

© КОЛЛЕКТИВ АВТОРОВ, 2017

УДК 616.99:57.047

Арутюнов Ю.И., Мишанькин Б.Н., Орехов И.В., Пичурина Н.Л.

МНОГООБРАЗИЕ ПАРАЗИТАРНОЙ СИСТЕМЫ – ОСНОВА СТАБИЛЬНОСТИ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ПРИРОДНОГО ОЧАГА ИНФЕКЦИИ

ФКУЗ «Ростовский-на-Дону противочумный институт» Роспотребнадзора, 344002, г. Ростов-на-Дону, Россия, ул. М. Горького, 117

В работе представлена позиция авторов по слабоизученному вопросу эпизоотологии – причина стабильности функционирования природного очага инфекции. Многообразие биоценотического комплекса, включающее основного, второстепенных и случайных носителей; многочисленных, малочисленных и редких переносчиков; высоковирулентные, слабовирулентные и измененные штаммы возбудителя инфекции, а также популяционная неоднородность составляющих биоценоза обеспечивают устойчивость функционирования природного очага в определенных ландшафтно-географических условиях. Этому же способствует одновременность достижения пика численности различных видов носителей и переносчиков. Универсальность принципа выдвинутого положения для трех- и двухкомпонентных составляющих природного очага инфекции, а также для инфекций, вызываемых сапронозами, позволяет рассматривать его как биологический закон стабильного функционирования природного очага инфекции.

Ключевые слова: природный очаг инфекции; биоценотический комплекс; носители инфекции; переносчики инфекции; возбудитель; стабильность природного очага.

Для цитирования: Арутюнов Ю.И., Мишанькин Б.Н., Орехов И.В., Пичурина Н.Л. Многообразие паразитарной системы – основа стабильности функционирования природного очага инфекции. *Эпидемиология и инфекционные болезни*. 2017; 22 (4): 208–213. DOI: 10.17816/EID40988

Arutyunov Yu.I., Mishan'kin B.N., Orekhov I.V., Pichurina N.L.

THE DIVERSITY OF THE PARASITIC SYSTEM IS THE BASE OF THE STABILITY OF THE FUNCTIONING OF NATURAL FOCUS OF THE INFECTION

Rostov-on-Don Anti-Plague Institute, Federal Service for Consumer Rights Protection and Human Welfare Supervision, 117, Gorky Street, Rostov-on-Don, 344002, Russian Federation

This paper presents the authors' opinion concerning such understudied issue of epizootology as the cause of the stability of the functioning of the natural focus of infection. The diversity of the biocenotic complex including main, secondary and casual carriers; numerous, small in number and rare vectors; strains with high virulence, low virulence and altered strains of the causative agent of infection, as well as population nonuniformity of biocenosis constituents contribute to the stability of the functioning of the natural focus in certain landscape-geographic conditions. The heterogeneity during the achievement of the abundance peak by various carrier and vector species also promotes to the stability. Universality of the principle of the proposition offered here for three- and two-component constituents of a natural focus of infection, as well as for infections caused by sapronotic pathogens, allows consider it as a biological law of the stable functioning of a natural focus of infection.

Key words: natural focus of infection; biocenotic complex; carriers of infection; disease vectors; causative agent; stability of a natural focus.

For citation: Arutyunov Yu.I., Mishan'kin B.N., Orekhov I.V., Pichurina N.L. Parasitic system diversity – the base of stability of the functioning of the natural focus of infection. *Epidemiologiya i Infektsionnye Bolezni (Epidemiology and Infectious Diseases, Russian journal)*. 2017; 22 (4): 208–213. (In Russ.). DOI: 10.17816/EID40988

For correspondence: Yuriy I. Arutyunov, Candidate of Medical Sciences, senior researcher of the Laboratory of particularly dangerous diseases, Rostov-on-Don Anti-Plague Institute, Federal Service for Consumer Rights Protection and Human Welfare Supervision, 117, Gorky Street, Rostov-on-Don, 344002, Russian Federation, e-mail: plague@aaanet.ru.

Conflict of interest. The authors declare no conflict of interest.

Acknowledgement. The study had no sponsorship.

Received 28.04.2017

Accepted 20.07.2017

Теория академика Е.Н. Павловского о природной очаговости инфекции – краеугольная составляющая эпидемиологии. Природный очаг инфекции – территория с характерным ландшафтом и биоценозом, существующий неопределенно долго независимо от человека. Но что является основой постоянства существования природного очага инфекции?

Для корреспонденции: Арутюнов Юрий Иванович, канд. мед. наук, ст. науч. сотр. лаб. эпидемиологии особо опасных инфекций ФКУЗ Ростовский-на-Дону противочумный институт Роспотребнадзора, e-mail: plague@aaanet.ru

Считается, что сохранение эндемичных по чуме очагов связано с популяциями устойчивых и восприимчивых к чуме грызунов, населяющих природные очаги, и/или структурой метапопуляции резервуаров. Исследуя причины эндемичности на Мадагаскаре, предположили, что она обусловлена численностью популяции промежуточных хозяев; наличием устойчивых к инфекции особей крыс; делением носителей на подгруппы, когда даже одна структура метапопуляции восприимчивых хозяев может объяснить эндемичность чумы [1].

Однако стабильность функционирования природных очагов инфекции является вопросом, не нашедшим отражения в научной литературе.

Как правило, природный очаг инфекции включает триаду: биологический резервуар (носитель, источник инфекции), переносчик (комары, блохи, клещи и др.), возбудитель.

Большинство природных очагов полигостальны. Реже встречаются моногостальные очаги. Таковым является природный очаг чумы на Мадагаскаре, где носителем инфекции являются черные крысы (*Rattus rattus*), до недавнего времени Забайкальский природный очаг чумы с носителем-тарбаганом, во многих природных очагах туляремии пойменно-болотного типа в качестве носителя инфекции рассматривают водяную полевку и пр.

Биологический резервуар. При описании зооценоза природного очага обычно выделяют основного, второстепенных, случайных носителей инфекции и перечисляют виды животных, установленных зараженными той или иной инфекцией в каждом из очагов. В поддержании эпизоотии второстепенные носители играют определенную роль [2]. В природных очагах чумы США эпизоотии поддерживаются сочетанным представительством сравнительно устойчивых и высокочувствительных к чуме видов млекопитающих [3]. В Южной Африке и Зимбабве в природных очагах чумы различают две группы грызунов: энзоотичные хозяева (поддерживающие процесс) и эпизоотичные (рассеивающие инфекцию). Первые относительно устойчивы к чуме, гибель животных среди них не велика, но уровень серологически положительных особей может быть высоким. Чума может проникать в районы, заселенные более чувствительными видами, что случается при совместном обитании различных видов или перекрывающихся популяций двух типов. Чувствительные к чуме виды животных погибают вскоре после заражения, в связи с чем не могут рассматриваться как резервуар инфекции [4, 5].

Экспериментально показано, что все четыре вида песчанок, обитающих в Азербайджане, оказались восприимчивы к чумной инфекции, а общественные полевки, серые хомячки и желтогорлые мыши – резистентны. Если первые погибали на 4–5-е сутки, то желтогорлые мыши и малые суслики даже при заражении 10 тыс. микробных клеток – на 8–9-е; черноватые хомячки – на 33-и сутки, а серые хомячки не погибали вовсе [6]. Это свидетельство того, что в природных очагах чумы Азербайджана присутствуют животные как высокочувствительные к чумной инфекции, так и с пониженной чувствительностью, поддерживающие эпизоотическую активность.

В межэпизоотический период с 1949 по 1954 г. в природном очаге чумы Северо-Западного Прика-

спия, на территории Астраханской области и Калмыкии от основного носителя малого суслика не было выделено ни одного штамма чумного микроба. В то же время в 1949 г. возбудителя чумы обнаружили у домашней мыши, в 1951 г. – у гребенщиковой песчанки, а в 1954 г. – у емуранчика. Следует отметить, что в эти годы число исследованных малых сусликов (основного носителя) превышало таковое в эпизоотические годы (1946–1948 гг.) [7]. Это иллюстрирует участие второстепенных носителей в сохранении чумного микроба в природном очаге в межэпизоотический период.

Разнообразие, полифункциональность и полиморфность млекопитающих поддерживают стабильность природного очага. С уничтожением основного носителя тарбегана *Marmota sibirica* в Забайкальском природном очаге чумы и переносчика блохи *Oropsylla silantiewi* его функцию принял на себя вид, считавшийся ранее второстепенным, даурский суслик *Spermophilus (Citellus) daurica* и его блоха *Citellophilus tesquorum* [8].

В некоторых природных очагах туляремии также произошла смена носителей. Наблюдения в Сенгилеевском микроочаге Ставропольского края показали, что антропогенное воздействие привело к структурным изменениям среди основных носителей. Если в 1960-х годах ведущая роль принадлежала полевке обыкновенной, хомячку серому, степной и домашней мышам, то в последующие годы эпизоотическое значение хомячка серого и домашней мыши снизилось, но возросло значение белозубки малой. Значение отдельных видов в поддержании эпизоотий непостоянно и зависит от преобладания того или иного вида в разные годы. Ведущее место принадлежит лесной мыши, у которой отсутствуют резкие колебания численности [9]. В Астраханской области в результате хозяйственной деятельности человека (строительство Волжской ГЭС, обваловка значительных участков и пр.) произошло осушение ряда территорий, в результате чего резко снизилась численность водяной полевки. Биотопы, ранее занятые ею, стали осваивать мышевидные грызуны. Роль основного носителя от водяной полевки перешла к комплексу мелких млекопитающих [10].

В 2015 г. в слиянии рек Оби и Иртыша произошла перестройка зооценоза в пойменных биотопах. Из сообщества выбыл основной носитель туляремии – водяная полевка. Ядро нового сообщества составили полевка-экономка, красная полевка, обыкновенная и малая бурозубка [11].

Экспериментально установлено, что заражение малыми дозами возбудителя незимоспящих грызунов (песчанок) приводило к хронизации чумной инфекции. Животные погибали в пределах 77–418 сут. Штаммы чумного микроба выделяли

либо из органов, но не из крови, либо после пасажей на восприимчивых животных. Ни в одном из экспериментов не отмечена гибель от генерализованной инфекции. Хроническая инфекция, по мнению автора, возможна только в иммунном организме [12]. Возникает вопрос: откуда в природе иммунный организм? В эксперимент брали неиммунизированных животных. Следовательно, заражение малыми дозами вирулентного штамма вполне возможно в природных условиях. Однако, несмотря на отсутствие генерализованной формы чумы у таких животных, не учитывается возможность распространения инфекции за счет плотоядных млекопитающих. Подтверждением такой возможности являются наблюдения в Приаральско-Каракумском автономном очаге, в котором чумного микроба не обнаруживали длительное время. В 2011 г. серологическое исследование содержимого желудка 10 хорьков установило наличие во всех пробах антигена чумного микроба. Результаты свидетельствуют о протекающей на территории эпизоотии, которая не выявлялась за последние 10 лет стандартными методами [13].

На Кокмадагском участке стойкой очаговости чумы Восточно-Кавказского высокогорного природного очага, кроме обыкновенной полевки (основного носителя), в поддержании эпизоотии играют важную роль водяная полевка и серый хомячок [14].

Другим фактором, обеспечивающим стабильность сохранения инфекции в природе, является различная ритмика пика численности отдельных представителей природного очага.

Таким образом, рассматривая биологический резервуар инфекции, можно утверждать, что основной носитель сохраняет стабильность природного очага, а второстепенные носители поддерживают течение эпизоотического процесса.

Переносчики инфекции. Блохи грызунов в природных очагах неоднородны по своей способности переносить чуму. Среди них различают полигостальные и узко ориентированные, специфические и неспецифические, многочисленные и редкие виды насекомых. Специфические виды блох нередко обнаруживают на других видах грызунов. В течение сезона обилия достигают то одни виды блох, то другие, что связано с преобладанием того или иного вида млекопитающего – носителя инфекции. Высотное существование природного очага обеспечивается видами блох, устойчивыми к пониженным температурам. Так, в Перу основным переносчиком чумы являются блохи *Polygenis litargus* и *Pleochaetis dolens*, замещающий первый вид на высотах более 2000 м над уровнем моря [15]. В Эквадоре повсеместно основным переносчиком чумы является блоха *Xenopsylla cheopis*, но на высотах более 2770 м ее заменяет блоха *Nosopsyllus londinensis*

[16, 17]. Установлено, что в природных очагах чумы США блохи *Oropsylla montana* на низменности – неэффективный переносчик чумы. Однако они могут быть активными переносчиками при низких температурах. Это также объясняет экологию чумы в условиях высокогорья и тропических регионах [18]. На Кавказе блохи *Rhadinopsylla li* обнаружены исключительно в высокогорьях Приэльбрусья [19]. Это способствует проникновению возбудителя до определенного высотного уровня – 2200–2500 м над уровнем моря.

На территории природных очагов чумы Сибири обитают два подвида блох *Citellophilus tesquorum*: *C. t. altaicus* и *C. t. sungaris*. Сохранение чумного микроба в очагах чумы сусликового типа зависит от способности переносчика к выживанию в условиях отрицательных температур. Установлено, что блохи *C. t. altaicus* существенно превосходят *C. t. sungaris* по способности к выживанию при отрицательных температурах, что способствует сохранению в них возбудителя чумы [20].

Исследование блох монгольской пищухи в трех мезоочагах Горно-Алтайского природного очага чумы в период 1972–2013 гг. установило неравномерность обнаружения эктопаразитов. Три вида блох рода *Paradoxopsyllus* ни в одном из мезоочагов не обнаруживали в весеннее время, а лишь в осенний период. Вид *Amphipsylla primaris* в большем количестве присутствовал в весеннее время, чем в осеннее, а *Rhadinopsylla dahurica* и *R. li*, напротив, весной встречаются реже, являясь осенне-зимними видами. Четыре вида блох (*Amphalius runatus*, *Ctenophyllus hirticrus*, *Paramonopsyllus scalonae*, *Frontopsylla hetera*) в большем или меньшем количестве встречались на протяжении всего года [21]. Ранее считали, что в процесс трансмиссии чумы в Горно-Алтайском природном очаге вовлечены шесть видов блох: *P. scorodumovi*, *A. runatus*, *C. hirticrus*, *R. dahurica*, *F. hetera*, *A. primaries*. В настоящее время на всех участках в трансмиссию возбудителя широко вовлечены три вида: *P. scorodumovi*, *A. runatus*, *C. hirticrus*. На каждом из участков к ним присоединяются блохи других видов, которых причисляют к дополнительным переносчикам. Изменения количественных характеристик отдельных видов свидетельствуют о трансформации их структуры [22, 23].

Видовой состав блох в природном очаге чумы в регионе Западного Нила Уганды и за его пределами не различались. В то же время видовое разнообразие блох в центре очага было значительно выше, чем за его пределами. Авторы оценивают этот факт как причину персистенции чумного микроба в очаге [24]. Энзоотию чумы на Кокмадагском участке Восточно-Кавказского высокогорного природного очага чумы усматривают в разнообразии видов блох [14].

Такая же ситуация прослеживается и с другими переносчиками инфекций. На протяжении года иксодовые клещи (при ККГЛ, клещевом энцефалите и др.) и комары (при туляремии) достигают своего пика одновременно.

В Воронежской области в пойменно-болотных очагах туляремии установлено 18 видов комаров. По времени окрыления и продолжительности встречаемости комары могут быть разделены на группу весенних и летне-осенних [25], а в Адыгее среди 23 видов кровососущих комаров различают весенние, весенне-летние и полисезонные виды [26].

Цикл развития иксодовых клещей видов *Ixodes persulcatus* и *I. ricinus* – переносчиков ряда инфекционных заболеваний, однотипный, но время появления фаз (личинка – нимфа – имаго) различно [27]. Такая же закономерность прослеживается у иксодовых клещей *Hyalomma marginatum marginatum*, *Dermacentor marginatus*, *Rhipicephalus rossicus*, *Ixodes ricinus* – переносчиков возбудителей Крымской геморрагической лихорадки, лихорадки Ку, боррелиозов в Ростовской области. На протяжении года имаго клещей этих видов имеют различную динамику [28].

Такая смена видового состава переносчиков обеспечивает непрерывность функционирования природного очага на протяжении всего эпизоотического сезона.

Возможность одного вида переносчика передавать различные инфекционные заболевания на одной и той же территории, а также являться основным переносчиком инфекционного начала на различных территориях является свидетельством стабильности природного очага.

Возбудитель. В природном очаге инфекции в течение эпизоотического процесса возбудитель проявляет себя неоднородно. Штамм, вызывающий эпизоотию, высоковирулентен, к моменту затухания эпизоотии чаще выделяют штаммы с ослабленной вирулентностью и даже авирулентные и измененные [29].

Об этом свидетельствуют положительные серологические находки среди высокочувствительных животных.

Наблюдения в Волго-Уральском и Зауральском степных очагах чумы приводят к выводу о том, что в межэпизоотический период чумной микроб представляет собой организм, лишенный фракции I, без плазмид, некультивируемый, невирулентный. Выявление следов чумы ПЦР-методом у грызунов и блох свидетельствует о возможности циркуляции такой формы в природе. Одновременно не исключается сапрофитическая форма чумы, а также теллурическая форма ее существования [30].

Согласно позиции В.Ю. Литвина [31], природ-

ные очаги возбудителей инфекционных болезней представлены не только в виде трех- и двухкомпонентных составляющих, но и сапронозами. Если рассмотренное нами многообразие паразитарных систем объясняет стабильность функционирования природных очагов инфекций, то как объяснить ситуацию с сапронозами, где единственным представителем, формирующим природный очаг, является возбудитель? Условия сохранения возбудителя инфекций, вызываемых сапронозами, в окружающей среде на сегодняшний день изучены слабо. Однозначно признается, что эти микроорганизмы существуют в почве/воде в тесном сообществе с другими сочленами биоты, а порой зависят от них. Множественность окружающих возбудителя представителей позволяет ему стабильно сохраняться и размножаться в окружающей среде конкретного биотопа. Это то, что В.Ю. Литвин [31] обозначил как экологический принцип эпидемиологии.

Таким образом, можно отметить универсальность принципа выдвинутого нами положения, который можно рассматривать как биологический закон стабильного функционирования природного очага инфекции.

Заключение

Биоценотический комплекс, включающий основного, второстепенных и случайных носителей; многочисленных, малочисленных и редких переносчиков; высоковирулентные, слабовирулентные и измененные штаммы возбудителя инфекции, а также популяционная неоднородность составляющих биоценоз обеспечивают устойчивость функционирования природного очага в ландшафтно-географических условиях. Этому же способствует одновременность достижения пика численности различных видов носителей и переносчиков.

ЛИТЕРАТУРА

1. Gascuel F., Choisy M., Duplantier J.M., Debarre F., Brouat C. Host resistance, population structure and the long-term persistence of bubonic plague: contributions of a modeling approach in the Malagasy focus. *PLoS Comput. Biol.* 2013; 9 (5): e1003039.
2. Лавровский А.А., Варшавский С.Н. Некоторые актуальные вопросы природной очаговости чумы. *Пробл. особо опасных инф.* 1970; (1): 13–23.
3. Козакевич В.П., Варшавский С.Н., Лавровский А.А. Природные очаги чумы в Северной Америке. *Пробл. особо опасных инф.* 1970; (4): 63–71.
4. WER (*Wkly Epidemiol. Rec.*). 1983; (19): 141–2.
5. Gratz N.G. *Rodent Reservoirs and Flea Vectors of Natural Foci of Plague/Plague Manual: Epidemiology, Distribution, Surveillance and Control.* WHO, Geneva: WHO/CDS/CSR/EDS/99.2: 63–96.
6. Мамед-Заде У.А. Восприимчивость к чуме некоторых грызунов Азербайджана. В кн.: *Труды юбилейной научной конференции АзПЧС, посвященной 40-летию Великой Октябрьской социалистической революции.* Баку; 1951; 2: 63–6.
7. Калабухов Н.И. Явление длительных перерывов эпизооти-

- ческой активности природных очагов чумы и его вероятные причины. *Зоологический журнал*. 1969; XLVIII (2): 165–78.
8. Методические указания по организации и проведению эпидемиологического надзора в природных очагах чумы на территории Российской Федерации. МУ 3.1.3.2355-08. М.; 2008.
 9. Арутюнов Ю.И., Мишанькин Б.Н., Водопьянов А.С., Пичурина Н.Л. Динамика туляремии в Южном Федеральном округе: Ставропольский край и Карачаево-Черкесская Республика (история вопроса). *Научная мысль Кавказа*. 2007; (1): 54–61.
 10. Арутюнов Ю.И., Мишанькин Б.Н., Бондарев В.А., Водопьянов А.С. Туляремия в Южном Федеральном округе: Астраханская область. *Научная мысль Кавказа*. 2009; (4): 50–7.
 11. Стариков В.П., Бородин А.В., Берников К.А. Динамика сообщества мелких млекопитающих в слиянии рек Оби и Иртыша (в фазе депрессии численности водяной полевки). *Пест-Менеджмент (РЭТ-инфо)*. 2016; (1–2): 10–6.
 12. Федоров В.Н. К вопросу о механизме сохранения чумного микроба в межэпизоотические сезоны. *Вестн. микробиол., эпидемиол., паразитол.* 1944: 27–39.
 13. Исаева С.Б., Альжанов Т.Ш. Определение роли мелких хищников в эпизоотии чумы. В кн.: *Материалы юбилейной международной научно-практической конференции Уральской ПЧС 1914–2014 гг.* Уральск; 2014: 221–2.
 14. Климова Л.И., Григорьев М.П., Бамматов Д.М., Козакова Т.И., Ермолова Н.В. Особенности эпизоотической активности Кокмадагского участка стойкой очаговости Восточно-Кавказского высокогорного природного очага чумы. Общие угрозы – совместные действия. Ответ государств БРИКС на вызовы опасных инфекционных болезней. В кн.: *Материалы международной конференции (23–24 июня 2015 г., Москва)*. М.; 2015: 196–8.
 15. *Plague in the Americas*. Washington: WHO; 1965.
 16. Macchiavello A. Epidemiology of plague in Ecuador. *Am. J. Publ. Hlth.* 1943; 33 (7): 807–11.
 17. Pollitzer R. *Plague*. Geneva: WHO; 1954.
 18. Williams S.K., Schotthoeffer A.M., Monteneri J.A., Holmes J.I., Gage K.L., Bearden S.W. Effects of low-temperature flea maintenance on the transmission of *Yersinia pestis* by *Oropsylla montana*. *Vector Borne Zoonotic Dis.* 2013; 13 (7): 468–78.
 19. Белявцева Л.И., Цапко Н.В., Давыдова Н.А. Аспекты сезонного участия блох сусликов в эпизоотическом процессе в природных очагах чумы на территории Северо-Кавказского Федерального округа. Совр. технологии в эпид. надзоре за актуальн. инф. В кн.: *Материалы Всероссийской научно-практической конференции, посвященной 95-летию со дня рождения акад. РАМН И.Н. Блохиной (25 мая 2016 г., г. Нижний Новгород)*. Н. Новгород: Типография «Растр-НН»; 2016: 30–1.
 20. Токмакова Е.Г., Базанова Л.П. Способность блох *Citellophilus tesquorum* двух подвидов к переживанию низких температур. *Журн. инф. патол.* 2009; 16 (3): 207.
 21. Ярыгина М.Б., Корзун В.М., Фомина Л.А., Денисов А.В. Изменение структуры многовидовых сообществ блох монгольской пищухи в Горно-Алтайском природном очаге чумы. *Дальневосточный журн. инф. патол.* 2014; (25): 11–5.
 22. Корзун В.М., Ярыгина М.Б., Фомина Л.А., Рождественский Е.Н., Денисов А.В. Вовлеченность в эпизоотологический процесс отдельных видов блох в Горно-Алтайском природном очаге чумы: пространственные и временные особенности. *Мед. паразитол. и паразит. бол.* 2014; (1): 29–34.
 23. Корзун В.М., Ярыгина М.Б., Фомина Л.А. Блохи мелких млекопитающих, вовлекающихся в эпизоотический процесс, в Горно-Алтайском природном очаге чумы. *Мед. паразитол. и паразит. бол.* 2015; (1): 25–9.
 24. Eisen R.J., Borchert J.N., Mpanga J.T., Atiku L.A., Macmillan K., Boegler K.A. et al. Flea diversity as an element for persistence of plague bacteria in an East African plague focus. *PLoS One*. 2012; 7 (4): e35598.
 25. Рябых Л.В., Казьмина Н.Н. Исследование фауны и экологии комаров рода *Aedes* в пойменно-болотных природных очагах туляремии Воронежской области. *Бюлл. общества естествоиспытателей при Воронежском ГУ*. 1971; 14: 106–12.
 26. Сергеев А.Ф. Кровососущие комары Адыгеи. В кн.: *Сб. статей по зоологии*. Краснодар; 1967: 55–66.
 27. Коренберг Э.И., Помелова В.Г., Осин Н.С. *Природноочаговые инфекции, передающиеся иксодовыми клещами*. М.: Типография «Наука»; 2013: 95–100.
 28. Кормиленко И.В. *Экологические и эпидемиологические аспекты Крымской геморрагической лихорадки, лихорадки Ку и иксодовых клещевых боррелиозов в Ростовской области*: Дисс. ... канд. биол. наук. Р.-н/Д; 2010.
 29. Хрусцелевский В.П., Хрусцелевская Н.М. О роли штаммов чумного микроба разной вирулентности в энзоотии чумы. *Пробл. особо опасных инф.* 1968; (4): 186–93.
 30. Бидашко Ф.Г., Белоножкина Л.Б., Пак М.В., Танитовский В.А., Парфенов А.В., Аязбаев Т.З. Исследование переживания чумой межэпизоотического периода. В кн.: *Материалы юбилейной международной научно-практической конференции Уральской ПЧС 1914–2014 гг.* Уральск; 2014: 214–6.
 31. Литвин В.Ю., Гинцбург А.Л., Пушкарева В.И., Романова Ю.М., Боев Б.В. *Эпидемиологические аспекты экологии бактерий*. М.: Фармарус–Принт; 1997: 131–74.

REFERENCES

1. Gascuel F., Choisy M., Duplantier J.M., Debarre F., Brouat C. Host resistance, population structure and the long-term persistence of bubonic plague: contributions of a modeling approach in the Malagasy focus. *PLoS Comput. Biol.* 2013; 9 (5): e1003039.
2. Lavrovskiy A.A., Varshavskiy S.N. Some topical issues of the natural plague foci. *Probl. osobo opasnykh inf.* 1970; (1): 13–23. (in Russian)
3. Kozakevich V.P., Varshavskiy S.N., Lavrovskiy A.A. Natural foci of plague in North America. *Probl. osobo opasnykh inf.* 1970; (4): 63–71. (in Russian)
4. WER (Wkly Epidemiol. Rec.). 1983; (19): 141–2.
5. Gratz N.G. Rodent Reservoirs and Flea Vectors of Natural Foci of Plague/Plague Manual: Epidemiology, Distribution, Surveillance and Control. WHO, Geneva: WHO/CDS/CSR/EDS/99.2: 63–96.
6. Mamed-Zade U.A. Susceptibility of some rodents to plague Azerbaijan. In: *Proceedings of the anniversary scientific conference of Azerbaijani anti-plague service, dedicated to the 40th anniversary of the great October socialist revolution. [Vospriimchivost' k chume nekotorykh gryzunov Azerbaydzhana. Trudy yubileynoy nauchnoy konferentsii Azerbaydzhanskoj Protivochumnoy Stantsii, posvyashchennoy 40-letiyu Velikoy Oktyabr'skoy sotsialisticheskoy revolyutsii]*. Baku; 1951; 2: 63–6. (in Russian)
7. Kalabukhov N.I. The phenomenon of long breaks epizootic activity of natural plague foci and its likely causes. *Zoologicheskij zhurnal*. 1969; XLVIII (2): 165–78. (in Russian)
8. *Guidelines for the organization and conduct of epidemiological supervision in natural plague foci on the territory of the Russian Federation*. МУ 3.1.3.2355-08. [Metodicheskie ukazaniya po organizatsii i provedeniyu epidemiologicheskogo nadzora v prirodnykh ochagakh chумы na territorii Rossiyskoy Federatsii. МУ 3.1.3.2355-08]. Moscow; 2008. (in Russian)
9. Arutyunov Yu.I., Mishan'kin B.N., Vodop'yanov A.S., Pichurina N.L. The dynamics of tularemia in the South Federal district: Stavropol Krai and Karachay-Cherkess Republic (case history). *Nauchnaya mysl' Kavkaza*. 2007; (1): 54–61. (in Russian)
10. Arutyunov Yu.I., Mishan'kin B.N., Bondarev V.A., Vodop'yanov A.S. Tularemia in the South Federal district: Astrakhan oblast. *Nauchnaya mysl' Kavkaza*. 2009; (4): 50–57. (in Russian)
11. Starikov V.P., Borodin A.V., Bernikov K.A. Dynamics of small mammal communities at the confluence of the rivers Ob and Ir-

- tysh (in the phase of population density and water vole). *Pest-Menedzhment (RET-info)*. 2016; (1–2): 10–6. (in Russian)
12. Fedorov V.N. To the question about the mechanism of preservation of plague microbe in megamitochondria seasons. *Vestn. mikrobiol., epidemiol., parazitol.* 1944: 27–39. (in Russian)
 13. Isaeva S.B., Al'zhanov T.Sh. Defining the role of small carnivores in plague epizootics. In: *Materials Jubilee International Scientific-practical Conference, Ural Protivochumnoj Service. 1914–2014 City of Uralsk. [Materialy yubileynoy mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii Ural'skoy PChS 1914–2014 gg.]*. Ural'sk; 2014: 221–2. (in Russian)
 14. Klimova L.I., Grigor'ev M.P., Bammatov D.M., Kozakova T.I., Ermolova N.V. Features of epizootic activity Cocadisco bar plot of focality of the East-Caucasian high-mountain natural plague focus]. Common threats – common action. Response of state of the BRICS to the challenges of the dangerous old. diseases. In: *Proceedings of an International Conference (23–24 June 2015, Moscow)*. [Materialy mezhdunarodnoy konferentsii (23–24 iyunya 2015 g., Moscow)]. Moscow; 2015: 196–8. (in Russian)
 15. *Plague in the Americas*. Washington: WHO; 1965.
 16. Macchiavello A. Epidemiology of plague in Ecuador. *Am. J. Publ. Hlth.* 1943; 33 (7): 807–11.
 17. Pollitzer R. *Plague*. Geneva: WHO; 1954.
 18. Williams S.K., Schotthoeffer A.M., Monteneri J.A., Holmes J.I., Gage K.L., Bearden S.W. Effects of low-temperature flea maintenance on the transmission of *Yersinia pestis* by *Oropsylla montana*. *Vector Borne Zoonotic Dis.* 2013; 13 (7): 468–78.
 19. Belyavtseva L.I., Tsapko N.V., Davydova N.A. The seasonal aspects of participation of fleas of ground squirrels in the epizootic process in natural foci of plague in the territory of the North Caucasus Federal district. Adv. technology in epidemiological. supervision of the actual prices. In: *Mater. Vseros. scientific.-pract. Conf. internat. 95-l. from the day of birth. Acad. RAMS I.N. Blognow (25 may 2016, Nizhny Novgorod)*. [Materialy Vserossiyskoy nauchno-prakticheskoy konferentsii, posvyashchennoy 95-letiyu so dnya rozhdeniya akademika RAMN I.N. Blokhinoy (25 maya 2016 g., g. Nizhniy Novgorod)]. N. Novgorod: Tipografiya "Rastr-NN"; 2016: 30–1. (in Russian)
 20. Tokmakova E.G., Bazanova L.P. The ability tesquorum fleas *Citellophilus* two subspecies to experience low temperatures. *Zhurn. inf. patol.* 2009; 16 (3): 207. (in Russian)
 21. Yarygina M.B., Korzun V.M., Fomina L.A., Denisov A.V. Changing the structure of multispecies communities of fleas of the Mongolian pika in the Gorno-Altai natural plague focus. *Dal'nevostochnyy zhurn. inf. patol.* 2014; (25): 11–5. (in Russian)
 22. Korzun V.M., Yarygina M.B., Fomina L.A., Rozhdestvenskiy E.N., Denisov A.V. Involvement in epizootic process of certain types of fleas in the Gorno-Altai natural plague focus: spatial and temporal features. *Med. parazitol. i parazit. bol.* 2014; (1): 29–34. (in Russian)
 23. Korzun V.M., Yarygina M.B., Fomina L.A. Fleas of small mammals, vallecucana in the epizootic process in the Gorno-Altai natural plague focus. *Med. parazitol. i parazit. bol.* 2015; (1): 25–9. (in Russian)
 24. Eisen R.J., Borchert J.N., Mpanga J.T., Atiku L.A., Macmillan K., Boegler K.A. et al. Flea diversity as an element for persistence of plague bacteria in an East African plague focus. *PLoS One.* 2012; 7 (4): e35598.
 25. Ryabykh L.V., Kaz'mina N.N. The study of fauna and ecology of mosquitoes of the genus *Aedes* in the floodplain marsh natural foci of tularemia in Voronezh region. *Byull. obshchestva estestvoispytateley pri Voronezhskom GU.* 1971; 14: 106–12. (in Russian)
 26. Sergeev A.F. Blood-sucking mosquitoes of the Republic of Adygea. In: *Collection of Articles on Zoology. [Sbornik statey po zoologii]*. Krasnodar; 1967: 55–66. (in Russian)
 27. Korenberg E.I., Pomelova V.G., Osin N.S. *Natural Focal Infections Transmitted by Ticks. [Prirodnoochagovye infektsii, peredayushchiesya iksoodovymi kleshchami]*. Moscow: Tipografiya "Nauka"; 2013: 95–100. (in Russian)
 28. Kormilenko I.V. *Ecological and epidemiological aspects of Crimean hemorrhagic fever, fevers Ku and Ixodes tick-borne borreliosis in the Rostov region. Dis. kand. Biol. Sciences. [Ekologicheskie i epidemiologicheskie aspekty Krymskoy gemorragicheskoy likhoradki, likhoradki Ku i iksoodovykh kleshchevykh borreliosov v Rostovskoy oblasti]*. Diss. ... kand. biol. nauk. Rostov-na-Dony; 2010. (in Russian)
 29. Khrustsevskiy V.P., Khrustsevskaya N.M. On the role of plague microbe strains of different virulence of plague. *Probl. osobo opasnykh inf.* 1968; (4): 186–93. (in Russian)
 30. Bidashko F.G., Belonozhkina L.B., Pak M.V., Tanitovskiy V.A., Parfenov A.V., Ayazbaev T.Z. Research experiences plague megapopotamicum period. In: *Materials Jubilee International Scientific-practical Conference, Ural Anti-plague Service 1914–2014 City. [Materialy yubileynoy mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii Ural'skoy PChS 1914–2014 gg.]*. Ural'sk; 2014: 214–6. (in Russian)
 31. Litvin V.Yu., Gintsburg A.L., Pushkareva V.I., Romanova Yu.M., Boev B.V. *Epidemiological Aspects of Bacterial Ecology [Epidemiologicheskie aspekty ekologii bakteriy]*. Moscow: Farmarus-Print; 1997: 131–74. (in Russian)

Поступила 28.04.2017

Принята в печать 20.07.2017

Сведения об авторах:

Мишанькин Борис Николаевич, доктор мед. наук, проф., засл. деятель науки РФ, вед. науч. сотр. лаб. биохимии Ростовского-на-Дону противочумного института Роспотребнадзора; **Орехов Игорь Владимирович**, канд. биол. наук, ст. науч. сотр. лаб. эпидемиологии особо опасных инфекций Ростовского-на-Дону противочумного института Роспотребнадзора; **Пичурина Наталья Львовна**, канд. мед. наук, зав. лаб. эпидемиологии особо опасных инфекций Ростовского-на-Дону противочумного института Роспотребнадзора.