (2,4% территории очага) до 196 тыс. га (9,5% территории очага) (Петров П.А. и др., 1985).

В периоды подъемов численности средняя плотность населения обыкновенных полевков в оптимальных местах обитания колебалась от 120 до 310 в горной степи, от 140 до 370 на лугостепях и от 140 до 500 особей на 1 га на субальпийских и альпийских лугах. В годы спада численности средняя плотность населения этих зверьков была значительно ниже: 5 и менее полевков на 1 га в горных степях, на лугостепях – 3-20, на субальпийских и альпийских лугах – 10-45 особей на 1 га. Наряду со снижением плотности населения полевков одновременно происходило резкое сокращение общей площади, занятой их поселениями, примерно в 5-10 раз.

На территории очага ежегодно обнаруживали от 9 до 20 эпизоотических участков, суммарная площадь которых в отдельные годы колебалась от 107 до 196 тыс. га (5,2 и 9,5% от всей территории очага).

Зараженность чумой полевков на отдельных эпизоотических участках варьировала от 0,6 до 20% (в среднем 2,9%), а их блох – от 0,1 до 11% (в среднем 1,2%).

В 1970-1979 гг. ежегодно регистрировали от 7 до 9 эпизоотических участков, общая площадь которых составляла от 50 до 96 тыс. га (2,4 и 4,7% от всей территории очага). Зараженность полевков и их блох была значительно ниже, чем в годы с их высокой численностью и не превышала в среднем 1,4% и 0,5% соответственно.

В Дагестанском высокогорном очаге в местах стойких эпизоотий (Кокмадагский участок) чуму выявляли непрерывно в течение 12 лет на фоне постоянно низкой численности обыкновенной полевки и переносчиков. Т.е. показана возможность развития эпизоотии в условиях, когда эпизоотический контакт затруднен из-за больших расстояний между отдельными обитаемыми норами (Казаков, Дятлов, 1987; Казаков, 1989).

Соотношения зараженности полевков и блох, полученные в процессе эпизоотологического обследования Кокмадагского участка, составили 0,4% зараженных обыкновенных полевков и 2,1% посевов блох (табл.5).

Таблица 5

Зараженность чумой обыкновенных полевков и блох на Кокмадагском участке

Год	Исследовано		Зараженность полевков, %	Зараженность блох (групповые посева), %
	полевков	посевов блох (по 20 экз.)		
1977	1057	827	1,1	2,9
1978	283	1343	0,3	3,8
1979	982	2419	0,4	1,1
1980	423	2077	0,7	2,1
1981	394	1620	1,2	2,1
1982	1609	2288	0,0	0,5
1983	948	1721	0,3	2,8
1984	201	942	0,5	2,8
Итого	5898	12627	0,4	2,1

Следует подчеркнуть, что обыкновенные полевки исследовались на чуму индивидуально, а блохи в групповых посевах и потому вполне вероятно, что фактическая зараженность блох была еще выше.

Несмотря на высокий показатель эпизоотической активности в очаге (индекс эпизоотичности - 1,0), энзоотия чумы ограничена здесь небольшими по площади участками. Стойкое ее проявление постоянно наблюдается лишь в верховьях рек Кулинка и Чирахчай на склонах горы Кокмадаг в субальпийском и альпийском поясах на высотах 2150-2650 м над уровнем моря. Чума здесь регистрируется с 1977 года. С тех пор эпизоотии выявляются в поселениях обыкновенных полевков независимо от колебаний численности зверьков. Характерна вялость течения и мелкоочаговость проявления эпизоотий. Большинство культур - 86%, изолируется от норových блох полевков. По многолетним данным возбудителя чумы начинают выделять в апреле, число культур нарастает к маю, достигая пика в августе и снижаясь в ноябре.

За весь период наблюдений эпизоотии чумы выявляли на площади 69 тыс. га, что составляет лишь 3% от размеров очага, границы которого проведены на основании распространения полевков в горах Восточного Кавказа. При оценке доли эпизоотической площади следует учитывать, что большая часть очаговой территории остается недоступной для наблюдений. К настоящему времени выявлено 3 эпизоотических участка, надежно изолированных друг от друга расстоянием и горами. Из них лишь на Кокмадагском участке возбудитель чумы обнаруживается ежегодно. За годы наблюдений здесь было выявлено 11 небольших по площади (от 0,5 до 30 га), поселений обыкновенных полевков.

венных полевков пораженных чумой. При наложении ареалов эпизоотий за период 1977-2000 г.г. фактическая площадь очажка составила около 5 тыс. га. На Базардюзинском участке, располагающемся на южной окраине очага в долине р. Самур была получена лишь 1 культура от обыкновенной полевки в сентябре 1977 года. На Верхнеаргунском участке лишь в июле 1980 года была выявлена эпизоотия в смещенных поселениях обыкновенных, водяных и кустарниковых полевков на площади 50 га (14 культур, 13 из которых от норových блох). Интересно, что для всех выявленных участков характерны повышенная увлажненность, северная или западная экспозиция склонов и высокая мощность мелкоземов.

Мелкая структура эпизоотии чумы в поселении обыкновенной полевки.

В.П.Казаков и А.И.Дятлов (1987) описали количественные характеристики эпизоотий на площадках размером от 2 до 6 га. Выявлены элементы мелкой структуры эпизоотии чумы в форме соседних нор с зараженными обитателями, которые чаще наблюдали с мая по август. Преимущественно в норах обнаруживали инфицированных эктопаразитов. Наряду с группами соседних зараженных нор выявляли и одиночные норы, как правило, с инфицированными блохами. Для этого периода, по мнению авторов, характерна повышенная заражающая способность блох в связи с оптимальными температурами для их жизнедеятельности на фоне возрастания численности полевков и блох.

Преобладание инфицированных блох в норах полевков цитируемые специалисты объясняют следующим образом. По-видимому, процесс заражения зверьков очень растянут во времени. Происходят одиночные заражения полевков. При этом чувствительные к чуме зверьки быстро погибают, а зараженные ими блохи длительное время (сентябрь-июль) остаются в норах. Большую часть времени на эпизоотическом участке нет зараженных зверьков, поэтому они и не выявляются. Норы же с зараженными блохами в теплый период года постепенно накапливаются, так как в условиях сравнительно низких температур в высокогорье они длительное время сохраняют чумной микроб.

Группы или одиночные норы с зараженными блохами – свидетельства гибели остро болеющих полевков.

Эпизоотии чумы в популяции арчовой полевки (*Microtus carruthersi*).

В Гиссарском очаге четко прослеживается многолетняя динамика его эпизоотической активности. За период обследования с 1970 по 1991 гг. эпизоотии развивались трижды - в 1970, 1979-1982 и 1986-1987 гг.

В 1970 г. максимальное количество зараженных возбудителем чумы арчовых полевков отмечено в июне (3,8%), минимальное - в сентябре (2,1%).

Чуму выявили в 7 из 19 поселений арчовой полевки на площади 2300 га. При этом число «зараженных» пунктов по месяцам было следующим: июнь-7, июль - 10, август - 11, сентябрь - 3.

В 1979 г. зараженность арчовых полевков и блох в целом за год была равна 1,4% и 1,7% соответственно; в 1980 г. - 1,0% и 1,6%. В последующие годы показатели зараженности уменьшились до 0,1% и 0,8% в 1981 г. и до 0,2% и 0,5% соответственно в 1982 г.

Площадь поселений основного носителя, охваченных эпизоотией, равнялась 540 га в 1979 г., 1300 га - в 1980 г. и 430-410 га - в 1981-1982 гг.

В 1986-1987 гг. эпизоотическая активность Гиссарского очага была заметно ниже (зараженность арчовых полевков и блох менее 1%), чем в 1979-1980 гг., когда зараженность арчовых полевков достигала 6%, а блох почти 3%.

Площадь поселений арчовой полевки, где был обнаружен возбудитель чумы, равнялась 1800 и 840 га соответственно.

В общих чертах динамика эпизоотической активности Гиссарского очага совпадает с колебаниями численности арчовой полевки и блох. Однако, при детальном рассмотрении, обнаруживается например, что эпизоотия 1970 г. развивалась при относительно низкой численности блох, эпизоотия 1979 г. началась на пике численности арчовой полевки и блох, тогда как эпизоотия 1986 г. проявилась на фазе спада численности основного носителя и блох.

Вариационно-статистическая обработка материалов за годы эпизоотий дала следующие результаты. Наиболее жесткая положительная корреляция (коэф. корреляции рангов по Спирмену 0,806 при $n=17$) получена при расчете зависимости интенсивности заражения арчовых полевков по годам от плотности населения последних на 1 га. При этом культуры чумы выделяли только при наличии 19 и более зверьков на 1 га, а наибольшая интенсивность заражения арчовых полевков выявлена на фоне максимальной за годы наблюдений численности - 57-65 особей на 1 га.

Положительная корреляция отмечена также при сопоставлении интенсивности эпизоотий (суммарная зараженность полевков и блох) и численности арчовой полевки, выраженной в двух вариантах: через величину вылова (положительная корреляция с коэф. 0,430 при 5% уровне значимости) и плотность зверьков на 1 га (коэф. 0,596 при 5% уровне значимости).

Иная картина получается при использовании данных по численности блох. Количество штаммов чумы, выделяемых в разные годы от блох положительно коррелировало с числом собираемых эктопаразитов (коэф. 0,493 при 5% уровне значимости). То есть,

это как раз тот вариант, о котором пишут Ю.В.Руденчик и соавт. (1983), когда при высокой численности объекта исследуется более представительная проба и больше вероятность обнаружения чумы.

Связь же между интенсивностью эпизоотий и численностью блох (выраженной через количество собранных особей) отсутствовала. И, что особенно показательно, не выявлена зависимость между зараженностью арчовых полевки и численностью блох (коэф. корреляции 0,201).

Оценивая связь - уровень активности Гиссарского очага - численность основного носителя, можно утверждать, что активизация очага возможна при средних и высоких показателях плотности населения арчовой полевки. Эпизоотии не возникают в годы депрессии численности грызунов.

Сезонную динамику эпизоотий удастся проследить, естественно, только в годы повышенной активности очага.

В период активизации Гиссарского очага в 1979-1982 гг. отмечены заметные различия в сезонной динамике эпизоотий по годам. Так, в 1979 г. резкое обострение эпизоотии произошло в августе с пролонгацией ее интенсивности и в осенние месяцы. В зимний период и первую половину весны обследование не проводили, но судя по интенсивности эпизоотии в мае 1980 г., в холодный период года произошел спад эпизоотической активности очага. В 1980 г. резко выделяется июнь, когда интенсивность эпизоотии была максимальной за все время обследования очага. В 1981 г. на фоне общего спада эпизоотической активности Гиссарского очага эпизоотия несколько интенсифицировалась в летние месяцы. В 1982 г. сезонная динамика эпизоотии практически не прослеживается.

Сезонные проявления эпизоотического процесса в 1986-1987 гг. характеризовались отсутствием резких колебаний интенсивности эпизоотий. Однако на общем относительно невысоком уровне эпизоотической активности очага, можно все же выделить месяцы с максимальной интенсивностью эпизоотий. Это - июнь 1986 г. и август-сентябрь 1987 г. Обобщенные многолетние результаты сезонных проявлений эпизоотической активности Гиссарского природного очага дают двухвершинную кривую с пиками в июне и августе-сентябре (Слудский и др.,2003).

Мелкая структура эпизоотии чумы в поселении арчовой полевки.

Пространственное расположение «зараженных» нор арчовой полевки в общих чертах напоминает распределение жилищ с возбудителем чумы у грызунов других видов, например, большой песчанки, обыкновенной полевки (Ротшильд,1978; Казаков, Дятлов,1987). Отсюда следует, что в Гиссарском очаге элементы мелкой структуры

эпизоотии чумы представляют из себя группы соседних нор и расположенные на некотором удалении от них (на расстоянии 155-250 м), одиночные убежища с инфицированными грызунами и (или) блохами.

Минимальный срок существования очажка чумных нор в поселении арчовой полевки равнялся одному году. За этот период наибольший диаметр очажка составил 137 м. В каждый тур (последних было 9 за 6 лет наблюдений) обследования обнаруживали 4-5 «зараженных» нор, а всего за год 12.

Средняя и крупная структура эпизоотии в поселениях арчовой полевки. Тщательное эпизоотологическое обследование в Гиссарском очаге, которое заключается в плотном (без территориальных разрывов) размещении пунктов по взятию проб полевого материала, позволило определить контуры и площадь эпизоотических участков, которые мы склонны рассматривать как элементы средней структуры эпизоотий в Гиссарском очаге. В фазу интенсивной эпизоотии (в 1979 г.) за период с мая по октябрь-ноябрь удавалось выявлять участки с инфицированными животными, размещенными на площади от нескольких до 200-300 га. Понятно, что подобные размеры эпизоотийных пятен (Ротшильд, 1978) совершенно не соизмеримы с элементами средней структуры эпизоотий в очагах песчаночьевого типа. В Гиссарском очаге каждое «эпизоотийное пятно» занимало часть поселения арчовой полевки.

В 1980 г. (на второй год повышенной эпизоотической активности Гиссарского очага) при равномерном распределении проб полевого материала с полным охватом поселений арчовой полевки, в некоторых из них возбудителя чумы выявляли по всей территории без пропусков. В подобных случаях, видимо, можно говорить об элементах крупной структуры эпизоотии. Таким образом, в Гиссарском очаге последние по площади равны соответствующим поселениям носителей, т.е. составляют 200-1000 га.

В 1956 г. на территории Дзак-сомона Баян-Хангорского аймака Монголии В.В.Шкилев и соавт. (1958) наблюдали эпизоотию чумы среди **полевки Брандта** (*Lasiopodomys brandti*), охватившую район до 100 кв. км на высоте 2000 м над ур. м. Эпизоотический участок представлял из себя горную, слегка холмистую степь, окруженную амфитеатром высоких гор.

Средняя плотность жилых колоний полевки Брандта на месте эпизоотии равнялась шестнадцати, а максимальная доходила до 51 на 1 га при плотности населения зверьков от 124 до 256 (в среднем 200) особей на 1 га. Ближайшие поселения тарбаганов были удалены от этой территории на 5-8 км. Поселения длиннохвостого суслика численностью не свыше трех особей на 1 га были отмечены в 2 км.

В сентябре-ноябре 1956 г. было исследовано на чуму 282 полевки Брандта, 4 тарбана, 43 длиннохвостых суслика, 211 монгольских и 63 даурских пищух, 33 джунгарских хомячка. Выделено 36 культур чумы, причем только от полевок Брандта. Предварительное изучение полученных штаммов показало их выраженную активность к рамнозе и авирулентность к морским свинкам.

Специалисты, изучавшие описываемую эпизоотию, наблюдали явление каннибализма у полевок Брандта (зверьки поедали трупы сородичей), что, по мнению авторов публикации, способствовало распространению инфекции.

При бактериологическом исследовании блох из гнезд полевки Брандта выделили 4 культуры чумы. Инфицированными оказались три вида блох - *Amphipsylla primaris*, *Neopsylla mana* и *Neopsylla pleskei* (Шкилев и др., 1958).

1.8. Крысы как носители чумы

В течение многих лет в эпизоотологии чумы было непоколебимым утверждение о самостоятельном существовании в природе в тропическом поясе классических «крысиных» очагов чумы на синантропных крысах в отличие от очагов дикой чумы. В 1959 г. Б.К.Фенюк указывал на возможность существования «крысиной» чумы как самостоятельной формы природной очаговости. По его мнению, в условиях влажных тропиков крысы обладают всеми экологическими и физиологическими признаками, свойственными основным носителям чумного микроба, выявленными при изучении носителей в очагах «дикой» чумы.

Ю.М.Ралль (1958) выделял крысиные очаги в особый тип, отличный от очагов так называемой «дикой чумы» на сусликах, сурках, песчанках. По его мнению «крысиные очаги» самые молодые из всех и имеют вторичное происхождение в результате контакта с «дикими очагами».

М.П.Козлов (1979) предлагает различать две группы очагов крысиной чумы. К первой следует отнести автохтонные природные крысиные очаги чумы на Мадагаскаре, Гавайских островах, островах Ява и Тайвань, на юго-западе и, очевидно, на юге Китая, в Южном Вьетнаме, Бирме и Таиланде. Особенностью их является то, что крысы обитают здесь по типу диких норových крыс и являются основными носителями чумы. Сочетание умеренной температуры (20⁰-22⁰С) с высокой влажностью воздуха (96,7-98,6%) в течение длительного периода в году способствует активному размножению переносчиков чумы, блох рода *Xenopsylla*. Природные очаги этого типа такие же стойкие, считает М.П.Козлов, как сурчиные, суслиные, песчаночьи и полевочьи.

Вторую группу составляют вторичные очаги портовых городов и населенных пунктов в тропических странах, где в популяциях синантропных крыс при заносе воз-

будителя чумы из природы возникают эфемерные очаги с остро, но, как правило, быстро протекающими эпизоотиями.

По мнению В.В.Сунцова и соавт. (1997) антропогенные крысиные очаги являются производными от первичных природных. Они стали возникать в историческое время в процессе социально-экономического развития общества сначала на границах первичных очагов, затем вне их. Три обстоятельства предшествовали их образованию: 1) синантропизация крыс рода *Rattus* и их широкое расселение, 2) переход к паразитированию на синантропных крысах блохи *Xenopsylla cheopis* (за небольшими исключениями, в некоторых очагах роль переносчика играют специфические паразиты серой крысы *Nosopsyllus fasciatus*, домовый мыши *Leptopsylla segnis* и другие), 3) внедрение в сложившееся синантропное крысино-блошиное сообщество микроба чумы из природных очагов.

Несмотря на очень широкое распространение крыс по земному шару, крысиная чума ограничивается отдельными очагами энзоотии, расположенными между 35⁰ северной и 35⁰ южной широты. За этими границами чума не смогла укорениться на крысах, хотя она в конце прошлого столетия неоднократно завозилась с зараженными крысами в порты Европы, в том числе и в южные города (Одесса, Батуми, Новороссийск и др.). Крысы в настоящее время представлены как дикими формами, так и синантропными. Дикие формы встречаются на островах Малайского архипелага вплоть до Филиппинских островов, в Индокитае, в Северном Афганистане, в Гималаях, в Китае, где обитают более 20 видов крыс из родов *Rattus*, *Bandicota*, *Nesokia*. Например, «дикая» популяция черной крысы (*Rattus rattus*) обитает в дождевом лесу острова Оаху (Гавайи). Живут зверьки в самостоятельно вырытых норах разной степени сложности от простых туннелей, заканчивающихся тупиком, до относительно сложных нор с кормовыми и гнездовыми камерами (Flannelli K.J. et al., 1986).

Наиболее известными и широко распространенными являются черная (*Rattus rattus*) и серая (*R. norvegicus*) крысы.

На своей родине – в Юго-Восточной Азии – черная крыса как преимущественно синантропный и высокочувствительный к чуме вид значительно осложняет эпидемическую обстановку, получая возбудителя от синантропных видов крыс, на Яве, например, от *R. exulans* или *R. tiamanicus*. Черная крыса входит в группу основных носителей чумы во Вьетнаме, Юго-Восточном Китае, в Бирме. В Индии она часто включается в эпизоотии чумы и, как и в Индонезии, обостряет эпидемическую ситуацию. Иная картина наблюдается в тропической Африке, где *R. rattus* настолько освоилась в качестве синантропного зверька, что стала (наравне с *Mastomys natalensis*) основным носителем *Y.*

pestis (это известно для Заира, Уганды, Анголы). На Мадагаскаре черная крыса стала основным носителем, освоившись на острове. В прибрежных лесах обитает подвид *R. r. rattus*, в высоком плоскогорье *R. r. alexandrines* (Неронов и др.,1991; Кутырев и др.,2011).

В Африке, севернее тропиков, черная крыса не играет роли в очагах чумы. Так, в Северной Африке распространение этого вида ограничено портовыми кварталами городов и она не связана с природными очагами чумы.

В Южной Африке иная картина – черная крыса вместе с местными полусинантропными хомяками являются связующим звеном в переносе чумы из природных очагов в населенные пункты. На них доминируют не только *X. cheopis*, но и местные блохи рода *Polygenis*.

В Южной Америке *R. rattus* заселяют портовые города побережий континента и распространяются вглубь материка по рекам и железным дорогам. Вторичные очаги чумы среди крыс возникают здесь в районах интенсивного земледелия. Поселяясь на приусадебных участках в зерноводческих районах, крысы легко заражаются от диких грызунов и заносят чуму в населенные пункты, иногда вызывая эпизоотии среди домашних морских свинок.

Серые крысы в очагах чумы в ходе сезонных миграций из природы в населенные пункты могут заносить возбудителя, полученного от основных носителей, в города и села Индии, Индонезии, западного побережья США и других районов. Эпизоотии среди пасюков развиваются очень быстро ввиду сильной их заблошивленности и общественного образа жизни.

В различных широтах земного шара плотность населения крыс и динамика их численности заметно отличаются. В умеренных широтах крысы никогда не бывают многочисленны. В городских условиях много крыс удастся встретить только в отдельных объектах, изолированных друг от друга, рядом с которыми могут быть объекты, слабо зараженные крысами или совсем свободные от них.

Дикоживущие популяции в «наших» широтах также немногочисленны. Серые крысы лишь в небольшом количестве распределены по всей территории дельты Волги, причем отдельные точки обитания их отстоят друг от друга иногда на 3-5 км. Численность крыс здесь бывает от 1 до 10 зверьков на 1 км береговой линии.

В умеренных широтах численность крыс обычно невысока и мало подвержена сезонным колебаниям.

В странах тропического пояса различные виды крыс, как синантропные, так и дикоживущие, обитают в таких огромных количествах, в каких они никогда не могут

быть в умеренных широтах. Так, по данным Английской комиссии в Индии вылавливали на 100 ловушко/суток по 20-40 крыс. Бальтазар с группой коллег в 50-х годах прошлого века в одном из эпидемичных по чуме штатов Индии отмечал огромное количество крыс *Rattus rattus* в домах крестьян (с камышовыми крышами). Для человека, незнакомого с индийскими деревнями это количество было бы невообразимо, пишет он далее.

Благоприятные условия для крыс здесь складываются из большой скученности поселков и высокой численности населения. Крысы здесь живут не только в человеческих поселениях, но широко и постоянно расселены и в дикой природе.

Некоторые виды крыс могут быть отнесены к полусинантропным грызунам – для них характерны полусинантропные сезонные миграции из населенных пунктов на поля и обратно. Так, на Мадагакаре, *R. r. alexander* – египетская крыса, в период орошения полей (июнь-август) выселяется из деревень на рисовые поля и поселяется в берегах каналов. В августе, когда крестьяне начинают заливать рисовые поля, происходит обратная перекочевка крыс. Они «наводняют» поселки. С этим временем обычно связан и период обострения эпидемической обстановки. Объясняется это еще тем, что именно во влажные месяцы на крысах бывает огромное количество блох – главным образом *Xenopsylla cheopis*.

Основными эктопаразитами и переносчиками в популяциях крыс *Rattus* являются блохи *Xenopsylla cheopis*, *X. astia*, *Nosopsyllus fasciatus*.

Наиболее активный «классический» переносчик – блоха *X. cheopis*. Там, где основной переносчик блоха *X. cheopis*, эпизоотии всегда протекают с большей интенсивностью. Однако и *N. fasciatus*, *X. astia* могут обеспечивать развитие и течение эпизоотии чумы при наличии высокой численности этих блох.

При оптимальных условиях *X. cheopis*, *N. fasciatus*, *Monopsyllus anisus* размножаются круглогодично и в течение года могут давать от 5-6 до 8-9 генераций. Количество генераций находится в прямой зависимости от температуры окружающей среды. Гигротермическим оптимумом для развития этих видов блох являются температура 22-24⁰С и относительная влажность 75-80% (Нечаева, Панченко, 1974).

Все крысиные блохи довольно тесно привязаны к телу хозяина (*X. cheopis*, *X. astia*, *N. fasciatus*). Тем не менее, *X. cheopis* активнее других нападает на человека, охотно паразитируют на кошках и собаках.

X. cheopis паразитируют главным образом на крысах в тропических широтах, *N. fasciatus* – преимущественно, в умеренном поясе. Хотя и *X. cheopis* (африканский по происхождению вид) можно встретить во многих крупных городах умеренного пояса.

Местами эта блоха даже преобладает. Однако, несмотря на это, индекс обилия этих блох в странах умеренного пояса значительно ниже, чем в тропическом поясе, где он всегда больше единицы. На фоне улучшения санитарного состояния городов и постоянной борьбы с крысами, дезинсекцией заблошивленность крыс значительно снизилась.

Итак, блохе *X. cheopis* принадлежит главенствующая роль в поддержании чумного эпизоотического процесса.

Считается, что эпизоотия чумы среди крыс может возникнуть в том случае, если в среднем индекс обилия *X. cheopis* будет не менее 1,0. Например, на Мадагаскаре, в активном очаге чумы, средний индекс обилия *X. cheopis* держится на уровне не ниже 5,0.

Другие крысиные блохи могут обеспечить развитие эпизоотии при индексах обилия не ниже 5-7 блох. Однако, без *X. cheopis* эти блохи не способны поддерживать чумную инфекцию среди крыс от одного эпизоотического сезона до других. Обычно снижение интенсивности эпизоотии происходит с наступлением неблагоприятного для блох (и возбудителя чумы) сухого времени года - при температурах более 27⁰С затрудняется процесс блокообразования и происходит быстрое освобождение крысиных блох от микроба чумы (Cavanaugh,1971; Velimirovic,1974).

На Гавайских островах, где чума известна с 1888 г., в 60-70-е годы XX века произошло резкое сокращение активности очагов, что связывают со снижением численности серых крыс *R. norvegicus* (в результате проведенной дератизации) и паразитирующих на них блох *X. cheopis* (Tomich Quentin P. et al.,1984).

В экваториальной зоне, где слабо выражены сезоны года, сезонная динамика эпизоотий также менее выражена (некоторый подъем эпизоотической активности отмечается в декабре-феврале).

В северной Индии транспортировка возбудителя чумы в популяции синантропных крыс из популяций диких грызунов приходится на сентябрь-октябрь или ноябрь-февраль. Оптимальными для развития эпизоотий среди крыс в Индии является температура в пределах 20-25⁰С (Seal,1960; Базанова и др.,2009).

К числу факторов, в известной мере определяющих особенности течения эпизоотий на крысах, многие исследователи относят характер инфекционной чувствительности крыс к чуме.

Согласно обширным материалам Английской комиссии во многих районах земного шара в пределах между 35⁰ с.ш. и 35⁰ ю.ш. крысы относительно резистентны к чуме. Специалистам комиссии в свое время не удалось уловить различий в чувствительности к чуме у крыс, в зависимости от возраста зверьков.

Существуют, однако, и эфемерные крысиные очаги чумы, где крысы проявляют постоянно высокую чувствительность к чуме и очаги поддерживаются лишь за счет постоянного притока возбудителя из очагов «местной дикой» чумы.

Многие исследователи выявили заметный рост резистентности у крыс тех городов, которые длительное время были ареной интенсивных эпизоотий. Так, крысы Бомбея довольно резистентны (погибает лишь 33-38% зверьков). В то же время, крысы Мадагаскара высокочувствительны к чуме (погибает 90-98%).

Синхронность проявления летне-осенних (VIII-IX месяцы) вспышек крысиной чумы в странах с умеренным климатом с повышением чувствительности популяции крыс (в эксперименте) в этот период позволяет говорить о возможном влиянии изменений чувствительности крыс к чуме на остроту эпизоотии.

Однако основная причина сезонности эпизоотий у крыс заключается в особенностях экологии носителей и переносчиков, а чувствительность может быть только дополнительным фактором, способствующим усилению интенсивности эпизоотии в определенные сезоны.

Эксперименты с *Xenopsylla astia* и их дикими хозяевами показали, что эта блоха способна сохранять в своем организме чумной микроб, а при сильной зараженности и передавать болезнь от грызуна к грызуну (данные Бальтазара и коллег по Индии). Вместе с тем они подтвердили данные исследователей, экспериментировавших с крысами, о том, что при слабой зараженности, т.е. в межэпизоотические периоды, способность этих блох к переносу чумы сравнительно невелика.

В странах с умеренным климатом, где крысы в основном представлены синантропными формами, отмечался переход чумы с диких грызунов на крыс. Например, в 1941 г. в Марокко наблюдали интенсивную эпизоотию чумы среди крыс, получивших возбудителя от диких грызунов.

Факт неукоренения «крысиной» чумы в умеренных широтах земного шара справедливо объясняют особенностями экологии крыс и их эктопаразитов. Основным препятствием для укоренения чумы среди крыс в очагах России и прилежащих государств является малая численность блохи *X. cheopis*, резкие падения индекса их обилия и активности в некоторые сезоны года, что наиболее важно, относительно низкая численность крыс и их неравномерное распределение по отдельным объектам в городах. Так, П.И.Камнев (1957), оценивая возможности укоренения чумы среди серых крыс Северо-Восточного Китая, писал, что крысы здесь широко распространены как по городам, так и по сельским населенным пунктам и значительно реже встречаются в полевых условиях. Условия обитания крыс в сельских населенных пунктах весьма благоприятны,

вследствие этого размножение их происходит на протяжении всего года. Однако численность крыс здесь значительно ниже, чем в Индии. Тем не менее, чумные серые крысы были обнаружены (1949 г.) в одном случае только летом и в значительно большем числе осенью (сентябрь-октябрь). Относительно условий энзоотичности чумы в крысиных очагах, П.И.Камнев считает, что в Северо-Восточном Китае крысы не могут быть единственным источником, поддерживающим природную очаговость чумы в данной местности.

Основной переносчик возбудителя в крысиных очагах – блоха *Xenopsylla cheopis* имеет нативный ареал в северо-восточной Африке. Изначально это паразит дикоживущих крыс рода *Arvicanthis*. В историческое время она перешла к паразитированию на синантропных крысах и распространилась с ними по всему миру.

Очаги чумы во Вьетнаме существуют на относительно небольшой территории без видимой поддержки извне вот уже более 100 лет. Устойчивые крысиные очаги во Вьетнаме выявлены только на юге страны, где среди синантропных крыс преобладает малая крыса (*Rattus exulans*). Наиболее активный из них расположен на плато Тайнгуен. Основное количество осадков здесь выпадает в летние месяцы. Зима и весна сухие и жаркие. Именно в эти сезоны отмечаются эпизоотии чумы в популяциях синантропных крыс. Основными компонентами паразитарной системы на плато Тайнгуен стали малая крыса, блоха *X. cheopis* и возбудитель «крысиного» подвида.

В целом, синантропные популяции мелких млекопитающих – носителей чумы на плато Тайнгуен представлены различными по численности группировками крыс *R. exulans*, *R. nitidus*, *R. rattus* и представителем насекомоядных *Suncus murinus*. На окраинах поселков изредка встречаются *R. koratensis* и *Bandicota savilei*.

Эпизоотологическое значение при чуме могут иметь, по-видимому, колебания уровня численности мелких млекопитающих и особенности их распределения в населенных пунктах. Повсеместно на плато Тайнгуен доминирует по численности *R. exulans*, на долю которой приходится 90% и более всех добываемых носителей. Численность малой крысы, судя по показателю «процент попадания в ловушки», по сезонам и годам (три года наблюдений), держится в пределах от 5 до 26%, а средние ее показатели составляют 12-18%. Показатель численности других видов, как правило, не превышает 1%.

При анализе материалов обследования на чуму населенных пунктов Вьетнама, просматривается определенное эпизоотологическое значение численности крыс и размещения жилых строений. Во-первых, численность крыс в населенных пунктах, где выявляется чума, несколько выше, чем в свободных от чумы. Во-вторых, в поселках со

скученным расположением домов плотность зверьков на единицу площади оказалась вдвое выше, чем в населенных пунктах с рассредоточенным (изолированным) размещением построек.

В результате полного вылова и многодневных наблюдений за мечеными зверьками установлено, что в среднем на один жилой объект приходится 4,2 зверька, в том числе 4,0 *R. exulans*. При этом заселенные грызунами объекты составили 81% от числа обследованных домов. Число зверьков, населяющих один дом без учета незаселенных объектов, насчитывало 5,1 особей, в том числе 4,6 *R. exulans*.

При анализе этих данных были выявлены большие различия в заселенности крысами различных типов построек. Из 51 заселенной постройки в 9 было отловлено лишь по одной малой крысе. Таким образом, в остальных 42 домах (67% от общего числа обследованных) наблюдали сформированные семьи, состоявшие, как минимум, из пары взрослых особей, либо родителей с выводками. Максимальное число малых крыс (22 особи) было отловлено в деревянном строении с земляным полом площадью около 80 м², расположенном в центре поселка. Необходимо отметить, что все случаи, когда грызунов отлавливали в каменных домах, были связаны с наличием во дворах хозяйственных построек.

В населенных пунктах на плато Тайнгуен среди переносчиков чумы абсолютно доминирует (95-100%) на синантропных крысах блоха *Xenopsylla cheopis*. Зараженность блохами синантропных крыс разных видов, в различных местах и в зависимости от сезона года значительно варьирует, индекс обилия может составлять от 0 до 8,0. Блоха *X. cheopis*, как выходец из региона с сухим и субтропическим климатом северо-восточной Африки, не любит повышенную влажность грунта, гнездовой подстилки, поэтому ее наибольшая численность во Вьетнаме отмечается в наиболее сухих приморских районах, в сухой сезон года, в годы с меньшим количеством осадков и на наиболее крупных по размеру серых крысах. Так, в Нячанге в марте-апреле обычным бывает сбор с одной серой крысы 20-30 экземпляров блох *X. cheopis*. Например, в деревенском доме блохи *X. cheopis* могут выплываться в гнездах *R. nitidus*, расположенных в норах в земляных полах, в гнездах *R. rattus*, устроенных в ветоши, скарбе и т.п., а также в гнездах *R. exulans*, устроенных на чердаках, в соломенных крышах, в бамбуковых балках и т.п. В дождевой сезон блохи *X. cheopis* встречаются только под крышами строений (Сунцов и др.,1997; Сунцов,2001; Сунцов, Сунцова,2006; Матросов и др.,2003).

По данным Данг Туан Дата (2003) численность *X. cheopis* в районах, свободных от чумы и в очагах чумы заметно отличается. Так, обследование 45 населенных пунк-

тов за 20-летний период показало, что средний индекс обилия *X. cheopis* в шерсти носителей составил: в районах, свободных от чумы -1,0, в очагах чумы – 6,5.

Из всего числа положительных на чуму проб, 70,8% пришлось на долю блох, снятых с *R. exulans*, 10,4% составили положительные пробы от блох *Suncus murinus* и столько же (10,4) – от блох, снятых с лесных видов грызунов.

1.9. Эпизоотии чумы в популяциях домовых мыши

В природных очагах большинства инфекционных болезней домовые мыши выступают в основном как дополнительные и второстепенные носители возбудителей. Охотно используя чужие норы, мыши вступают в контакт с основными носителями и заражаются. Благодаря важным экологическим особенностям домовых мышей – способности поселяться на сельскохозяйственных угодьях, накапливаться в скирдах и ометах и регулярно осенью мигрировать в жилье человека, они приобретают важное эпидемиологическое значение, образуя связующее звено между человеческими поселениями и природными очагами.

В природных очагах чумы домовые мыши являются второстепенными носителями и только в периоды их повышенной численности вовлекаются в эпизоотии.

Значительные эпизоотии чумы среди домовых мышей регистрировали в Волго-Ахтубинской пойме (1937-1938 гг.) и пойме р. Урал (1946, 1958 гг.). Эти эпизоотии отличались высокой интенсивностью и экстенсивностью, глубоким проникновением за пределы коренной территории природного очага. В 1958 г. эпизоотия чумы на левобережье предельтовой зоны Урала охватила территорию до 250 тыс. га; от домовых мышей за период с 10 мая по 20 октября выделено 56 культур и от блох, собранных с этих зверьков и из их гнезд – 26 культур. Эпизоотия протекала при высокой численности домовых мышей. Показатель численности составил 20-60% попаданий в орудия лова в природных биотопах и 10-30% - в населенных пунктах.

В результате такой высокой численности усилился контакт домовых мышей с большими песчанками в их совместных поселениях на границе поймы. В это время среди больших песчанок протекала эпизоотия чумы, поразившая и популяции домовых мышей в пойме.

Обычно эпизоотии чумы среди домовых мышей развиваются осенью и зимой, когда их численность значительно возрастает вследствие размножения и концентрации зверьков в стогах, ометах, постройках человека. Контакты домовых мышей с основными носителями чумы в осеннее время усиливаются в связи с увеличением подвижности и сезонными миграциями мышей. Соответственно, возрастают паразитарные контакты, например, с большими песчанками. Так, в Илийской котловине, песчаночьи блохи р.

Xenopsylla на домашних мышах летом составляли в среднем 12%, тогда как осенью – 38%.

Иногда подходящие условия создаются и летом, так что эпизоотии развиваются значительно раньше. Например, в пойме Урала в 1958 г. эпизоотия чумы среди домашних мышей была зарегистрирована уже в мае и продолжалась непрерывно до октября (Фенюк и др., 1960; Кулик, 1979).

А.И.Дятлов и соавт. (2001) по результатам эпизоотологического обследования 1979-1986 гг. в Ильменно-Придельтовом ландшафтном районе и в Приморских песках Прикаспийского Северо-Западного природного очага чумы подсчитали показатель связи грызунов с чумой (отношение процента зараженных животных данного вида от зараженных животных всех видов к индексу его доминирования в изучаемой местности). Выяснилось, что показатель связи с чумой для домашней мыши составил 1,0 (от этих грызунов было выделено 62 штамма чумного микроба), тогда как этот же показатель для гребенщиковой песчанки и малого суслика оказался ниже – 0,6 и 0,7 соответственно. На этом основании авторы исследования причислили домовую мышь к категории основных носителей (наряду с малыми песчанками) в Северо-Западном Прикаспии.

Один из вариантов контакта людей с зараженными чумой домашними мышами – это завоз зверьков с сеном в населенные пункты. Такую возможность отследили в Приаралье Л.А.Бурделов и соавт., (1992). В юго-западной части Приаральских Каракумов осенью 1988 г. обнаружена острая разлитая эпизоотия чумы, в которую были вовлечены и домашние мыши. Больные или переболевшие зверьки были обнаружены сразу в восьми населенных пунктах – уникальный в своем роде случай, свидетельствующий о массовом характере завоза мышей с эпизоотической территории в период заготовки сена.

На домашних мышах обнаружено около 100 видов блох. Однако наиболее часто встречаются от 1-3 до 10 видов. Наиболее массовые специфические виды блох домашней мыши – *Nosopsyllus mokrzecky* и *Leptopsylla segnis*. Первая встречается преимущественно в естественных биотопах и связана с гнездом хозяина; вторая паразитирует главным образом на зверьках в постройках и проводит большую часть времени в шерсти хозяина (Гончаров, 1988).

1.10. Эпизоотии чумы в популяциях пищух

В Алтайском горном очаге (основной носитель – монгольская пищуха) эпизоотии чумы характеризуются локально-очаговым проявлением и “вялым” течением с активизацией эпизоотического процесса в отдельные годы. Так, в 1965 г. была выявлена интенсивная эпизоотия на площади около 30 тыс. га. Было выделено 148 культур воз-

будителя чумы, из них около 80% от монгольской пищухи и ее блох. Зараженность монгольской пищухи составляла 1,1%, даурской - 0,6%.

В 1966 г. на территории с активными проявлениями чумного эпизоотического процесса начали проводить истребление носителей и переносчиков. В результате профилактических работ число выделенных культур уже в 1966 г. резко сократилось. В 1967 г. оздоровительными работами эпизоотия была подавлена, выделено всего пять культур от блох монгольской пищухи. После полевой дезинсекции блохи в норах и на зверьках полностью исчезли или встречались единично. Резко снизилась и численность носителей. Однако при эпизоотологическом обследовании продолжали выделять единичные культуры возбудителя чумы.

Период с 1985 по 1989 гг. характеризовался глубоким спадом эпизоотической активности очага. Единичных зараженных животных удавалось обнаружить на территории, отнесенной к району «со стойким сохранением чумы» сначала на двух, потом на одном участке. Причиной спада активности очага явилось существенное снижение численности монгольской и даурской пищух и их блох.

После пятилетнего затишья, в сентябре 1990 г., эпизоотическая ситуация в очаге резко обострилась. Характерно, что зараженные животные были обнаружены одновременно на семи участках, где в прошлом выявляли эпизоотии чумы. Расстояние между крайними точками отлова инфицированных животных превышало 60 км. Пять из этих участков относились к «условно оздоровленным» и возбудителя там не выделяли в течение многих лет. Эпизоотия продолжалась до декабря 1990 г.

В марте 1991 г. возбудитель чумы был найден в блохах, собранных в гнезде нежилой норы монгольской пищухи. Наибольшего развития эпизоотия достигла в конце сентября-октябре. За два года она охватила 7,4 тыс. га. Инфицированные животные найдены на 10 участках и еще на 7 отмечены зверьки со специфическими антителами.

Основным условием возникновения эпизоотии считают восстановление численности монгольской пищухи и ее блох. Так, в осенние месяцы 1986 - 1991 гг. среднее число жилых нор на 1 га эпизоотических участков составляло соответственно 2,8; 3,8; 4,0; 7,3; 9,3; 5,8; средний многолетний запас блох монгольской пищухи изменялся следующим образом: 31,9; 26,5; 26,0; 32,1; 31,1; 38,8; 46,9. Численность остальных видов носителей и их блох в эти годы менялась несущественно.

На долю монгольских пищух пришлось 92,0% выделенных от носителей культур, а зараженность этого вида составляла 0,5%. От блох, собранных с монгольских пищух и в их норах, выделено 92,6% культур. В эпизоотический процесс наиболее ак-

тивно были вовлечены блохи рода *Paradoxopsyllus*. Вслед за появлением имаго блох этого рода происходила и активизация эпизоотии.

Длительных межэпизоотических периодов в очаге не наблюдали со времени его выявления (1961 г.). Это связано, по-видимому, с отсутствием выраженных депрессий численности монгольской пищухи.

Анализ эпизоотической активности очага (Корзун и др., 2010) за 49 лет (1961-2009) дал следующую картину. За рассматриваемый промежуток времени возбудителя чумы выделяли ежегодно. Установлено отсутствие связи между количеством полученных культур чумного микроба и числом исследованных мелких млекопитающих за весь анализируемый период, т.е. объем изучаемых проб не оказывал существенного влияния на число изолятов возбудителя чумы. Колебания эпизоотической активности очага происходят с большим периодом. Однако выявленные колебания не регулярны: пики и спады эпизоотической активности проявляются через неравные временные интервалы. Регулярные изменения эпизоотической активности Алтайского горного очага чумы определяются циклическими колебаниями численности монгольской пищухи – основного носителя.

В Алтайском очаге возбудитель чумы обнаруживают во все сезоны года, хотя весной и зимой выделяют лишь единичные культуры. В течение года, начиная с весны, эпизоотии постепенно активизируются и достигают максимума в августе-сентябре (64% культур возбудителя чумы выделено в сентябре). Сезонное повышение эпизоотической активности очага связывают с сезонным же увеличением численности монгольской пищухи, а также максимума в это время года обилия имаго *P. scorodumovi*. Затем активность очага снижается и доходит до минимума в зимний период (Бондаренко и др., 1971, 1974; Тарасова, 1975; Деревщиков и др., 1983; Иннокентьева, Олькова, 1985; Голубинский и др., 1987; Михайлов и др., 1988; Природные очаги..., 2004).

На территории Мугур-Аксинского мезоочага (Тувинский очаг) наряду с основным носителем – длиннохвостым сусликом, доминирует по численности и монгольская пищуха, которая вовлекается в чумной эпизоотический процесс. Так, в летние месяцы 1967 г. было выделено 13 штаммов возбудителя чумы от монгольских пищух. Однако, монгольская пищуха все же не играет существенной роли в энзоотии чумы Тувинского очага. Анализируя особенности зимнего обитания в Туве монгольских пищух, А.З.Феоктистов и соавт. (1974) отмечают, что небольшое количество блох, паразитирующих на зверьках в это время, отсутствие контактов между соседними норами делают маловероятной зимнюю эпизоотию чумы на пищухах в Туве. С уходом в спячку длиннохвостого суслика и резким сокращением, а затем и исчезновением блох *S.*

tesquorum возбудитель чумы сохраняется в отдельных норах до следующего теплого сезона.

Заражение монгольских пищух высоковирулентными штаммами возбудителя чумы, циркулирующими в Туве в теплое время года, заканчивается, как правило, быстрой гибелью зверьков. Отсутствие среди блох, паразитирующих на пищухах эффективных переносчиков чумы, наступающие холода, обуславливающие резкое снижение контактов у зверьков и сокращение видового состава и количества блох приводит к затуханию эпизоотии.

Для сравнения следует указать, что в соседнем Алтайском очаге в осенние месяцы удается выделять возбудителя чумы от монгольских пищух и их блох. Так, за 10-летний период эпизоотологического обследования Алтайского очага, в холодное время года возбудителя чумы выделяли в октябре (59 штаммов, в том числе 49 от монгольских пищух и их блох), в ноябре (17 штаммов, из них 11 от пищухи и блох) и в декабре (2 штамма от блох монгольской пищухи), 2 штамма (от пищухи и плоскочерепной полевки) в марте (Бондаренко и др., 1975).

В 1970-1972 гг. обследовали территорию Баян-Улэгейского и Убсанурского аймака (северо-западная Монголия). От носителей и переносчиков выделено 124 штамма чумного микроба, из них 34 - от монгольской пищухи и 76 - от ее эктопаразитов. От алтайского сурка, длиннохвостого суслика, даурской пищухи и плоскочерепной полевки выделено только 12 культур (9,6%). Спонтанно зараженными чумой оказались 9 видов блох: *Amphalius runatus*, *Amphipsylla primaris*, *Ceratophyllus scaloni*, *Ctenophyllus hirticrus*, *Frontopsylla hetera*, *Neopsylla mana*, *Paradoxopsyllus scorodumovi*, *Rhadinopsylla dahurica*, *R. li*. Наибольшее количество культур (66,3%) получено от блох *A. runatus* и *C. hirticrus*.

В Монголии на монгольской пищухе паразитирует 44 вида блох, из которых 10 массовых. Основную часть сборов составляют специфические паразиты пищух *Amphalius runatus* и *Ctenophyllus hirticrus*. Блоха *A. runatus* в сборах со зверьков по численности занимала первое место. Индекс обилия в среднем за сезон составил 1,5, индекс встречаемости – 52,0% и индекс доминирования – 39,4%. Максимальная численность *A. runatus* приходится на июнь (и.о. на зверьках 2,4), в июле и.о. снижается до 1,5, а в августе до 0,7. Блоха *Ct. hirticrus* занимает по обилию на монгольской пищухе второе место. Индекс обилия за сезон составляет 1,4, индекс встречаемости – 48,0%, индекс доминирования на зверьках – 36,7%, в гнездах – 5,6% и по ходам нор – 6,2%. Индекс обилия также максимален в июне – 3,1, индекс доминирования – 48,5. В последующие месяцы: июль – 1,2, август – 0,15.

По наблюдениям за пять лет сезонный ход численности блох на обследованной территории на зверьках, в гнездах и входах нор меняется следующим образом. На зверьках наблюдается один отчетливо выраженный пик численности в июне (и.о. – 6,4). В следующие месяцы происходит спад индексов обилия блох до 3,6 в июле и до 1,8 в августе. В гнездах индексы обилия блох изменяются по годам, но характер этих изменений сохраняет общую закономерность: выражено два подъема, первый – в июне (и.о. 34,8) за счет *A. primaris* и *F. hetera*, второй – в августе – обусловлен массовым выплодом осенних видов – *R. dahurica* и *P. scorodumovi* (и.о. 44,0). Самая низкая численность блох отмечена в июле. Наибольший процент выделения культур от блох отмечен в июне, т.е. во время самой высокой численности этих насекомых.

От эктопаразитов выделено вдвое больше культур, чем от грызунов. Наибольшее количество культур выделено в июне и августе (периоды повышенной численности блох). Пик интенсивности эпизоотий совпадал с максимальным обилием блох в шерсти монгольских пищух. Увеличение индексов обилия блох в шерсти пищух отмечали на фоне резкого падения численности этих зверьков.

В Монголии эпизоотии чумы характеризуются локально-очаговым проявлением и “вялым” течением с активизацией эпизоотического процесса в отдельные годы. Так, в 1965 г. была выявлена интенсивная эпизоотия на площади около 30 тыс. га. Было выделено 148 культур возбудителя чумы, из них около 80% от монгольской пищухи и ее блох. Зараженность монгольской пищухи составляла 1,1%, даурской - 0,6% (Кошкин, Хумархан, 1974; Сотникова и др., 1974).

В горах Гурван-Сайхан на территории Монголии особенностью чумного эпизоотического процесса в поселениях монгольской и даурской пищух является его мелкоочаговый характер. Микроочаги располагаются в нижних частях склонов гор, по берегам сухих водотоков. Очажки проявления чумы удалены друг от друга на расстояние одного-двух и более километров (максимально – 18 км), а их площадь не превышала 0,1-0,5 га (Очиров и соавт., 1978).

В восточной части хребта Сайлюгем (Монголия) разлитые эпизоотии чумы протекали в 1970-1972 гг. Плотность населения монгольской пищухи за годы эпизоотий сократилась с 12-18 до 0,1 особей на 1 га. В период эпизоотии процент зараженности монгольских пищух составлял от 0,5 до 1,0. Эпизоотии начинались при высоких плотностях монгольских пищух – от 18 до 30 особей на 1 га. Высока была также численность блох на пищухах и в их гнездах. Пищухи с блохами составляли 86%, индексы обилия блох 3,4-4,6 при 100% «зараженности» блохами гнезд с индексами обилия паразитов 38,4-43,5.

Максимальное количество штаммов *Y. pestis* (53,2%) выделяли в I и II декадах июня, в период максимальной численности блох. Наибольшее количество штаммов возбудителя чумы от зверьков (65,5%) получено в августе. Это связано, прежде всего, с повышенной подвижностью пищух, вызванной заготовкой ими кормов и расселением. В эпизоотию чаще вовлекались молодые особи. По мере снижения численности монгольских пищух до 3-4 зверьков на 1 га, эпизоотии ослабевали и принимали очаговый характер.

На участках со сплошными поселениями монгольской пищухи, эпизоотии протекали более остро и скоротечно в течение 2-3 лет; на участках с мозаичными поселениями – вяло и намного продолжительнее (Азбал и др., 1975).