

*Б.К. Котти^{1,3}, В.В. Стахеев², М.В. Жильцова¹
B.K. Kotti^{1,3}, V.V. Stakheev², M.V. Zhilzova¹*

**БЛОХИ (SIPHONAPTERA) МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ
ЛЕСНОГО ПОЯСА ЗАПАДНОГО КАВКАЗА
FLEAS (SIPHONAPTERA) OF SMALL MAMMALS IN THE FOREST
ALTITUDINAL BELT OF WESTERN CAUCASUS**

¹Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Северо-Кавказский федеральный университет», г. Ставрополь (North Caucasus Federal University, Stavropol)

²Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Федеральный исследовательский центр Южный научный центр Российской Академии наук», г. Ростов-на-Дону (Federal Research Center The Southern Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences, Rostov-on-Don)

³ Федеральное государственное учреждение здравоохранения «Ставропольский научно-исследовательский противочумный институт» Федеральной службы по надзору в сфере защиты прав потребителей и благополучия человека, г. Ставрополь (Stavropol Antiplague Research Institute, Stavropol)

Территория, расположенная в пределах западной части Большого Кавказа, интересна в отношении видового разнообразия и структуры населения эктопаразитов. Здесь зарегистрировано 77 видов отряда Siphonaptera, из которых 4 эндемичные. С млекопитающими связаны 59 видов блох. На мелких млекопитающих лесного высотного пояса северного склона Западного Кавказа, относящихся к 17 видам, обнаружили 23 вида блох. В настоящем сообщении обсуждаются структура фауны и населения блох мелких млекопитающих в лесном поясе Северного склона Западного Кавказа.

Ключевые слова: блохи, млекопитающие, специфичность, распространение, палеонтология, фауна, Западный Кавказ.

The territory located within the western part of the Great Caucasus is notable by to the species diversity and population structure of ectoparasites. Here, 77 species of fleas are known, of which 4 are endemic. The flea fauna of mammals of this region, 59 species, makes up more than 60% of the species composition of fleas of animals of the whole Greater Caucasus. On small mammals of the forest high-altitude zone of the northern slope of the Western Caucasus, 23 species of fleas were found. This report discusses the structure of the fauna and population of fleas of small mammals in the forest belt of this entire region.

Key words: fleas, mammals, specificity, distribution, paleontology, fauna, Western Caucasus.

Сведения о размещении животных на территории природного региона важны для понимания истории формирования фауны. Блох северного склона Западного Кавказа от долины Кубани на востоке до р. Белой на западе активно изучали, начиная с первой половины прошлого столетия [1, 2, 18], и к настоящему времени видовое разнообразие отряда Siphonaptera этой территории известно. История исследований рассмотрена в нескольких статьях [4, 5, 6, 7]. Сведения об этой группе насекомых особенно важны для этого региона в связи с расположением по соседству Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы.

Ранее нами были проанализированы особенности видового разнообразия и паразито-хозяйинных связей блох на Кавказе, а также были установлены основные пути проникновения на эту территорию отдельных групп [10, 11]. Впоследствии приведены сведения о блохах млекопитающих междуречья Кубани и Большой Лабы [6], Малой Лабы и Белой [7]. В настоящем сообщении обсуждаются структура фауны и населения блох мелких млекопитающих лесного пояса всей этой области.

Материалы и методы

Полностью использованы опубликованные материалы 2002 – 3013 гг. о блохах Западного Кавказа [6,7]. Дополнительно сборы блох осуществлены авторами с участием К. Ю. Шкарлета в 2014–2018 гг. Мелких млекопитающих отлавливали ловушками Геро и живоловками Щипанова преимущественно в лесных биотопах лес-

ного пояса. В итоге получены сведения о распределении 1901 экземпляра блох среди 4891 особи грызунов и насекомоядных 17 видов (таблица). Кроме того, учтены материалы сборов (458 экз. блох), принятых Л. Б. Бируля и Л. И. Залуцкой со 188 зверьков кавказского *Talpa caucasica* и малого *Talpa levantis* кротов, добытых кротоловками. Еще один вид блох грызунов, *Atyphloceras nuperum* (Jordan, 1931) был обнаружен в сборе А. Н. Добролюбова со случайного хозяина, ласки (*Mustela nivalis*). В общей сложности, в нашем распоряжении оказались сведения о 2360 особях блох.

Охвачена область от 450 до 2000 м над уровнем моря в районе Бокового и Передового хребтов в долинах рек Белой, Малой и Большой Лабы, Кяфара, Большого Зеленчука, Марухи, Аксаута, Теберды, Даруга и Кубани.

Результаты и обсуждение

На Западном Кавказе известно обитание блох 77 видов, из которых 4 эндемичные. С млекопитающими связаны 59 видов, что составляет 66 % от видового состава блох зверей всего Большого Кавказа.

Лесной высотный пояс на северном склоне Западного Кавказа начинается с 1000 и поднимается до 2200 м над уровнем моря. На большей части территории господствуют различные варианты буковых, дубовых, еловых и пихтовых лесов. Из мелких млекопитающих многочисленны малая лесная *Sylvaemus uralensis* и кавказская мышь *S. ponticus*, кустарниковая

Таблица.

Распределение видов блох между мелкими млекопитающими в лесном поясе Северного склона Западного Кавказа.

Виды блох	Виды и число обследованных объектов (экз.)																	
	Всего 4891	<i>Sorex raddei</i> 61	<i>S. satunini</i> 195	<i>S. volnuchini</i> 94	<i>Neomys teres</i> 14	<i>Sciurus vulgaris</i> 2	<i>Glis glis</i> 49	<i>Dryomys nitedula</i> 10	<i>Sicista kluchorica</i> 1	<i>Microtus majori</i> 654	<i>M. arvalis s.l.</i> 17	<i>Chionomys gud</i> 122	<i>Ch. roberti</i> 1	<i>Sylvaemus uralensis</i> 2437	<i>S. ponticus</i> 1132	<i>Apodemus agrarius</i> 92 <i>musculus</i> 9	<i>Mus musculus</i> 9	<i>Micromys minutus</i> 4
<i>Callopsylla caspia</i>	4										4							
<i>Ceratophyllus sciurorum</i>	84				1	69	13		1									
<i>Dasypsyllus gallinulae</i>	1												1					
<i>Megabothris turbidus</i>	77								31		7		30	2				
<i>Myoxopsylla jordani</i>	6				2		2						1	1				
<i>Frontopsylla caucasica</i>	1																	
<i>Paradoxopsyllus hesperius</i>	2										2							
<i>Amphipsylla rossica</i>	20								4		1		15					
<i>Leptopsylla taschenbergi</i>	272		1			1			2		17		181	70				
<i>L. segnis</i>	23												1	1	2	19		
<i>Peromyscopsylla bidentata</i>	1								1									
<i>Ctenophthalmus proximus</i>	783		7		1	6	1		59	6	8		398	290	4	1	2	
<i>C. chionomydis</i>	17									1	16							
<i>C. parvus</i>	270	1							172		4		60	30	3			
<i>C. schuriscus</i>	36								28		1		7					
<i>C. wagneri</i>	35			1					13	10	10		2					
<i>Palaeopsylla alpestris</i>	25	15	3	4	3													
<i>P. caucasica</i>	15		2		1	2			2				7	1				
<i>P. gromovi</i>	45	5	16	1	5		1		8		1		5	1				
<i>Doratopsylla dampfi</i>	85	14	23	7	12			1	4		4		17	3				
<i>Rhadinopsylla caucasica</i>	22										20		2					
<i>Hystrihopsylla talpae</i>	38		1						21		6		4	3	3			
<i>H. satunini</i>	38								12				16					
Итого	1901	35	53	13	22	5	76	17	1	359	24	101	2	747	412	12	20	2

Примечание. На двух обследованных особях водяной полевки *Arvicola amphibius* блох не оказалось.

полевка *Microtus majori* и бурозубка Радде *Sorex raddei*.

Всего в лесном поясе междуречья Белой и Кубани на мелких млекопитающих обнаружено 23 вида блох, из которых *D. gallinulae* (Dale, 1878) – обычный паразит птиц.

История формирования современной фауны млекопитающих и их блох на Кавказе начинается с плиоценовой эпохи (5 млн. лет назад). Здесь, наряду с костными останками вымерших видов, обнаруживают части скелета мелких млекопитающих современных родов: насекомоядных *Crocidura*, *Sorex* и *Talpa*, зайцеобразных *Ochotona*, грызунов *Cricetus*, *Myodes* и *Mus* [1, 12]. В ряде случаев этот возраст кавказских млекопитающих подтверждают результаты молекулярно-генетического анализа [13, 14, 15, 16, 17].

В плиоцене формируется постоянная сухопутная связь Кавказа с Южной Европой, а также с Малой и Передней Азией. Для этой эпохи характерен теплый и влажный климат. Можно предположить, что тогда появились условия для обитания на Кавказе большинства мезофильных видов современной фауны млекопитающих [2] и их эктопаразитов — блох. Среди них следует перечислить ряд форм, теперь являющихся субэндемиками – паразитов кротов и землероек: *Palaeopsylla alpestris* Argyropulo, 1946, *P. caucasica* Argyropulo, 1946, *P. gromovi* Argyropulo, 1946 и *Doratopsylla dampfi* Argyropulo, 1935.

В этот же эпоху сюда проникают плейоценовый паразит лесной соны *Dryomys nitedula* и полчка *Glis glis* — блоха *Myoxopsylla jordani* Ioff et Argyropulo, 1934, с широким южноевропейско-среднеазиатским ареалом и транспалеарктическая блоха древесных грызунов (белок и сонь) *Ceratophyllus (Monopsyllus) sciurorum* (Schrank, 1803).

Вероятно, в это же время Кавказ за-

селяют кустарниковая *Microtus majori*, гудаурская *Chionomys gud*, и малоазийская *Chionomys roberti* полёвки, мыши рода *Sylvaemus*, а с ними широко распространенные в Северной Евразии *Hystrihopsylla talpae*, *Amphipsylla rossica* и обитатели Древнего Средиземья *Callopsylla caspia* (Ioff et Argyropulo, 1934), *Atyphloceras nuperum* (Jordan, 1931), *Frontopsylla caucasica* Ioff et Argyropulo, 1934, *Paradoxopsyllus hesperius* Ioff, 1936 и *Leptopsylla taschenbergi* (Wagner, 1898), а также предки видов, впоследствии ставших эндемиками и субэндемиками Кавказа: *Ctenophthalmus chionomydis* Ioff et Rostigayev, 1950, *C. proximus* (Wagner, 1903), *C. parvus* Argyropulo, 1935, *C. schuriscus* Ioff, 1940, *Rhadinopsylla caucasica* Argyropulo, 1946, *H. satunini* Wagner, 1916.

В голоцене на формирование ареалов блох стал влиять антропогенный фактор. В частности, с формированием оседлого населения людей на Кавказе, здесь стала обитать синантропная домовая мышь и ее паразит *L. segnis* (Schönherr, 1811).

Из 24 видов блох мелких млекопитающих, известных для лесного пояса, истинно неморальных всего несколько видов. Это многочисленные здесь *Leptopsylla taschenbergi*, *Ctenophthalmus proximus* и *Ceratophyllus sciurorum* а также, *Myoxopsylla jordani* и *Peromyscopsylla bidentata*.

Другие виды, встреченные в большом диапазоне высот, но являющиеся обычными в лесном поясе: *M. turbidus*, *A. rossica*, *C. parvus*, *alpestris*, *P. caucasica*, *P. alpestris* и *D. dampfi*; обитатели высокогорий, встречающиеся и в лесном поясе и не найденные западнее долины Белой: *C. caspia*, *F. caucasica*, *P. hesperius*, *R. caucasica*, *C. schuriscus* и *C. chionomydis*.

Все вышеперечисленные блохи мелких млекопитающих широко распространены в лесном высотном поясе всего кавказ-

ского региона, а многие найдены на Северо-Востоке Малой Азии и в Эльбурсе (Северный Иран). На периферии от этой обширной области проходят границы распространения лесных видов блох.

Для ареалов некоторых видов мелких лесных млекопитающих на юге европейской части России характерна дизъюнкция, возникшая начиная с конца плиоцена. В частности, ряд видов насекомоядных и грызунов не отмечается между средней полосой Восточно-Европейской равнины и Кавказом [3, 7].

Такой же разрыв ареала есть и у широко распространенных в лесах Европы и Азии блохи древесных грызунов (белок и сонь) *Ceratophyllus sciurorum*, паразита лесных мышей *Leptopsylla taschenbergi* и у мезофильных блох полевков *Peromyscopsylla bidentata*, *Amphipsylla rossica*, *Megabothris turbidus* и *Hystrichopsylla talpae*.

Иной характер дизъюнкции ареалов блох кустарниковой, гудаурской полевки и полевки Роберта, разобщенные участки которых лежат на Кавказе, в горах Средней и Центральной Азии, Южной Сибири. Это *Callopsylla caspia*, *Frontopsylla caucasica*, *Paradoxopsyllus hesperius*. Части разорванного ареала другого паразита полевков, *Atyphloceras nuperum*, расположены в горных странах Южной Европы (Центральный массив, Альпы, Судеты, Татры, Карпаты) и на Кавказе.

Вместе с тем в европейской части России и на Кавказе отмечается викарирование видов. В частности, в европейской части России паразитом полевков рода *Myodes* и подрода *Microtus* является блоха *Rhadinopsylla integella* Jordan et Rothschild, 1921, а на Кавказе у представителей рода *Microtus* — *R. caucasica*. На кротах рода *Talpa* на севере паразитирует блоха *Palaeopsylla minor* (Dale, 1878), а на юге — *P. alpestris* и *P. caucasica*. Соответственно, на землеройках-бурозубках рода *Sorex* и куторах рода *Neomys* отмечается

сме-на *P. soricis* Dale, 1878 и *Doratopsylla dasyncnema* (Rothschild, 1897) на севере другими видами блох — *P. gromovi* и *D. dampfi* на юге, а на мышах рода *Sylvaemus* — *Ctenophthalmus agyrtes* (Heller, 1896) на севере — *C. proximus* на Кавказе. Граница между ареалами каждой пары прослеживается и западнее — вдоль Мраморного моря, проливов Босфор и Дарданеллы [18]. Видообразование блох происходило после разделения ареалов исходных видов. В данном случае трудно судить о сопряженном видообразовании блох с таковым у млекопитающих из-за отсутствия у всех этих видов блох строгой специфичности в выборе хозяев.

Заключение

Из 23 видов блох мелких млекопитающих, известных для лесного пояса, истинно неморальных всего несколько видов; другие виды встречаются в большом диапазоне высот, но обычны в лесном поясе. Все они широко распространены в лесном высотном поясе всего кавказского региона, а многие найдены на Северо-Востоке Малой Азии и в Эльбурсе.

Палеонтологические и молекулярно-генетические сведения об истории формирования фауны млекопитающих Кавказского региона, наряду с материалами о распространении по территории Кавказа и современных ареалах блох позволяют заключить, что формирование фауны блох млекопитающих лесного пояса Западного Кавказа шло на протяжении, преимущественно, плиоценовой эпохи. Можно предположить, что основу фауны блох составили мезофильные виды Европы. Намеченные пути соответствуют положению Кавказа вблизи границы между Бореальной зоогеографической областью и областью Древнего Средиземья [8]. Дизъюнктивные ареалы и пары викарирующих многих видов блох тоже свидетельствуют о плиоценовом возрасте заселения ими Кавказа.

Статья подготовлена в рамках реализации ГЗ ЮНЦ РАН, № гр. проекта АААА-А19-119011190176-7.

ЛИТЕРАТУРА

1. Верещагин Н. К. К истории фауны позвоночных и развития ландшафтов Ставрополя в неогене. //Материалы по изучению Ставропольского края. Ставрополь. Ставропольское книжное издательство. 1954; 6: 169 – 176. [Vereschagin N. K. To the history of vertebrate fauna and development of Stavropol landscapes in Neogene. // Materials on the investigation of Stavropol Region. Stavropol. Stavropol Book Publishing House. 1954; 6: 169 – 176 - in Russian].

2. Верещагин Н. К. 1959. Млекопитающие Кавказа. М.–Л. Издательство АН СССР. 704 с. [Vereschagin N. K. Mammals of the Caucasus. M. – L. USSR Academy of Science Publishing House. 704 p - in Russian].

3. Григорьева О. О., Балакирев А. Е., Сычева В. Б., Стахеев В. В., Кривоногов Д. В., Андрейчев А. В. Опарин М. Л., Орлов В. Н. Митохондриальная филогеография и таксономия лесной сони *Dryomys nitedula* (Pallas, 1778) (Gliridae, Rodentia) Западного Кавказа с описанием нового подвида *D. n. heptneri* subsp. nov. // Охрана биоты в государственном природном заповеднике «Утриш». Научные труды. Майкоп. ООО «Полиграф-Юг». 2015; 3: 332 – 344. [Grigoryeva O.O., Balakirev A.E., Sycheva V. B. et al. Mitochondrial phylogeography and taxonomy of *Dryomys nitedula* (Pallas, 1778) (Gliridae, Rodentia) in Western Caucasus with description of a new subspecies *D. n. heptneri* subsp. nov. //Biota conservation of the state nature reserve Utrish. Science Proceedings. Maykop. Polygraph-Yug. 2015; 3: 332 – 344 - in Russian].

4. Котова Е.Г. История изучения блох (Siphonaptera) млекопитающих и птиц северного склона Западного Кавказа. // Биораз-

нообразии, биоресурсы, новые материалы и здоровье населения региона. Ставрополь. Ставропольский государственный университет, 2011а: 11 – 14. [Kotova E.G. History of fleas investigations in Northern slopes of Western Caucasus // Biodiversity, biological resources, new materials and human population health in a region // Stavropol. Stavropol State University. 2011: 11 – 14 - in Russian].

5. Котова Е.Г. 2011. Список блох (Siphonaptera) млекопитающих и птиц северного склона Западного Кавказа. // Фауна Ставрополя. Ставрополь. Северо-Кавказский государственный технический университет. 2011 б; 5: 50 – 52. [Kotova E. G. A list of mammal flea species of Northern Slopes of Western Caucasus. // Fauna of Stavropol Region. Stavropol. North Caucasus Technical University. 2011 b; 5: 51 – 52 - in Russian].

6. Котти В.К., Котова Е.Г. Блохи (Siphonaptera) млекопитающих горной части междуречья Кубани и Большой Лабы. // Паразитология 2014; 48(5): 393 – 403. [Kotti V.K., Kotova E. G. Fleas (Siphonaptera) of mammals of mountain part of Kuban and Great Laba interfluve // Parasitologiya. 2014; 48(5): 393 – 403 - in Russian].

7. Котти В.К., Котова Е.Г. Фауна блох (Siphonaptera) млекопитающих междуречья Малой Лабы и Белой. Медицинская паразитология и паразитарные болезни. 2014; 1: 35 –37. [Kotti V.K., Kotova E.G. Flea fauna of Small Laba and Belaya interfluve //Med. paraziol. 2014; 1: 35 –37 - in Russian].

8. Крыжановский О.Л. Состав и распространение энтомофаун земного шара. М.: КМК. 2002. 237 с. [Kryzhanovsky O.L. Composition and distribution of insect faunas of the globe. M: KMK. 2002. 237 p. - in Russian].

9. Кузнецов Г.В., Стахеев В.В., Григорьева О.О., Орлов В.Н. Роль географической и биотопической изоляции в формировании таксономического разнообразия млекопита-

- ющих. // Биологическое разнообразие и проблемы охраны фауны Кавказа. Ереван. Издательство ООО «Спика». 2014: 218 – 222. [Kuznetsov G. V., Stakheev V. V., Grigoryeva O. O., Orlov V. N. The role of geographical and biotopic isolation for the occurrence of taxonomic diversity of mammals. // Biological diversity and problems of conservation of the Caucasus fauna. Erevan. Spica. 2014: 218 – 222 - in Russian].
10. Медведев С.Г., Котти Б.К. Пути формирования фауны блох (Siphonaptera) Кавказа. //Паразитология. 2011; 45 (6): 470 – 487. [Medvedev S. G, Kotti B.K. Trends of the Caucasian fleas (Siphonaptera) fauna formation // Parasitologiya. 2011; 45(6): 470 – 487 [in Russian].
11. Медведев С.Г., Котти Б.К. Паразито-хозяйинные связи и пути формирования фауны блох (Siphonaptera) Кавказа. //Энтомологическое обозрение. 2012; 91 (4): 714–734. [Medvedev S.G., Kotti B.K. Host associations and trends in the formation of the Caucasian flea fauna (Siphonaptera) // Entomologicheskoe Obozreniye. 2012; 91 (4): 714–734 - in Russian].
12. Тесаков А.С. Биостратиграфия среднего плиоцена – эоплейстоцена Восточной Европы (по мелким млекопитающим). М. Наука. 2004. 247 с. [Tesakov A.S. Biostratigraphy of middle Pliocene – Eopleistocene of Eastern Europe. Moscow. Nauka. 2004. 247 p. - in Russian].
13. Челомина Г. Н., Сузуки Х. Молекулярная эволюция и филогеография западнопалеарктических лесных мышей рода *Sylvaemus* по данным о вариабильности генов ядерной (IRBP) и митохондриальной (цитохром В) ДНК. // Зоологический журнал. 2006; 85(2): 219–234. [Chelomina G. N., Suzuki H. Molecular evolution and phylogeography of West-Palearctic wood mice of the genus *Sylvaemus* in western Palearctis based on the data on variation of nuclear (IRBP) and mitochondrial (CYT B) DNA //Zoological Jurnal. 2006; 85(2): 219–234 - in Russian].
14. Colangelo P., Bannikova A. A. Krystufek B., Lebedev V. S., Annesi F., Capanna E., Loy A. Molecular systematics and evolutionary biogeography of the genus *Talpa* (Soricomorpha: Talpidae). // Molecular phylogenetics and evolution. 2010. 55: 372–380.
15. Fumagalli L., Taberlet P., Stewart D. T., Gielly L., Hausser J., Vogel P. Molecular phylogeny and evolution of Sorex shrews (Soricidae: Insectivora) inferred from mitochondrial DNA sequence data // Molecular phylogenetics and evolution. 1999.; Vol. 11. No. 2: 222–235.
16. Grigoryeva O., Crivonogov D., Balakirev A., Stakheev V., Andreychev A., Orlov V. Phylogeography of the forest dormouse *Dryomys nitedula* (Gliridae, Rodentia) in Russian Plain and the Caucasus. // Folia Zool. 2015; 64 (4): 361–364.
17. Igea J., Aymerich P., Bannikova A. A. Gosalbez J., Castresana J. Multilocus species trees and species delimitation in a temporal context: application to the water shrews of the genus *Neomys* // Evolutionary Biology. 2015; 15. 209p.
18. Peus F. 1977. Flöhe aus Anatolien und anderen Ländern des Nahen Ostens. Wien. – 111p.

Поступила 04.11.18