

УДК 598.288.5:[616.981.452:576.89]

**ОЦЕНКА ВОЗМОЖНОЙ РОЛИ КАМЕНКИ-ПЛЯСУНЬИ  
(*OENANTHE ISABELLINA*) И ДРУГИХ ПТИЦ  
В МЕХАНИЗМЕ ЭНЗООТИИ ЧУМЫ**

**Н.В. Попов<sup>1</sup>, А.А. Слудский<sup>1</sup>, Е.В. Завьялов<sup>2</sup>, А.И. Удовиков<sup>1</sup>,  
В.Г. Табачишин<sup>3</sup>, В.В. Аникин<sup>2</sup>, Н.П. Коннов<sup>1</sup>**

<sup>1</sup>Российский научно-исследовательский противочумный институт «Микроб»  
Россия, 410005, Саратов, Университетская, 46

<sup>2</sup>Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского  
Россия, 410012, Саратов, Астраханская, 83

<sup>3</sup>Саратовский филиал Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН  
Россия, 410028, Саратов, Рабочая, 24

Поступила в редакцию 12.12.06 г.

**Оценка возможной роли каменки-плясуны (*Oenanthe isabellina*) и других птиц в механизме энзоотии чумы.** – Попов Н.В., Слудский А.А., Завьялов Е.В., Удовиков А.И., Табачишин В.Г., Аникин В.В., Коннов Н.П. – Выполнена оценка возможной роли птиц, в частности, каменки-плясуны, а также ее блох в механизме энзоотии чумы. Обосновано наличие дополнительной цепочки передачи чумного микроба из почвенного биоценоза к теплокровным животным. Обсуждена роль паразитов блох, в первую очередь аллантонематид, в феномене энзоотии чумы. Предложена новая гипотеза механизма энзоотии чумы, обосновывающая автономную передачу чумного микроба из почвенного экотопа к различным видам блох, в том числе и *Frontopsylla frontalis*.

**Ключевые слова:** *Oenanthe isabellina*, нематоды, энзоотия чумы, биопленки чумного микроба, паразиты блох, почвенный биоценоз, климатические факторы.

**A probable role of *Oenanthe isabellina* and other birds in the plague enzootic mechanism.** – Popov N.V., Sludsky A.A., Zavialov E.V., Udovikov A.I., Tabachishin V.G., Anikin V.V., Konnov N.P. – A possible role of birds (in particular, *Oenanthe isabellina*) in the plague enzootic mechanism is considered. The existence of an additional chain of plague agent transfer from the soil biocenosis to warm-blooded animals is substantiated. The role of flea parasites, primarily allantonematids, in the plague enzootic phenomenon is discussed. A new hypothesis of the mechanism of plague microbe circulation in its natural foci is presented.

**Key words:** *Oenanthe isabellina*, nematode, plague enzootic mechanism, plague microbe biofilm, flea parasite, soil biocenosis, climate factor.

**ВВЕДЕНИЕ**

Вплоть до настоящего времени в качестве одной из причин активизации природных очагов чумы рассматриваются периодические заносы возбудителя *Yersinia pestis* блохами каменки-плясуны (*Oenanthe isabellina* (Temminck, 1829)) – *Frontopsylla frontalis alatau* Fed., 1946 в периоды весеннего прилета и пролета птиц (Шевченко и др., 1969; Бурделов, Касенова, 2001). Гнездовой ареал каменки-плясуны, равно как и места находок *F. frontalis*, охватывают практически всю энзоотичную по чуме территорию России и других стран СНГ (Бибиков и др., 1972). В связи с

широким распространением *O. isabellina* в Нижнем Поволжье, в том числе и на территории Саратовской области, оценка ее роли в распространении возбудителя чумы представляет значительный эпидемиологический и теоретический интерес.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изучение биотопической приуроченности и численности каменки-плясуны основано на данных полевых исследований, проведенных в 1994 – 2006 гг. на территории Астраханской, Волгоградской, Саратовской областей и сопредельных районов Республики Калмыкии и Западно-Казахстанской области (Казахстан). В качестве основного метода исследований использовались пешие учеты на постоянных, нестрого фиксированных маршрутах (Равкин, Челинцев, 1990) общей протяженностью более 1500 км, а также комбинированный вариант метода картографирования (Tomialojc, 1980). Полученные количественные характеристики пересчитывались в показатели видового обилия: число пар (или особей) на единицу площади. В процессе наблюдений наносили на карту (масштаба 1:100 000) все места обнаружения *O. isabellina*; особое внимание уделялось подтверждению достоверности гнездования и особенностям поведения изучаемых птиц. Полученные данные закартированы на основе равноугольной картографической проекции Меркатора (с квадратами 10×10 км), использованной при составлении Атласа гнездящихся птиц Европы (The EBCC Atlas of European Breeding Birds..., 1997). Для оценки распространения каменки-плясуны на энзоотичной по чуме территории России и сопредельных стран привлечены материалы банка данных Российского научно-исследовательского противочумного института «Микроб». Электронно-микроскопическое исследование преджелудка блох, блокированного возбудителем чумы, проведено методом сканирования (Коннов, 1990).

Статистическая обработка и картографирование полученных материалов выполнялись с применением программ Mapinfo Professional, Statgraphic.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

### *Исторические предпосылки заселения, динамика распространения и некоторые аспекты экологии каменки-плясуны в Нижнем Поволжье и на сопредельных территориях*

В Нижнем Поволжье и Волго-Уральском междуречье каменка-плясуны появилась, очевидно, около 10 тыс. лет назад. До этого времени она осваивала межгорные котловины и щебнистые речные долины Центральной Азии, откуда спустилась в среднеазиатские пустыни (Панов, 1999) и впоследствии стала завоевывать степные и лесостепные территории. Достаточно высокие темпы расселения вида в этот период мы склонны связывать с освоением им на гнездовании нор сусликов и сурков, занимающих значительную долю в составе раннеголоценовых териокомплексов (Завьялов и др., 2004 а, б). Используя в той или иной степени эту связь, пределов центральной части Нижнего Поволжья и севера Волго-Уральского междуречья каменка достигла, очевидно, к среднему голоцену. К этому времени на облик луговых степей значительно сказался климатический оптимум атлантического периода, когда в составе растительности сокращается участие полыней и,

## ОЦЕНКА ВОЗМОЖНОЙ РОЛИ КАМЕНКИ-ПЛЯСУНЬИ

напротив, увеличивается – разнотравья. В дерновинно-злаковых степях в среднем голоцене сложились засушливые условия. Степные формации становятся более высокотравными, что происходит на фоне сокращения обилия полыней и увеличения доли пастбищных сорняков. Эти явления приводят к началу долговременной тенденции сокращения плотности населения сусликов и сурков, что, вероятно, явилось причиной стабилизации, а быть может, и сокращения распространения плясуны в Нижнем Поволжье в тот период (Табачишин и др., 2002; Завьялов и др., 2004 в).

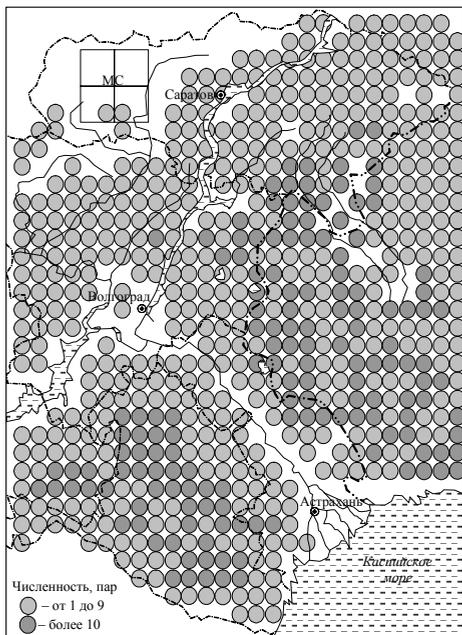
Аридизация климата достигла своего максимального развития, вероятно, в начале позднего голоцена. В это время на открытых пространствах региона наиболее отчетливо проявляется снижение высокотравности растительности, что наряду с усиливающейся пастбищной дигрессией привело к интенсивному заселению степей малым сусликом (*Spermophilus pygmaeus* Pallas, 1778). С этого времени, очевидно, начинается вторая волна расселения плясуны, прогрессирующая на основе коренной смены основных поставщиков убежищ (Завьялов и др., 2004 а). Эта тенденция хорошо прослеживается и в историческое время.

Для каменки-плясуны характерен ранний весенний прилет и пролет, которые, как правило, предшествуют началу развития эпизоотий чумы. Например, первые птицы в ранние вёсны появляются в центральном и южном саратовском Заволжье уже в последних числах марта. Таким ранним прилетом, например, характеризовались весенние периоды 1986, 1990 и 1994 гг., когда каменки отмечались в окрестностях с. Дьяковки Краснокутского района 30, 26 и 28 марта соответственно. На весеннем пролете каменки при выборе гнездового участка многократно посещают жилые и нежилые норы грызунов. Полевые исследования, проведенные в репродуктивный период 1998 и 1999 г. в пределах Краснопартизанского и Ершовского районов, позволили выявить существование в популяциях этих птиц относительно большой доли прохолощающихся самцов. Отнести их к какой-либо возрастной группе не удалось, однако вполне очевидно, что среди размножающихся каменок преобладают птицы старше года. При этом даже в сильно разреженных популяциях, когда в составе поселения контактируют лишь 3 – 4 самца, часть из них становятся полигамными. Процент полигамии варьировал в различных популяциях в пределах Саратовской области по годам, но ни в одном из известных случаев не превышал 25%. Данное обстоятельство подчеркивает высокую подвижность территориальных связей этих птиц, что существенно увеличивает частоту контактов каменки с жилыми и нежилыми норами млекопитающих.

### *Исторические эколого-эпизоотологические предпосылки формирования гипотезы об участии каменки-плясуны в разное возбудителя чумы*

После прилета на места гнездования (рис. 1) основная масса блох *F. frontalis* сходит с птиц. Для устройства гнезда каменка-плясуня использует преимущественно нежилые норы грызунов в составе жилых колоний млекопитающих. Большинство птиц из нижеволжских популяций использует в качестве места гнездования норы малого суслика, на долю таких пар приходится до 85%. Значительно меньше самок устраивает гнезда в норах больших тушканчиков (*Allactaga major*

Pallas, 1778) и рыжеватых сусликов (*Spermophilus major* Pallas, 1778); крайне редкий характер носит размножение этих птиц в речных обрывах в убежищах птиц-норников и кучах строительного мусора или камней. Кроме того, после вылета



**Рис. 1.** Распространение и численность каменки-плясуньи в Нижнем Поволжье и сопредельных регионах Казахстана

блехи транспортируются ей в места гнездования», провоцируя тем самым начало развития эпизоотии (Шевченко и др., 1969). В связи с наличием спорадических находок в природных очагах зараженных *Y. pestis* блох *F. frontalis*, равно как и переболевших чумой каменок, эту гипотезу продолжают привлекать для объяснения синхронной активизации удаленных друг от друга природных очагов чумы. С учётом актуальности задачи расшифровки пути заражения чумой блох каменки-плясуньи выдвинуто предположение о наличии в природе механизма, обеспечивающего автономную передачу чумного микроба из почвенного биоценоза в организм различных видов блох, в том числе и *F. frontalis*.

*Экологические особенности чумного микроба  
как основа новой гипотезы механизма энзоотии чумы  
и современная оценка эпизоотологического статуса каменки-плясуньи*

Подчеркнем, что вплоть до настоящего времени кровососание рассматривается в качестве единственного способа инфицирования блох возбудителем чумы *Yersinia pestis*. Альтернативная гипотеза основана на широко известной способно-

птенцов именно нежилые норы начинают активно посещаться и заселяться грызунами, обеспечивая тем самым интенсивную миграцию *F. frontalis*. Она нападает на зверьков и обнаруживается в их шерсти и в сборах из входов нор (Бурделов, Касенова, 2001). Зимовка *F. frontalis* в норах и гнездах грызунов на участках активного развития эпизоотий чумы послужила в качестве основной предпосылки для формирования представлений о возможности дальнейшего разноса зараженных чумой блох этого вида каменками на большие расстояния.

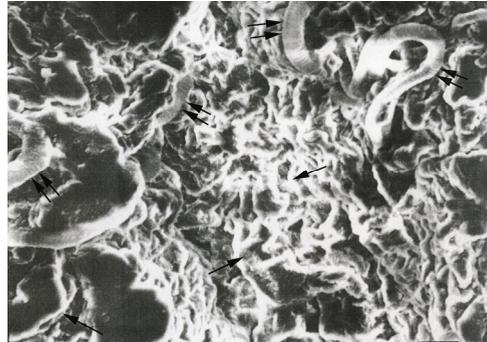
Основываясь на способности блох *F. frontalis* к питанию как на птицах, так и на грызунах, в 60-х гг. прошлого столетия учёные выдвинули рабочую гипотезу, согласно которой «в период весеннего пролета, часто посещая норы грызунов, каменки-плясуньи собирают на себя блох *F. frontalis*, прошедших зиму в норах и гнездах зверьков. Попав на каменку-плясунью, зараженные чумой

## ОЦЕНКА ВОЗМОЖНОЙ РОЛИ КАМЕНКИ-ПЛЯСУНЫ

сти нематод (Secernentea, Rhabdidae) активно проникать в тело насекомых, в том числе и блох, наиболее специализированными паразитами которых являются аллантонематиды (Рубцов, 1981). Личинки нематод, заселяя организм насекомых, вносят внутрь различные микроорганизмы (Догель, 1981), в том числе патогенные бактерии, что успешно используется в практике защиты растений. При этом взаимоотношения нематод с бактериями, за исключением чумного и псевдотуберкулезного микробов, носят симбиотический характер. Напротив, чумной и псевдотуберкулезный микробы обладают способностью к образованию внеклеточной биопленки, которая защищает их от утилизации нематодами (Darby et al., 2002).

Биопленка подобно спорам бактерий может обеспечивать длительное сохранение возбудителя этой инфекции во внешней среде. Видимо, на ранних стадиях эволюции чумной микроб, равно как и возбудитель псевдотуберкулеза (Jarret et al., 2004; Styer et al., 2005), приобрел способность образовывать биопленку как способ защиты от различных беспозвоночных животных, обитателей почвы. Матрикс биопленки защищает клетки возбудителя чумы от утилизации и при попадании последнего в полость тела нематод, простейших и блох (Jarret et al., 2004). Ранее наличие таких структур установлено в организме блох в форме «глубок» из клеток чумного микроба, заключенных в капсулу (рис. 2). Причем для жизненного цикла многих нематод характерно наличие нескольких личиночных стадий, которые проходят часть своего развития в почвенном субстрате (свободноживущие личинки), другую – в организме блох.

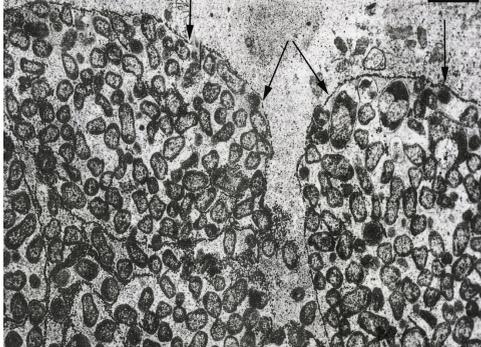
Важно подчеркнуть, что нематоды заражают личинок блох и в процессе онтогенеза хозяина, свободно проникают в полость тела взрослых особей, заселяя любые его части, даже конечности, и легко покидают организм этих эктопаразитов через половые пути, кишечник, ротовой канал (Рубцов, 1981). Осуществление трансларвальной передачи возбудителя чумы от личинок нематод через личинок блох к имаго блох обеспечивает возможность инфицирования эктопаразитов с последующей трансмиссивной передачей возбудителя этой инфекции. Вполне



**Рис. 2.** Сканограмма желудочно-кишечного тракта блохи *Xenopsylla cheopis*, зараженной *Yersinia pestis*: —> – комки бактерий, заключенные в биопленку; ⇔ – нематоды

очевидно, что в эволюционном плане способность чумного микроба к образованию биопленок позволила ему выйти за границы почвенных экотопов. В частности, за счет экологических особенностей личинок паразитов блох, в первую очередь – нематод (аллантонематид и др.), осуществить переход в организм кровососущих членистоногих. Причем способность чумного микроба к образованию биопленок проявилась в организме блох в новом качестве – в виде феномена блока преджелудка (рис. 3). В данном случае гидрофобный матрикс биопленки позволяет чумному микробу не только выживать в пищеварительном тракте блохи, но

также служит основой для реализации трансмиссивной передачи возбудителя данной инфекции. В этом плане адаптационная особенность чумного микроба (образование матрикса биопленки) является ключевым моментом для понимания феномена энзоотии чумы.



**Рис. 3.** Электронограмма среза преджелудка блохи *Xenopsylla cheopis*, зараженной возбудителем чумы; стрелками отмечены микроколонии бактерий, заключенных в оболочку

его биологических особенностей (тип питания, дыхания, способность к размножению вне организма теплокровных, генотипической и фенотипической изменчивости) без учета экологических механизмов межвидовых связей в почвенном экотопе.

Первые работы по изучению возможности длительного обитания возбудителя чумы в почвенных микроорганизмах (Ларина и др., 1992; Никульшин и др., 1992) не получили широкого отклика, хотя теоретическая основа для подобных исследований была подготовлена специалистами, изучающими почвенную биоту (Бабьева, Зенова, 1989). Последующее моделирование межпопуляционных взаимодействий ряда патогенных (в том числе и возбудителя чумы) и условно-патогенных бактерий с почвенными простейшими выявило активное размножение микробов в ассоциации с последними (Пушкарева и др., 1990). Такой процесс оказался возможным за счет исходной гетерогенности бактериальной популяции по устойчивости к фагоцитозу инфузориями. Часть микробных клеток сохраняла устойчивость к фагоцитозу, что проявлялось в его «незавершенности», последующем активном размножении выживших иерсиний, разрушении клетки-хозяина и выходе бактерий в окружающую среду (Литвин и др., 1998). Параллельное пассирование иерсиний на перитонеальных макрофагах морских свинок и белых мышей показало сходное повышение вирулентности, как в случае пассирования через простейших (Пушкарева и др., 1990; Литвин и др., 1998).

Результаты выполненных исследований позволяют полагать, что механизм устойчивости к фагоцитозу первично выработан бактериями по отношению к простейшим и, возможно, к иным беспозвоночным животным, с которыми они давно и постоянно взаимодействуют в почвенных сообществах. В этом плане бактерии «преадаптированы» к встрече с макрофагами и, вероятно, благодаря этому способны преодолевать барьер иммунной системы теплокровных.

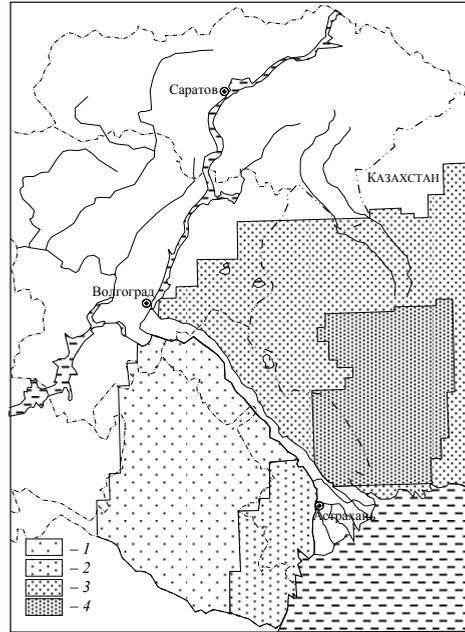
Для решения вопроса о механизме энзоотии чумы специалистами привлекались различные гипотезы, в том числе модификации «теллурической» чумы, то есть представления о длительном сохранении чумного микроба в почве нор носителей (Тимофеева, Головачева, 1975; Baltazard et al., 1963; Karimi, 1963; Mollaret, 1963). Следует подчеркнуть, что имевшие место попытки доказать возможность длительного (многолетнего) обитания этих бактерий в почве основывались на ошибочной методологии. Способность возбудителя чумы существовать в почве оценивалась, в основном исходя из

## ОЦЕНКА ВОЗМОЖНОЙ РОЛИ КАМЕНКИ-ПЛЯСУНЫ

Важно отметить, что при рассмотрении механизмов заражения блох *F. frontalis* в гнездах каменки-плясуны нами рассмотрены различные комбинации комплексного действия факторов окружающей среды, обеспечивающих поступательный характер саморазвития экосистемы природного очага этой инфекции путем смены ее предэпизоотической, эпизоотической и межэпизоотической фаз (Лавровский, Попов, 1978).

В предэпизоотическую фазу основные перестроечные процессы проходят в почвенных экотопах, в частности в почве нор грызунов (зайцеобразных и др.) на участках стойкого проявления этой инфекции (рис. 4). В зимовочных и выводковых камерах нор грызунов в процессе многократных проявлений чумы происходит накопление «законсервированных» запасов чумного микроба в различных формах (скопления биопленок, цисты простейших и др.). Здесь же проходит развитие основных стадий (яйца, личинки, куколки) как блох, так и их паразитов (нематод, простейших и др.). В почве нор свободноживущие личинки нематод могут контактировать с возбудителем чумы на основе трофических связей, в первую очередь при освоении продуктов распада матрикса его биопленок, при поедании простейших. Начало предэпизоотической фазы совпадает с наступлением оптимальных условий для развития и размножения свободноживущих почвенных нематод. Личинки нематод вместе с чумным микробом проникают в организм личинок блох. Именно трансларвальная передача возбудителя чумы от личинок нематод через личинок блох к имаго блох является ключевым моментом в их инфицировании.

Последующее образование «блока преджелудка» блох обеспечивает возможность дальнейшей трансмиссивной передачи возбудителя этой инфекции. Причем начало действия механизма «первичных заражений» мелких млекопитающих целиком связано с наступлением оптимальных условий для массового размножения свободноживущих нематод, обеспечивающих хранение и передачу чумного микроба по цепочке: матрикс биопленки чумного микроба → личинка нематоды → личинка блохи → куколка блохи → имаго блохи → грызун. Появление в норах инфицированных имаго блох приводит к заражению обитающих в них теплокров-



**Рис. 4.** Картограмма природных очагов чумы в Нижнем Поволжье и сопредельных регионах Казахстана: 1 – Прикаспийский северозападный степной, 2 – Прикаспийский песчаный, 3 – Волго-Уральский степной, 4 – Волго-Уральский песчаный

ных животных, в первую очередь грызунов. С началом появления зараженных чумой грызунов начинается эпизоотическая фаза. В это же время аналогичные процессы проходят и в норах, заселенных каменкой-плясуньей. Хотя в данном случае реализация этого механизма приводит к появлению зараженных чумой птичьих блох – *F. frontalis*.

В эпизоотическую фазу передача чумного микроба происходит как за счет массового внедрения зараженных возбудителем чумы паразитов блох в имаго этих кровососущих членистоногих, так и по цепочке грызун → блоха → грызун. В многолетнем аспекте начало эпизоотической фазы совпадает с массовым размножением свободноживущих нематод. Пик эпизоотий приурочен к сезонному оптимуму существования паразитов блох в почвенных экотопах и по времени совпадает с периодом завершения метаморфоза доминирующих видов блох. Эпизоотии наиболее часто развиваются в повышено увлажненных, богатых органикой участках очага (понижения рельефа, приколдезные «пятна» и т.д.). Заражение грызунов происходит преимущественно за счет передачи инфекции из почвенного экотопа. Трансмиссивные цепочки передачи чумного микроба носят менее устойчивый характер и весьма кратковременны.

Развитие эпизоотий характеризуется охватом широкого спектра видов теплокровных животных, вовлекаемых в эпизоотический процесс. Причем в природе наблюдается практически равная вероятность заражения фоновых видов мелких млекопитающих, обитающих на участке проявления чумы (Попов и др., 2007). В этот период в природных очагах чумы (см. рис. 4) спорадически регистрируют и находки контактировавших с *Y. pestis* каменок-плясуней и их блох *F. frontalis*. При развитии эпизоотии происходит массовое попадание чумного микроба в почву, в основном за счет миграций инфицированных личинок нематод из кишечного тракта блох. Существуют и другие пути попадания чумного микроба в почву (гибель грызунов и блох, раздавливание блох грызунами и др.). Однако только образование чумным микробом матрикса биопленок обеспечивает надежную защиту находящихся внутри микробных клеток (рис. 5).

В отношении связи каменки-плясуньи с различными видами теплокровных животных целесообразно привести сведения по внутривековой динамике ее численности на севере Нижнего Поволжья и в Волго-Уральском междуречье в историческое время. При этом можно выделить несколько основных тенденций, определяющихся в большей степени не климатическими явлениями, а изменениями в состоянии популяций «поставщиков» убежищ, главным образом малого суслика. Интенсивно расселяясь на север, эти животные в течение довольно длительного времени демонстрировали высокую плотность заселения территории, что способствовало росту численности каменки. Однако уже в 1970-х гг. вполне отчетливо проявилась тенденция дестабилизации большого числа как правобережных, так и заволжских популяций грызуна (Окулова и др., 2005; Беляченко и др., 2006). Именно в этот период вслед за сусликом каменка исчезает из многих мест бывшего размножения, что в полной мере продемонстрировало связь вида именно с жилыми колониями и отдельными норами грызунов. В 1980-х гг. этот процесс не-

## ОЦЕНКА ВОЗМОЖНОЙ РОЛИ КАМЕНКИ-ПЛЯСУНЫ

сколько замедлил свои темпы, а в конце XX в. наметилась тенденция постепенного повышения плотности населения каменки, особенно в центральном и восточном Заволжье (Завьялов и др., 2003, 2004 в). В этой связи целесообразно отметить достоверное повышение доли птиц в популяциях плясуны, использующих для гнездования не колонии малого суслика, а норы большого тушканчика (до 7.5%), рыжеватого суслика (4.0%) и других крупных грызунов (2.6%) (Варшавский, 1989; Табачин и др., 2002). Таким образом, вид характеризуется широким охватом нор большого спектра видов теплокровных животных, вовлекаемых в эпизоотический процесс.

В данной связи следует отметить, что и другие птицы-норники могут активно контактировать с убежищами грызунов.

Например, к настоящему времени на севере Ниж-

него Поволжья обыкновенная каменка (*Oenanthe oenanthe* (Linnaeus, 1758)) в качестве гнездовых биотопов иногда (0.9% всех встреч) использует нежилые норы степных сурков – *Marmota bobak* Muller, 1776 (Семихатова и др., 2004), а также малых (2.4%) и рыжеватых (3.1%) сусликов. Между тем на территориях дерновинно-злаковых заволжских степей около 8100 – 15200 лет назад первой из рода *Oenanthe* указанный регион начинает заселять именно обыкновенная каменка. Вполне очевидно, что для вида горного происхождения, к каковым она относится, вторичными гнездовыми станциями в то время были норы грызунов (Завьялов и др., 2002), а лишь на современном этапе каменка тяготеет к селитебным ландшафтам.

Возвращаясь к вопросу образования чумным микробом матрикса биопленок, отметим, что изменение гидрологических, температурных или химических показателей может приводить к различным нарушениям в почвенной цепочке передачи чумного микроба. Трансмиссия возбудителя чумы по цепочке грызун → блоха → грызун быстро прекращается. Последнее объясняет феномен «купирования» эпизоотий, равно как и отсутствие выраженного их перемещения в пространстве. С прекращением процесса заражения грызунов начинается межэпизоотическая фаза.

В межэпизоотическую фазу происходит сохранение чумного микроба в почве нор, в основном в виде скоплений его биопленок. На фоне низкой численности почвенных паразитов блох процесс передачи возбудителя по цепочке матрикс



**Рис. 5.** Схема механизма активации природного очага чумы

био пленки → личинка нематоды → личинка блохи → куколка блохи → имаго блохи → грызун носит спорадический характер. В природных очагах регистрируются единичные находки зараженных животных, в первую очередь блох. Трансмиссивные цепочки передачи чумного микроба, как правило, не реализуются в связи с низкой численностью грызунов и их эктопаразитов. Соответственно прекращаются и находки зараженных чумой блох *F. frontalis*, хотя интенсивность и направленность сезонных миграций каменок-плясуний существенно не меняется. Последнее косвенно подтверждает случайный характер заражения чумой блох каменки-плясуньи в период максимальной эпизоотической активности природного очага этой инфекции.

С данных позиций регистрируемые в природных очагах находки зараженных чумой блох *F. frontalis*, равно как и переболевших каменок-плясуний, следует рассматривать в качестве подтверждения наличия в природе механизма, обеспечивающего «первичные заражения» широкого видового спектра блох, обитающих в границах ареала *Y. pestis* в норах не только различных систематических групп мелких млекопитающих, но и птиц. Действие этого механизма обеспечивает полигостальность и поливекторность природных очагов чумы, равно как и объясняет относительно более высокую частоту регистрации чумы среди доминирующих видов мелких млекопитающих.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бабьева И.П., Зенова Г.М.* Биология почв. М.: Изд-во МГУ, 1989. 336 с.
- Беляченко А.В., Шляхтин Г.В., Опарин М.Л., Ильин В.Ю., Завьялов Е.В., Быстракова Н.В., Ермаков О.А., Лукьянов С.Б., Смирнов Д.Г., Семихатова С.Н., Филипьев А.О., Сонин К.А., Титов С.В.* Редкие и исчезающие виды млекопитающих, рекомендуемые к внесению во второе издание Красной книги Саратовской области // Поволж. экол. журн. 2006. Вып. спец. С. 97 – 107.
- Бибиков Д.И., Стогов И.И., Пейсахис Л.А., Фадеев Г.С., Аракелянц В.С., Кукин В.М.* Каменка-плясунья – вероятный компонент в природных очагах чумы // Проблемы особо опасных инфекций: Тр. противочум. учреждений СССР / Всесоюз. науч.-исслед. противочум. ин-т «Микроб». Саратов, 1972. Вып. 1 (23). С. 100 – 107.
- Бурделов А.С., Касенова А.К.* Контакты каменки-плясуньи и ее специфических блох с возбудителем чумы // Карантинные и зоонозные инфекции в Казахстане. Алматы: Изд-во «УТМ ПШ-5», 2001. Вып. 4. С. 17 – 19.
- Варшавский С.Н.* О биоценологических связях каменки-плясуньи с тушканчиками в различных зонально-географических условиях (Предкавказье, Нижнее Поволжье, Приаралье) // Экологические проблемы Ставропольского края и сопредельных территорий. Ставрополь: Изд-во Ставроп. гос. пед. ин-та, 1989. С. 204 – 205.
- Догель В.А.* Зоология беспозвоночных. М.: Высш. шк., 1981. 606 с.
- Завьялов Е.В., Табачишин В.Г., Семихатова С.Н.* Развитие биотических связей степного сурка (*Marmota bobak*) и обыкновенной каменки (*Oenanthe oenanthe*) на севере Нижнего Поволжья в историческом аспекте // Сурки в степных биоценозах Евразии: Докл. VIII совещ. по суркам стран СНГ / Науч. тр. госзаповед. «Присурский». Чебоксары; М.: Клио, 2002. Т. 8. С. 25 – 26.
- Завьялов Е.В., Шляхтин Г.В., Табачишин В.Г., Макаров В.З., Забалуев А.П., Якушев Н.Н.* Генезис природных условий и основные направления современной динамики ареалов животных на севере Нижнего Поволжья. Сообщение IV. Генезис фауны и флоры в четвертичное время. Голоцен // Поволж. экол. журн. 2003. №1. С. 3 – 19.

## ОЦЕНКА ВОЗМОЖНОЙ РОЛИ КАМЕНКИ-ПЛЯСУНЫ

Завьялов Е.В., Семихатова С.Н., Табачишин В.Г. Исторические аспекты динамики распространения камени-плясуны (*Oenanthe isabellina*) на севере Нижнего Поволжья // Науч. чтения памяти проф. В.В. Станчинского. Смоленск: Изд-во Смолен. гос. пед. ун-та, 2004 а. Вып. 4. С. 144 – 148.

Завьялов Е.В., Шляхтин Г.В., Табачишин В.Г., Якушев Н.Н., Березуцкий М.А., Мосолова Е.Ю. Генезис природных условий и основные направления современной динамики ареалов животных на севере Нижнего Поволжья. Сообщение VIII. Динамика распространения птиц под воздействием антропогенных факторов // Поволж. экол. журн. 2004 б. №2. С. 144 – 172.

Завьялов Е.В., Шляхтин Г.В., Табачишин В.Г., Якушев Н.Н., Лобачев Ю.Ю., Мосолова Е.Ю. Генезис природных условий и основные направления современной динамики ареалов животных на севере Нижнего Поволжья. Сообщение IX. Прогноз долговременных тенденций в динамике распространения птиц // Поволж. экол. журн. 2004 в. №3. С. 252 – 276.

Коннов Н.П. Ультразонно-функциональный анализ чумного микроба и его взаимоотношения с организмом блохи: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Саратов, 1990. 60 с.

Лавровский А.А., Попов Н.В. Межэпизоотический период как одна из фаз саморазвития экосистемы природного очага чумы // Проблемы особо опасных инфекций: Тр. противочум. учреждений СССР / Всесоюз. науч.-исслед. противочум. ин-т «Микроб». Саратов, 1978. Вып. 2 (60). С. 5 – 9.

Ларина В.С., Степанов В.М., Айкимбаев А.М. О жизнеспособности элементарных Л-форм чумного микроба раннего этапа Л-трансформации и их реверсии на почвенных микроорганизмах // Организация эпиднадзора при чуме и меры ее профилактики: Материалы конф. Алма-Ата: Изд-во «Казинформцентра Госкомстата РК», 1992. Ч. 1. С. 129 – 132.

Литвин В.Ю., Гинцбург А.Л., Пушкарева В.И., Романова Ю.М., Боев Б.В. Эпидемиологические аспекты экологии бактерий. М: Изд-во «Фармарус-Принт», 1998. 256 с.

Никольшин С.В., Онацкая Т.Г., Луканина Л.М. Изучение ассоциации почвенных амёб *Hartmannella rhysodes* с бактериями – возбудителями чумы и псевдотуберкулеза в эксперименте // Журн. микробиологии, эпидемиологии и иммунологии. 1992. № 9 – 10. С. 2 – 4.

Окулова Н.М., Бидашко Ф.Г., Гражданов А.К. Об изменениях сообществ млекопитающих Западного Казахстана в связи с многолетними изменениями абиотических условий // Поволж. экол. журн. 2005. №3. С. 241 – 254.

Панов Е.Н. Камени Палеарктики. Экология, поведение, эволюция. М.: Scientific Press Ltd., 1999. 342 с.

Попов Н.В., Удовиков А.И., Яковлев С.А., Санджиев В.Б.-Х., Сангаджиева Г.В. Оценка влияния современного потепления климата на формирование нового природного очага чумы песчаночьего типа на территории европейского юго-востока России // Поволж. экол. журн. 2007. №1. С. 34 – 43.

Пушкарева В.М., Литвин В.Ю., Константинова Н.Д. Анализ механизмов межпопуляционных взаимодействий иерсиний с инфузориями *Tetrahytmena pyriformis* на клеточном и субклеточном уровнях // Журн. микробиологии, эпидемиологии и иммунологии. 1990. № 1. С. 3 – 8.

Равкин Е.С., Челинцев Н.Г. Методические рекомендации по комплексному маршрутному учету птиц / Всесоюз. науч.-исслед. ин-т охраны природы и заповедного дела. М., 1990. 36 с.

Рубцов И.А. Паразиты и враги блох. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1981. 100 с.

Семихатова С.Н., Завьялов Е.В., Табачишин В.Г. Биотические связи грызунов-носителей и камени на севере Нижнего Поволжья // Млекопитающие как компонент аридных экосистем (ресурсы, фауна, экология, медицинское значение и охрана): Тез. докл. Междунар. совещ. / Ин-т проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. М., 2004. С. 87 – 88.

Табачишин В.Г., Завьялов Е.В., Семихатова С.Н. О возможной роли поселений степного сурка (*Marmota bobak*) в генезисе распространения каменки-плясуньи (*Oenanthe isabellina*) на севере Нижнего Поволжья // Сурки в степных биоценозах Евразии: Докл. VIII совещ. по суркам стран СНГ / Науч. тр. госзаповед. «Присурский». Чебоксары; М.: Клио, 2002. Т. 8. С. 61 – 62.

Тимофеева Л.А., Головачева В.Я. Экспериментальное изучение роли почвы в сохранении и передаче чумного микроба // Проблемы особо опасных инфекций: Тр. противочум. учреждений СССР / Всесоюз. науч.-исслед. противочум. ин-т «Микроб». Саратов, 1975. Вып. 1. С. 40 – 44.

Шевченко В.Л., Каймашиников В.И., Андреева Т.А. О механизме сохранения природной очаговости чумы в Волго-Уральских песках // Зоол. журн. 1969. Т. 48, вып. 2. С. 270 – 283.

Baltazard M., Karimi J., Eftekhari M. La conservation interepizootique de la peste en foyer invetere // Bul. Soc. Pathol. Exot. 1963. Vol. 56, № 6. P. 1230–1241.

Darby G., Hsu J.W., Ghory N., Falkow S. Plaque bacteria biofilm blocks food intake // Nature. 2002. Vol. 417. P. 243.

Jarret C.O., Deak E., Ishewood K.E., Oyston P.C., Fischer E.R., Whitney A.R., Kobayashi S.D., Leo F.R. de, Hinnebush B.I. Transmission of *Yersinia pestis* from an infections biofilm in the flew vector // J. Infect. Dis. 2004. Vol. 190. P. 783 – 792.

Karimi J. Conservation naturelle de la peste dans le sol // Bul. Soc. Pathol. Exot. 1963. Vol. 56, № 6. P. 1183 – 1186.

Mollaret H.H. Conservation experimental de la peste dans le sol // Bul. Soc. Pathol. Exot. 1963. Vol. 56, № 6. P. 1168 – 1183.

Styer K.L., Hopkins G.W., Batra S.S., Plano G.V., Frothingham R., Aballay A. *Yersinia pestis* kills *Caenorhabditis elegans* by a biofilm-independent process that involves novel virulence factors // EMBO report. 2005. Vol. 6, № 10. P. 992 – 997.

The EBCC Atlas of European Breeding Birds. Their Distribution and Abundance / Eds. E.J.M Hagemeyer., M.J. Blair. London: T. & A.D. Poyser, 1997. 904 p.

Tomialojc L. The combined version of mapping metod // Proc. VI Intern. Conf. Bird Census Work. Gottingen, 1980. P. 92 – 106.