

УДК 576.895.775:574.9/579.842.23

**РАЗНООБРАЗИЕ ПЕРЕНОСЧИКОВ ЧУМЫ:
БЛОХИ РОДА *FRONTOPSYLLA* WAGNER ET IOFF, 1926
(SIPHONAPTERA, LEPTOPSYLLIDAE)**

© 2021 г. С. Г. Медведев^{а*}, Д. Б. Вержуцкий^{б**}, Б. К. Котти^{с, д***}

^аЗоологический институт РАН,
Университетская наб., 1, Санкт-Петербург, 199034 Россия

^бСеверо-Кавказский федеральный университет,
ул. Пушкина, 1, Ставрополь, 355009 Россия

^сИркутский научно-исследовательский противочумный институт Роспотребнадзора,
Иркутск, 664047 Россия

^дСтавропольский противочумный институт Роспотребнадзора,
Ставрополь, 355009 Россия

*e-mail: smedvedev@zin.ru; sgmed@mail.ru

**e-mail: verzh58@rambler.ru

***e-mail: boris_kotti@mail.ru

Поступила в редакцию 01.11.2021 г.

После доработки 10.11.2021 г.

Принята к публикации 11.11.2021 г.

В обзоре проанализированы таксономическое разнообразие, особенности распространения и паразито-хозяйственных связей видов блох палеарктического рода *Frontopsylla* (Leptopsyllidae: Paradoxopsyllinae). Рассмотрена роль отдельных представителей этого рода как переносчиков возбудителя в природных очагах чумы Евразии. Показано, что 11 из 36 видов блох рода *Frontopsylla* отмечены как основные, второстепенные или случайные переносчики этой инфекции.

Ключевые слова: блохи, Siphonaptera, переносчики возбудителя чумы, таксономическое разнообразие, *Frontopsylla*

DOI: 10.31857/S003118472106003X

Данная статья является очередной в серии публикаций, посвященных анализу особенностей распространения и паразито-хозяйственных связей видов блох – активных переносчиков возбудителя чумы. В предыдущих работах (Медведев и др., 2019, 2020, 2021; Медведев, Вержуцкий, 2019; Вержуцкий и др., 2021) были рассмотрены видовой состав, распространение, биоценологические связи и эпизоотологическое значение представителей родов *Citellophilus* и *Oropsylla*, а также 18 видов родов *Rhadinopsylla* и 14 видов рода *Neopsylla*. Особое внимание было уделено паразитам сусликов и сурков – блохам *Citellophilus tesquorum* (Wagner, 1898) и *Oropsylla silantiewi* (Wagner,

1898) – ввиду их особого значения в качестве переносчиков возбудителя чумы во многих природных очагах чумы Евразии.

Целью настоящей работы является обобщение данных по блохам рода *Frontopsylla*, некоторые представителей которого также известны как переносчики чумной инфекции. Как и ранее, в качестве основных задач поставлены оценка таксономического разнообразия, рассмотрение особенностей распространения и паразито-хозяйинных связей видов данного рода в целом и, в частности, тех видов, которые являются основными, второстепенными или случайными переносчиками возбудителя чумы в различных регионах мира.

Положение рода *Frontopsylla* в семействе Leptopsyllidae

В мировой фауне в настоящее время насчитывается 36 видов и 25 подвидов блох рода *Frontopsylla*. Таким образом, можно считать, что в мире имеется 61 форма блох видового и подвидового ранга, относящихся к этому роду. Преобладающее число видов и подвидов рода *Frontopsylla* паразитирует на широком круге прокормителей, относящихся, главным образом, к отрядам грызунов и зайцеобразных, а также птицах.

Род *Frontopsylla* принадлежит к подсем. Paradoxopsyllinae – одному из трех подсемейств сем. Leptopsyllidae (Медведев, Котти, 1992). Сем. Leptopsyllidae насчитывает более 235 видов, принадлежащих к 30 родам, которые паразитируют преимущественно на грызунах. Большая часть видов сем. Leptopsyllidae относится к трибам Leptopsyllini (насчитывает 68 видов), Amphipsyllini (36 видов) и Paradoxopsyllini (125 видов). Особенностью распространения семейства является то, что большая часть его представителей – 205 видов из 26 родов (87% от их общего числа) обитает в Палеарктике. В Неарктике же представлено 17 видов из семи родов, а из Афротропической и Индо-Малайской областей известно по 10 видов, относящихся к трем–четырем родам. Значительная часть новых видов сем. Leptopsyllidae, описанных в последние десятилетия, приурочена преимущественно к горным ландшафтам. Так, в последние десятилетия из сем. Leptopsyllidae было описано семь видов рода *Frontopsylla*.

Ранее было предложено несколько классификаций сем. Leptopsyllidae (Hopkins, Rothschild, 1971; Гончаров, 1981; Медведев, Котти, 1992). Общим для всех классификаций было то, что род *Leptopsylla* и близкие к нему роды, объединяемые в трибу Leptopsyllini, выделяется в одноименное подсем. Leptopsyllinae. Данные молекулярно-генетического анализа показали также, что подсемейства Paradoxopsyllinae и Leptopsyllidae являются парафилетическими. При этом подтвердилась близость трибы Leptopsyllini к монотипной трибе Amphipsyllini (Zhu et al., 2015). Согласно нашей классификации триба Paradoxopsyllini включает роды *Frontopsylla* (36 видов), *Stenophyllus* (22 вида), *Paradoxopsyllus* (44 вида), *Ophthalmopsylla* (11 видов), *Phaenopsylla* (семь видов) и *Brachyctenonotus* (один вид).

Представители различных подсемейств и триб сем. Leptopsyllidae значительно отличаются друг от друга не только морфологическими признаками, но также по частоте питания и яйцекладки и по приуроченности к телу хозяина. Известно, что при одной и той же температуре частота питания и яйцекладки у блох трибы Paradoxopsyllini ниже, чем у блох трибы Leptopsyllini. Согласно имеющимся данным к «блохам шер-

сти» (по степени приуроченности к телу хозяина) должны быть отнесены виды родов *Leptopsylla* и *Peromyscopsylla*. Полагают, что среди представителей сем. Leptopsyllidae «блохи гнезда» отсутствуют, а виды рода *Frontopsylla*, а также родов *Ctenophyllus*, *Ophthalmopsylla* и *Paradoxopsyllus* занимают промежуточное положение между «блохами шерсти» и «блохами гнезда» (Котти, Жильцова, 2019).

Род *Frontopsylla*, как и другой, близкий к нему, род *Paradoxopsyllus*, имеет Европейско-Сибирско-Турано-Ирано-Центрально-Восточноазиатский ареал. Блохи обоих родов паразитируют на мышухах, сусликах, хомяковых, полевоочих и мышинных, но при этом виды рода *Frontopsylla* тесно связаны с сурками и тушканчиками, а блохи рода *Paradoxopsyllus* – с хомячками. Хозяева представителей подродов *Frontopsylla*, *Mafrontia* и *Profrontia* – грызуны семейств беличьих, хомяковых, мышинных и тушканчиковых, мышуховые, а подрод *Orfrontia* (шесть видов) включает паразитов воробьиных птиц в Евразии.

Количество видов рода *Frontopsylla* убывает по направлению с востока на запад Палеарктики. Так, наибольшее количество видов и подвидов, соответственно – 12 и 10, представлено в Центральноазиатской подобласти. В Восточноазиатской подобласти известно пять видов и девять подвидов. В фауне Европейской провинции род *Frontopsylla* известен только по пяти видам и двум подвидам, в фауне Сибирской провинции – по трем видам и пяти подвидам. По одному виду род *Frontopsylla* представлен в Туранской (здесь еще указывают на наличие трех подвидов) и Иранской подобластях. Могут быть выделены следующие центры видового разнообразия рода *Frontopsylla*: 1) тибетский (восемь видов), 2) восточнокитайский горный (шесть видов) и южносибирский горный (шесть видов), 3) среднеазиатский (пять видов), 4) дальневосточный (пять видов), 5) кавказский (четыре вида), 6) центральноазиатский равнинный (четыре вида) и гималайский (пять видов).

В фауне России представлено 12 видов и семь подвидов рода *Frontopsylla*. Так, в частности, Европейские ареалы имеют *F. (F.) s. caucasica* Ioff et Argyropulo, 1934, *F. (Orfrontia) frontalis gud* Argyropulo, 1935 и *F. (Orfrontia) laeta* (J. et R., 1920), а Сибирские ареалы – *F. (F.) luculenta* (J. et R., 1924). Европейско-Сибирско-Азиатские ареалы присущи *F. (F.) elata* (J. et R., 1915) (Европейско-Сибирско-Восточноазиатско-Центральноазиатско-Туранский тип ареала), *F. (Orfrontia) lapponica* (Nordberg, 1935) (Европейско-Сибирско-Центральноазиатский), *F. (O.) frontalis* (Rothschild, 1908) (Европейско-Центральноазиатско-Сибирско-Турано-Восточноазиатский). Европейско-азиатские (несибирские) ареалы присущи видам с Европейско-Туранским ареалами – *F. (Mafrontia) macrophthalma* (J. et R., 1915), *F. (F.) caucasica popovi* Lebedew, 1953 и *F. (F.) semura* Wagner et Ioff, 1926, а также *F. (Orfrontia) frontalis alatau* Fedina, 1946. Этим четырем видам присущ Европейско-Турано-Центральноазиатский тип ареала. Азиатско-Сибирские ареалы имеют *F. (F.) elata botis* Jordan, 1929 (Сибирско-Восточно-Центральноазиатский), *F. (F.) elatoides longa* Mikulin, 1958 (Сибирско-Турано-Центральноазиатский), а также *F. (Orfrontia) frontalis baikal* Ioff, 1946 и *F. (F.) wagneri* Ioff, 1928 (Сибирско-Центральноазиатский). Азиатские (несибирские) ареалы присущи *F. (F.) hetera* Wagner, 1933, *F. (F.) scalonae* Kotti, 1992 и *F. (F.) elata taishiri* Emelyanova, 1950 с Центральноазиатским типом ареалов, а также

F. (F.) elatoides Wagner, 1928 с Турано-Центральноазиатским. Таким образом, наиболее широкое распространение, охватывающее Европейско-Сибирскую подобласть и некоторые регионы Азии, имеют паразит полевков – блоха *Frontopsylla elata* и паразит птиц, селящихся в норах грызунов, – блоха *F. frontalis*.

По нашим данным, виды и подвиды рода *Frontopsylla* в общей сложности отмечались на 114 видах 60 родов 22 семейств четырех отрядов млекопитающих и трех отрядов птиц. Среди основных хозяев преобладают грызуны и птицы. В частности, виды рода обнаружены на 90 видах грызунов из 33 родов. Среди грызунов хозяевами блох рода *Frontopsylla* указываются около 40 видов из 15 родов хомяковых (Cricetidae), 21 вид из шести родов мышиных (Muridae), 19 видов из пяти родов беличьих (Sciuridae) и шесть видов из четырех родов тушканчиковых (Dipodidae). Хозяевами блох рода *Frontopsylla* из других отрядов являются зайцеобразные (Lagomorpha): девять видов пищух рода *Ochotona* (Ochotonidae) и один вид зайцевых рода *Lepus* (Leporidae). Виды рода *Frontopsylla* были обнаружены на 29 видах птиц 19 родов 10 семейств из трех отрядов. Так, в качестве хозяев указывались 27 видов из восьми семейств воробьинообразных птиц, большая часть которых строят гнезда на земле.

Номинативный подрод *Frontopsylla* характеризуется Восточноевропейско-Азиатским ареалом. Он насчитывает 25 видов, которые паразитируют на полевках, мышках, сусликах, тушканчиках и пищухах. Единственный представитель подрода *Mafrontia*, *F. macrophalma* – паразит тушканчиков родов *Allactaga*, *Alactagulus*, *Stylodipus* и *Jaculus* – имеет Кавказско-Среднеазиатский ареал. Шесть видов подрода *Orfrontia* – паразиты воробьиных птиц в Евразии. Подрод *Profrontia* представлен тремя видами – паразитами полевков и других грызунов, обитающих в Средней и Передней Азии, а также Гималаях.

Имеются данные о годовых циклах ряда видов рода *Frontopsylla*. Так, у блох *F. caucasica*, *F. luculenta*, *F. hetera* и *F. glabra* Ioff, 1946 имаго присутствуют в природе круглогодично. Размножение у этих видов происходит в теплый период, с весны до осени. Индексы обилия обычно выше в весенне-осенний период. Географическая изменчивость особенностей годового цикла известна для *F. semura*. При обитании в горах имаго этого вида встречаются в природе и размножаются весной и летом, на равнине – весной.

Виды рода *Frontopsylla* – переносчики возбудителя чумы

Frontopsylla (Frontopsylla) elata (J. et R., 1915)

Данный политипический вид подразделялся на большое количество подвидов. Так, Льюис (Lewis, 1974), например, относил к *F. elata* 11 подвидов. Еще в середине прошлого века Иофф и Скалон (1954) указали на возможность выделения некоторых из подвидов в самостоятельные виды, и позднее *F. elata* был разделен на четыре самостоятельных вида (Гончаров, 1984; Гончаров и др., 1989). Согласно А.И. Гончарову *F. elata* включает подвиды *F. e. elata*, *F. e. botis* и *F. e. taishiri*; *F. caucasica* – *F. c. caucasica*, *F. c. koku* Ioff, 1946 и *F. c. popovi*; *F. humida* Tiflov, 1937 – *F. h. humida* и *F. h. pilosa* Ioff, 1946. Данной классификации мы будем придерживаться ниже.

Тип ареала: Транспалеарктический, Европейско-Сибирско-Центральноазиатский. Ареал: горная часть Средней Азии, Южной Сибири, равнины Центральной Азии и Восточного Китая, юг Дальнего Востока.

Хозяева: блохи этого вида были обнаружены на 43 видах 20 родов девяти семейств из четырех отрядов млекопитающих, распространенных в горных областях. Среди них присутствуют пищуховые рода *Ochotona* (4 вида). Среди грызунов в качестве прокормителей указывались хомяковые – джунгарский хомячок (*Phodopus sungorus* (Pallas, 1773)) и узкочерепная полевка (*Microtus gregalis* (Pallas, 1779)), ряд видов родов *Alticola* (4), *Clethrionomys* (2), *Cricetulus* (3) и *Meriones* (2); тушканчиковые – тушканчик-прыгун (*Allactaga sibirica* (Forster, 1778)); беличьи – азиатский бурундук (*Tamias sibiricus* (Laxmann, 1769)), ряд видов родов *Marmota* (2) и *Spermophilus* (4); мышинные – мышь-малютка (*Micromys minutus* (Pallas, 1771)), домовая мышь (*Mus musculus* L., 1758) и серая крыса (*Rattus norvegicus* (Berkenhout, 1769)), а также ряд видов рода *Apodemus* (5). Имеются также сборы блох с насекомоядных (Eulipotyphla) с малой белозубки (*Crocidura suaveolens* (Pallas, 1811)), а также среди хищных с песцовых – корсака (*Vulpes corsac* (L., 1768)) и куных – ласок и хорьков рода *Mustela* (4).

Ареалы подвидов *F. elata* следующие: *F. e. botis* – южная часть Восточной Сибири и Дальнего Востока, равнины Центральной Азии и Восточного Китая; *F. e. elata* – южная часть Западной и Средней Сибири, Тянь-Шань, Тарбагатай, Джунгарский Алатау, Котловина Больших озер, Хангайско-Хэнтэйский горный район, Алтай и Монгольский Алтай; *F. e. taishiri* – Тува, Алтай, Монгольский и Гобийский Алтай, Котловина Больших озер, Хангайско-Хэнтэйский горный район и равнины Восточной Монголии.

Инфицированность возбудителем чумы блох этого вида: единичные случаи обнаружения зараженных блох *F. elata botis* выявлены в Ганьсу-Нинся-Хуэйском природном очаге в Китае, где основным носителем чумы является алашанский суслик (*Spermophilus alashanicus* (Büchner, 1888)), а к основным переносчикам относят блох *Citellophilus tesquorum* (Wagner, 1898) и *Frontopsylla abagaitui* (The Atlas ..., 2000; Никитин и др., 2009).

На территории России естественная зараженность чумой блох *F. e. elata* отмечалась в Тувинском и Горно-Алтайском природных очагах чумы. От этого подвида в Туве с 1964 по 2017 г. изолировано два штамма чумного микроба (Балахонов и др., 2019), в Горном Алтае с 1961 по 2013 г. также получено два изолята возбудителя (Балахонов и др., 2014). Единичные инфицированные чумой блохи данного подвида обнаруживались в природных очагах Монголии (Bologmaa et al., 2010) и в Ганьсу-Шэньсийском природном очаге Китая (The Atlas ..., 2000).

В сентябре 1959 г. З.И. Щекуновой были выделены культуры возбудителя чумы от блох *F. elata taishiri*, собранных с монгольской пищухи (*Ochotona pallasi* (Gray, 1867)), на пограничной с Алтаем территории Монголии (Жовтый, 1969).

F. (F.) caucasica Ioff et Argypulo, 1934

Тип ареала: Транспалеарктический, Европейско-Сибирско-Туранский. Ареал: горные районы Кавказа, Средней Азии, Казахстана и Южной Сибири.

Хозяева: блохи этого вида были обнаружены на 10 видах семи родов четырех семейств из трех отрядов млекопитающих. Среди них монгольская пищуха, а также

такие грызуны как водяная полевка (*Arvicola terrestris* (L., 1758)) и ряд видов полевок рода *Microtus* (4) (Cricetidae), лесная мышь (*Apodemus sylvaticus* (L., 1758)), домовая мышь и серая крыса (Muridae). Имеются находки с обыкновенной ласки (*Mustela nivalis* (L., 1766)).

Ареалы подвидов *F. caucasica* следующие: *F. c. caucasica* – Большой и Малый Кавказ; *F. c. koksui* – Тянь-Шань, Джунгарский Алатау; *F. c. popovi* – Казахстан и Южная Сибирь.

Инфицированность возбудителем чумы: *F. c. caucasica* считается второстепенным переносчиком в Гюмрийском, Присеванском, Зангезуро-Карабахском и Восточно-Кавказском природных очагах (основной носитель – обыкновенная полевка (*Microtus arvalis* (Pallas, 1778)) (Природные очаги ..., 2004; Кадастр ..., 2016). В опытах по передаче возбудителя чумы были использованы 372 блохи этого подвида. Насекомых содержали при 13°C и при 18–20°C, подкормки производили ежедневно или с интервалами через двое суток. Использовали штамм возбудителя чумы, выделенный от блох из Дагестанского высокогорного очага чумы, а в качестве прокормителей брали белых мышей. Начало блокообразования отмечено в поздние сроки – на 23–28-е сутки. Последняя блокированная блоха обнаружена на 101-е сутки после заражающего кормления. Всего выявлено формирование блоков преджелудка у восьми особей. Уровень блокообразования по группам колебался от 0.9 до 3.6% к числу взятых в опыт особей. Передача чумного микроба белым мышам отмечена в семи случаях. На 116-е сутки из семи насекомых были выделены культуры чумного микроба. Эти данные свидетельствуют, что блоха *F. c. caucasica* может принимать активное участие как в трансмиссии возбудителя чумы, так и в продолжительном, до четырех месяцев, сохранении инфекции (Лабунец и др., 1987).

F. (F.) chaetophora Mikulin, 1958

Тип ареала: Сибирский. Ареал: Казахстан.

Хозяева: малый суслик (*Spermophilus pygmaeus* (Pallas, 1778)).

Инфицированность возбудителем чумы: не установлена.

F. (F.) elatoides Wagner, 1928

Тип ареала: Сибирско-Турано-Центральноазиатский. Ареал: Казахстан, горы Средней Азии (Джунгарский Алатау), юг Средней и Восточной Сибири.

Хозяева: блохи этого вида были обнаружены на 25 видах 12 родов шести семейств из четырех отрядов млекопитающих. Среди них отмечались пищуховые рода *Ochotona* (2); хомяковые – полевка Брандта, хомячок Роборовского (*Phodopus roborovskii* (Satunin, 1903)), а также различные виды родов *Alticola* (2), *Cricetulus* (3) и *Meriones* (2); тушканчиковые – тушканчик-прыгун; беличьи – родов *Spermophilus* (4) и *Marmota* (3). В частности, среди сусликов этот вид часто отмечается на длиннохвостом (*Urocitellus undulates* (Pallas, 1778)) и краснощеком сусликах (*Spermophilus erythrogegens* (Brandt, 1841)). Имеются сборы блох этого вида с четырех видов ласок и хорьков рода *Mustela*, а также с клушицы (*Pyrhhorcorax pyrrhorcorax* (L., 1758)) (Corvidae).

Ареалы подвидов *F. elatoides* следующие: *F. e. elatoides* – Забайкалье, Алтай, Тува, Котловина Больших озер и Хангайско-Хэнтэйский горный район; *F. e. longa* – Центральный Казахстан, Тарбагатай, Алтай, Монгольский Алтай, Тува и Котлови-

на Больших озерах; *F. e. orthodigita* Murzakhmetova, 1969 – Центральный Казахстан и Джунгарский Алатау.

Инфицированность возбудителем чумы: является второстепенным переносчиком в Тувинском природном очаге чумы, с 1964 по 2017 г. здесь из 1206 изолятов от блох *F. elatoides* получено 65 культур (5.4%) возбудителя чумы (Балахонов и др., 2019). Также в качестве второстепенного переносчика *F. elatoides* отмечен в Восточно-Тяньшанском природном очаге чумы (The Atlas ..., 2000).

В Тувинском природном очаге чумы данный вид, как и основной переносчик *Citellophilus tesquorum*, в большом числе накапливается в выводковых гнездах длиннохвостого суслика и, за счет высокой плотности, может играть определенную роль в эпизоотическом процессе в период активизации эпизоотий (Вержужский, 2012).

При проведении экспериментальных работ по передаче чумной инфекции в трех опытах с *F. e. elatoides* использовано 432 особи. При подкормках блох на белых мышах (июнь–июль) блокообразования отмечено не было, однако при этом в 15.3% случаев зарегистрирована передача микроба зверькам при групповых подкормках насекомых (Воронова, 1984). Два опыта поставлены с использованием длиннохвостого суслика в качестве прокормителя блох *F. e. elatoides* (в июне–июле и августе). В одном из этих опытов (август) выявлены две блохи с блоком преджелудка (1.0%) на 13-е и 19-е сутки после инфицирования насекомых (Базанова, Климов, 2008).

F. (F.) glabra Ioff, 1946

Тип ареала: Центральноазиатский. Ареал: Тянь-Шань, Памиро-Алай и Куньлунь.

Хозяева: блохи этого вида были обнаружены на семи видах из шести родов трех семейств грызунов. Среди хомяковых это рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780)), серый хомячок (*Cricetulus migratorius* (Pallas, 1773)), узкочерепная (памирская) полевка; среди мышинных – лесная мышь; среди беличьих – тяньшаньский (реликтовый) суслик (*Spermophilus relictus* (Kaschkarov, 1923)).

Ареалы подвидов *F. glabra* следующие: *F. g. glabra* – Тянь-Шань, Памиро-Алай и Западный Куньлунь; *F. g. neutral* Mikulin, 1957 – Западный и Центральный Тянь-Шань; *F. g. vara* Mikulin, 1960 – Памиро-Алай и Гималаи.

Инфицированность возбудителем чумы: является одним из двух основных переносчиков (вместе с *Amphipsylla phaiomidis* Ioff, 1946) в Гиссарском очаге чумы (Природные очаги ..., 2004). По имеющимся данным (Слудский и др., 2003), с 1970 по 1991 г. в этом очаге от блох этого вида изолирован 201 штамм чумного микроба (33.9% от всех штаммов, выделенных от блох).

F. (F.) hetera Wagner, 1933

Тип ареала: Центральноазиатский. Ареал: степные районы юга Средней Азии, равнины Центральной Азии.

Хозяева: блохи этого вида были обнаружены на 24 видах 14 родов шести семейств из трех отрядов млекопитающих и одного отряда птиц. Среди них указывались мышевые рода *Ochotona* (3); хомяковые – обыкновенная слепушонка (*Ellobius talpinus* (Pallas, 1770)), полевка Брандта (*Lasiopodomys brandti* (Radde, 1861)), узкочерепная (памирская) полевка, ряд видов родов *Alticola* (3), *Cricetulus* (2), *Meriones* (2) и *Phodopus* (2); тушканчиковые – тушканчик-прыгун; беличьи – ряд видов родов *Marmota* (2)

и *Spermophilus* (2). Блох этого вида собирали с хищных рода *Mustela* (2) и дроздовых птиц (Turdidae) – каменки-плясуньи (*Oenanthe isabellina* (Temminck, 1829)).

Инфицированность возбудителем чумы: по имеющимся данным (Жовтый, 1969), инфицированные возбудителем чумы блохи обнаруживались с июня по сентябрь в Туве, Горно-Алтайской области и Монголии. В Тувинском природном очаге чумы считается второстепенным переносчиком. Так, с 1964 по 2017 г. от *F. hetera* получено 22 культуры возбудителя чумы (1.8% всех культур, выделенных в очаге от блох) (Балахонов и др., 2019). В Горно-Алтайском очаге чумы эпизоотический процесс поддерживается несколькими видами блох, в число которых входит и *F. hetera*, т. е. данный вид считается одним из основных переносчиков чумы в этом очаге. С 1961 по 2013 г. от блох *F. hetera* получено 87 изолятов чумного микроба (Балахонов и др., 2014). Естественная зараженность *F. hetera* чумой указывается и для Монголии (Bolormaa et al., 2010).

Эксперименты с изучением эффективности блохи *F. hetera* были проведены также в Горно-Алтайском природном очаге чумы (Якуба и др., 1978). В опытах использовано около 3500 блох. Авторами показано, что данная блоха способна заражаться возбудителем чумы алтайского подвида, образовывать блохи и передавать чумной микроб интактным зверькам. При относительно небольшом числе зарегистрированных случаев трансмиссии чумного микроба, эта блоха за счет высокой численности играет достаточно значимую роль в передаче и распространении возбудителя. Более важным является ее значение в длительном сохранении инфекции. В экспериментах этот вид сохранял чумной микроб на протяжении двух месяцев (срок наблюдения). По результатам исследований в полевых условиях (Ивженко и др., 1974) инфицированные блохи *F. hetera* в прикопанной норе монгольской пищухи оставались зараженными в течение 228 дней (срок наблюдений).

В более поздних экспериментальных работах по передаче возбудителя чумы было использовано 659 блох. В двух опытах насекомых инфицировали и подкармливали на белых мышах и сусликах, в третьем – на монгольских пищухах. Ни в одном из этих экспериментов у *F. hetera* не наблюдали блокообразования и не регистрировали передачи ими чумного микроба (Воронова, 1984; Базанова, Климов, 1990).

F. (F.) humida Tiflov, 1937

Тип ареала: Центральноеазиатский. Ареал: Тянь-Шань и Терской-Алатау.

Хозяева: блохи этого вида были обнаружены на четырех видах четырех родов из четырех семейств грызунов. Среди них, в частности, указывались узкочерепная полевка и лесная мышь; среди полутушканчиковых (*Zapodidae*) – тянь-шаньская мышовка (*Sicista tianshanica* (Salensky, 1903)); среди соневых (*Gliridae*) – лесная соня (*Dryomys nitedula* (Pallas, 1779)).

Ареалы подвигов *F. humida* следующие: *F. h. humida* – Тянь-Шань; *F. h. pilosa* – Терской-Алатау.

Инфицированность возбудителем чумы: не установлена.

F. (F.) kunitskyi Maslennikova et Kunitskaya, 1982

Тип ареала: Туранский. Ареал: Северный Тянь-Шань.

Хозяева: реликтовый суслик.

Инфицированность возбудителем чумы: не установлена.

F. (F.) luculenta (Jordan et Rothschild, 1923)

Тип ареала: Сибирско-Центральноазиатский. Ареал: юг Средней и Восточной Сибири, равнины Центральной Азии.

Хозяева: блохи этого вида были обнаружены на широком круге хозяев, включающем 32 вида 20 родов девяти семейств из трех отрядов млекопитающих. Среди них указывают преимущественно различные виды лесных и лесостепных грызунов и пищух, а также двух отрядов птиц. В частности, в качестве хозяев из зайцеобразных указывались заяц-толай (*Lepus tolai* (Pallas, 1778)) и ряд видов пищух рода *Ochotona* (3); из грызунов – гималайская полевка (*Alticola roylei* (Gray, 1842)), красная полевка (*Myodes rutilus* (Pallas, 1779)), барабинский хомячок (*Cricetulus barabensis* (Pallas, 1773)), желтая пеструшка (*Eolagurus luteus* (Eversmann, 1840)), полевка Брандта, когтистая песчанка (*Meriones unguiculatus* (Milne-Edwards, 1867)) и даурский цокор (*Myospalax aspalax* (Pallas, 1776)), а также ряд видов хомяковых родов *Microtus* (3) и *Phodopus* (2). Из тушканчиковых в качестве хозяев указывается мохноногий тушканчик (*Dipus sagitta* (Pallas, 1773)) и тушканчик-прыгун; из беличьих – ряд видов родов *Marmota* (2) и *Spermophilus* (5). Кроме того, блохи этого вида были собраны с хищных – корсака и ряда видов рода *Mustela* (3), а также соколов рода *Falco* (Falconidae). Имеются указания на находки на береговой ласточке (*Riparia riparia* (L., 1758)) (Hirundinidae).

Ареалы подвидов *F. luculenta* следующие: *F. l. luculenta* – Прибайкалье, Забайкалье, Якутия, Северо-Восточный Китай, Дальний Восток; *F. l. parilis* Jordan, 1929 – Забайкалье, Северо-Восточный Китай, Котловина Больших озер, Хангайско-Хэнтэйский горный район, равнины Восточной Монголии и восточная часть пустыни Гоби.

Инфицированность возбудителем чумы: в Забайкальском природном очаге чумы считается второстепенным переносчиком (Вершинин, 1993). По приведенным данным (Жовтый, 1969), блохи *F. l. luculenta* обнаруживались инфицированными в природе в Юго-Восточном Забайкалье и в Китае с мая по сентябрь. В период выявления активных эпизоотий на даурском суслике (1966–1970 г.) в Забайкальском очаге от блох этого вида, собранных с даурского суслика, даурской пищухи и полевки Брандта, выделено 15 штаммов чумного микроба (Голубинский и др., 1987). Зараженные чумой блохи найдены в Монголии (Bolormaa et al., 2010). В Китае участие *F. luculenta* в эпизоотическом процессе указывается для трех очагов чумы: Ксилингольского (основной носитель – полевка Брандта, основные переносчики – блохи *Amphipsylla primaris* J. et R., 1915, *Neopsylla pleskei* Ioff, 1928 и *Frontopsylla luculenta*); Южно-Маньчжурского (основной носитель – даурский суслик, основной переносчик – *Citellophilus tesquorum*, второстепенный – *Frontopsylla luculenta*) и Эрлянского (основной носитель – монгольская песчанка, к основным переносчикам относят *Nosopsyllus laeviceps* (Wagner, 1909), *Xenopsylla conformis* (Wagner, 1903) и *Neopsylla pleskei*; *Frontopsylla luculenta* упоминается в качестве случайного переносчика) (The Atlas ..., 2000; Никитин и др., 2009).

При экспериментальных исследованиях по изучению роли отдельных видов блох в энзоотии чумы в Забайкальском природном очаге чумы в семи сериях опытов было использовано 1816 блох *F. luculenta* (Феоктистов и др., 1974). Блох заражали на агонирующих белых мышах или даурских сусликах, содержали в субстрате из стерильного

песка и опилок, подкармливая через 3–5 дней на белых мышах, даурских сусликах или полевках Брандта. Образования блока преджелудка ни в одном из опытов не выявлено. Передача возбудителя чумы блохами этого вида зарегистрирована лишь в одном случае, при групповом кормлении на полевке Брандта с гибелью зверька и выделением возбудителя из его органов. При температуре 4–8°C без подкормок блохи *F. luculenta* сохраняли возбудитель до 30 дней. Авторы этого исследования сделали вывод о невысокой значимости данного вида в поддержании эпизоотического процесса в данном очаге.

F. (F.) scalonae Kotti, 1992

Тип ареала: Центральноазиатский. Ареал: Тува.

Хозяева: тушканчик-прыгун.

Инфицированность возбудителем чумы: не установлена.

F. (F.) semura Wagner et Ioff, 1926

Тип ареала: Европейско-Туранский. Ареал: Восточная Европа, Кавказ, Прикаспийско-Туранская страна, Казахстан.

Хозяева: блохи этого вида были обнаружены на 13 видах 11 родов семи семейств из двух отрядов млекопитающих и одного вида птиц. В качестве основных хозяев указывают малого, горного (*Spermophilus musicus* (Menetrie, 1832)) и крапчатого (*S. suslicus* (Guldenstaedt, 1770)) сусликов. Кроме того, блохи этого вида известны с других хомяковых – тамарисковой песчанки (*Meriones tamariscinus* (Pallas, 1773)). Среди хомяковых блохи этого вида собраны с общественной (степной) полевки (*Microtus socialis* Pallas, 1773); среди тушканчиковых – с малого (*Allactaga elater* (Lichtenstein, 1825)) и египетского (*Jaculus jaculus* (L., 1758)) тушканчиков, а также обыкновенного емуранчика (*Stylodipus telum* (Lichtenstein, 1823)). Из мышинных в качестве хозяев указывались домовая мышь и серая крыса, из мышовок – степная мышовка (*Sicista subtilis* (Pallas, 1773)). Блохи этого вида собраны с обыкновенной лисицы (*Vulpes vulpes* (L., 1758)) и каменки-плясуньи.

Инфицированность возбудителем чумы: является случайным переносчиком, единичные зараженные чумой блохи этого вида обнаружены в Прикаспийском степном, Дагестанском равнинно-предгорном, Волго-Уральском степном, Зауральском степном (Урало-Уильском), Прикаспийском песчаном и Волго-Уральском песчаном природных очагах чумы (Каримова, Неронов, 2007; Гончаров и др., 2013; Кадастр ..., 2016).

F. (F.) tjanshanica Shwartz, 1953

Тип ареала: Центральноазиатский. Ареал: Центральный Тянь-Шань.

Хозяева: тушканчик-прыгун. Кроме того, среди беличьих *F. tjanshanica* отмечался на альпийском сурке (*Marmota marmota* (L., 1758)), а среди хомяковых – на полуденной песчанке (*Meriones meridianus* (Pallas, 1773)).

Инфицированность возбудителем чумы: не установлена.

F. (F.) wagneri Ioff, 1928

Тип ареала: Сибирско-Центральноазиатский. Ареал: юг Средней и Восточной Сибири, Центральная Азия и Восточный Китай.

Хозяева: блохи этого вида были обнаружены на широком круге хозяев, включающем 16 видов 11 родов шести семейств из трех отрядов млекопитающих. В качестве

основного хозяина указывается тушканчик-прыгун. Кроме того, блохи *F. wagneri* были обнаружены среди зайцеобразных на зайце-толае и даурской пищухе (*Ochotona dauurica* (Pallas, 1776)); среди хомяковых – на хомячке Эверсмана (*Allocricetulus evermanni* (Brandt, 1859)) и полевке Брандта; среди беличьих – на полуденной и когтистой песчанках, полевке-экономке (*Microtus oeconomus* (Pallas, 1776)), байбаке (обыкновенном сурке) (*Marmota bobak* (Muller, 1776)), даурском (забайкальском) суслике (*Spermophilus dauricus* (Brandt, 1843)), краснощеким и длиннохвостом (*Urocitellus undulates* (Pallas, 1778)) сусликах; среди тушканчиковых – на гобийском (*Allactaga bullata* G. Allen, 1925), малом и мохноногом тушканчиках, а также тушканчике-прыгуне. Кроме того, блох этого вида собирали с корсака.

Инфицированность возбудителем чумы: в Тувинском природном очаге чумы выделена одна культура возбудителя чумы от блохи этого вида (Балахонов и др., 2019).

F. (F.) kimaе Kunitskaya et Erzhanov, 2000

Тип ареала: Туранский. Ареал: Казахский мелкосопочник.

Хозяева: тушканчик-прыгун.

Инфицированность возбудителем чумы: не установлена.

F. (F.) spadix (J. et R., 1921)

Тип ареала: Восточноазиатский. Ареал: Китай.

Хозяева: блохи этого вида были обнаружены на 13 видах девяти родов четырех семейств из двух отрядов млекопитающих. Среди них отмечалась тибетская пищуха (*Ochotona thibetana* (Milne-Edwards, 1872)); среди хомяковых – длиннохвостый хомячок (*Cricetulus longicaudatus* (Milne-Edwards, 1867)) и сиккимская горная полевка (*Pitymys sikimensis* (Hodgson, 1849)); среди тушканчиковых – тушканчик-прыгун; среди мышиных – нилгирийская мышь (*Mus famulus* Bonhote, 1898) и полевка Андерсона (*Myodes andersoni* (Thomas, 1905)), а также ряд видов родов *Apodemus* (3), *Niviventer* (2) и *Rattus* (2).

Инфицированность возбудителем чумы: обнаружена зараженность в Китае (Liu et al., 1986 – цит. по: Гончаров и др., 2013).

F. (Profrontia) ambigua Fedina, 1946

Тип ареала: Турано-Центральноазиатский. Ареал: Казахстан, Передняя, Средняя и Центральная Азия.

Хозяева: блохи этого вида были обнаружены на восьми видах семи родов четырех семейств из двух отрядов млекопитающих. Среди хомяковых отмечались на горной (*Alticola stoliczkanus* (Blanford, 1875)) и обыкновенной полевках, мышевидном хомячке (*Calomyscus bailwardi* Thomas, 1905); среди мышиных – на лесной мыши и туркестанской крысе (*Rattus pectoris* (Hodgson, 1845)); среди беличьих – на длиннохвостом (красном) (*Marmota caudata* (Geoffroy, 1842)) и гималайском (*Marmota himalayana* (Hodgson, 1841)) сурках. Кроме того, блох *F. ambigua* снимали с обыкновенной белозубки (*Crocidura russula* (Hermann, 1780)).

Инфицированность возбудителем чумы не установлена.

F. (P.) ornata Tiflov, 1937

Тип ареала: Турано-Центральноазиатский. Ареал: Передней, Средней и Центральной Азии.

Хозяева: блохи этого вида являются паразитами мелких лесных грызунов в горах. Среди них отмечались гималайская полевка и серый хомячок, а также узкочерепная полевка и лесная мышь.

Инфицированность возбудителем чумы: в Гиссарском природном очаге чумы (основной носитель – арчовая полевка) является случайным переносчиком – за период с 1970 по 1991 г. изолировано две культуры возбудителя чумы (Слудский и др., 2003).

F. (P.) protera Wagner, 1933

Тип ареала: Турано-Центральноазиатский. Ареал: Тянь-Шань, Памир и в Гималаи. Хозяева: горной серебристой полевки.

Инфицированность возбудителем чумы: в Гиссарском природном очаге от блох этого вида были выделены три культуры возбудителя чумы (Слудский и др., 2003).

F. (Mafrontia) macrophthalma (Jordan et Rothschild, 1915)

Тип ареала: Европейско-Туранский. Ареал: Нижнее Поволжье, Кавказ, Казахстан и Средняя Азии.

Хозяева: малый тушканчик. Кроме того, был собран с желтого суслика (*Spermophilus fulvus* (Lichtenstein, 1823)).

Инфицированность возбудителем чумы: не установлена.

F. (Orfrontia) cornuta Ioff, 1946

Тип ареала: Центральноазиатский. Ареал: Тянь-Шань, Тува.

Хозяева: городская (*Delichon urbica* (L., 1758)) и даурская (рыжепоясничной) (*Cecropis daurica* (Laxmann, 1769)) ласточки.

Инфицированность возбудителем чумы: не установлена.

F. (O.) frontalis (Rothschild, 1909)

Тип ареала: Европейско-Сибирско-Центральноазиатский. Ареал: от Альп на западе до Центральной Азии на востоке.

Хозяева: блохи этого вида были обнаружены на 45 видах 27 родов 13 семейств из двух отрядов птиц и трех отрядов млекопитающих. Блоха *F. frontalis* известна как паразит птиц, устраивающих гнезда в норах и на поверхности земли. Среди ее хозяев указывают 19 видов 13 родов из семи семейств воробьинообразных. В частности, это полевая (*Alauda arvensis* L., 1758) и малый (*Calandrella cinerea* (J.F. Gmelin, 1789)) жаворонки (Alaudidae), тибетская ложносойка (*Pseudopodoces humilis* (Hume, 1871)) и альпийская галка (*Pyrrhocorax graculus* (L., 1766)) (Corvidae); луговой конек (*Anthus pratensis* (L., 1758)) (Motacillidae); скворцы рода *Sturnus* (2) (Sturnidae); снежные вьюрки рода *Montifringilla* (2) и домовый воробей (Passeridae); обыкновенная горихвостка (*Phoenicurus phoenicurus* (L., 1758)) и ряд видов каменок рода *Oenanthe* (4) (Turdidae); а также большеклювый зуек (*Charadrius leschenaultii* (Lesson, 1826))(Charadriidae).

Кроме того, блохи *F. frontalis* были собраны с представителей ряда видов мышевых рода *Ochotona* (3), а также 20 видов 11 родов из трех семейств грызунов. Так, они были собраны с хомяковых – горной серебристой полевки (*Alticola argentatus* (Severtzov, 1879)), обыкновенной слепушонки, полевки Брандта, узкочерепной полевки, джунгарского хомячка и трех видов рода *Cricetulus*; с тушканчиковых –

тушканчика-прыгуна и мохноногого тушканчика; с беличьих – тонкопалого суслика (*Spermophilopsis leptodactylus* (Lichtenstein, 1823)), а также ряда видов родов *Marmota* (5) и *Spermophilus* (3). Блох также снимали с куных – солонгоя (*Mustela altaica* Pallas, 1811).

Ареалы подвидов *F. frontalis* следующие: *F. f. alatau* – от Кавказа до Тянь-Шаня; *F. f. baikal* – Тянь-Шань, Алтай, Монгольский и Гобийский Алтай, Тува, Хангайско-Хэнтэйский горный район, Прибайкалье и Забайкалье; *F. f. dubiosa* Ioff, 1946 – Центральный Тянь-Шань и Восточная Монголия; *F. f. gud* – центральная часть Большого Кавказа.

Инфицированность возбудителем чумы: *F. f. baikal* в Тувинском и Горно-Алтайском природных очагах чумы считается второстепенным переносчиком чумы. В Горном Алтае с 1961 по 2013 г. от этого подвида получено девять изолятов возбудителя (Балахонов и др., 2014), в Туве с 1964 по 2017 г. выделено 11 штаммов (Балахонов и др., 2019). Единичные культуры возбудителя чумы от этой блохи изолированы в очагах чумы Монголии (Bologmaa et al., 2010). В Таджикистане, в Гиссарском природном очаге чумы, имеется единственный случай обнаружения инфицированной чумой блохи *F. frontalis* (Слудский и др., 2003). Учитывая место находки, эту блоху относили к подвиду *F. f. alatau*. О случаях обнаружения инфицированных чумой блох других подвидов этого вида в литературе сведений не найдено.

В экспериментальных работах по передаче возбудителя чумы в опытах использовано 920 блох подвида *F. f. baikal*. При периодических подкормках на белых мышцах зарегистрировано 0.7%, при постоянном содержании – 4.0% особей с блоком преджелудка. Мыши, на которых кормили единичных заблокированных блох, погибали в 7.8–28.6%, при групповых подкормках насекомых – в 14–16.7% случаев (Воронова, 1984).

В других экспериментах по передаче чумного микроба блохой *F. f. alatau* (Шевченко и др., 1976) использовали 737 молодых имаго, вышедших из гнезд каменки-плясуньи. Подкормки осуществляли на гребенчиковых и полуденных песчанках, белых мышцах и малых сусликах. Всего выполнено 8 опытов. В 10 случаях обнаружено формирование блока преджелудка. Блоки регистрировались с 12 до 183 сут после заражающего кормления. Отмечена передача чумного микроба с гибелью подопытных животных. Таким образом, этот подвид проявил себя как достаточно эффективный переносчик возбудителя чумы, способный хранить патоген в течение длительного периода времени.

Инфицированность возбудителем чумы: единственная зараженная чумой блоха *F. f. alatau* найдена в Таджикистане – в Гиссарском природном очаге чумы (Слудский и др., 2003).

F. (O.) laeta Jordan et Rothschild, 1920

Тип ареала: Европейский. Ареал: Европа, Кавказ.

Хозяева: городская и скальная (*Ptyoprogne rupestris* (Scopoli, 1769)) ласточки. Кроме того, *F. laeta* обнаружен на домовом воробье.

Инфицированность возбудителем чумы: не установлена.

F. (O.) lapponica (Nordberg, 1935)

Тип ареала: Европейско-Сибирско-Центральноазиатский. Ареал: Северная Европа, Сибирь, Дальний Восток.

Хозяева: береговая ласточка. Кроме того, блохи этого вида были собраны с белой трясогузки (*Motacilla alba* (L., 1758)) (Motacillidae) и монгольского снежного вьюрка (*Pyrgilauda davidiana* (Verreaux, 1871)) (Passeridae).

Ареалы подвидов *F. lapponica* следующие: *F. l. lapponica* – Европа и Сибирь западнее Алтая; *F. l. prior* Scalon, 1965 – Сибирь к востоку от Алтая, Дальний Восток.

Инфицированность возбудителем чумы: не установлена.

F. (O.) setigera Smit, 1964

Тип ареала: Восточноазиатский. Ареал: юг Дальнего Востока.

Хозяева: паразит городской ласточки и восточного воронка (*Delichon dasypus* Bonaparte, 1850). Кроме того, блохи вида были собраны с даурской ласточки.

Инфицированность возбудителем чумы: не установлена.

ОБСУЖДЕНИЕ

На территории России и сопредельных стран бывшего СССР известны 45 природных очагов чумы (Природные очаги ..., 2004; Кадастр ..., 2016). Из них в 12 очагах блохи рода *Frontopsylla* в той или иной степени принимают участие в циркуляции возбудителя чумы.

Роль представителей этого рода в поддержании энзоотии чумы в очагах разного типа неодинакова. На территории России известно восемь очагов сусликового типа (Прикаспийский степной, Дагестанский равнинно-предгорный, Волго-Уральский степной, Зауральский степной (Урало-Уилский степной), Центрально-Кавказский, Терско-Сунженский низкогорный, Тувинский и Забайкальский). В первых четырех очагах отмечено спорадическое вовлечение в эпизоотии блохи *F. semura*. Следует отметить, что выделение культур возбудителя чумы от этого вида во всех упомянутых очагах единично и данная блоха, по всей видимости, во всех случаях играет роль лишь случайного переносчика. В Центрально-Кавказском высокогорном очаге чумы в эпизоотическом процессе в качестве случайного переносчика тоже может участвовать блоха *F. semura*. В Тувинском природном очаге чумы изоляты чумного микроба выделялись от пяти видов: *F. elatoides*, *F. hetera*, *F. frontalis*, *F. elata* и *F. wagneri*. В эпизоотическом процессе три первых вида участвуют в качестве второстепенных или дополнительных переносчиков, остальные два рассматриваются как случайные переносчики (Балахонов и др., 2019). В Забайкальском степном очаге чумы блоха *F. luculenta luculenta* играет роль второстепенного переносчика инфекции (Вершинин, 1993).

На территории стран бывшего СССР насчитывается 25 природных очагов чумы, в которых основными носителями являются песчанки. Среди них только в двух очагах (Прикаспийском песчаном и Волго-Уральском песчаном), где в эпизоотический процесс спорадически включается малый суслик, в число случайных переносчиков входит *F. semura*. В остальных природных очагах песчаночьего типа блохи рода *Frontopsylla* из-за крайне низкой их численности никакого значения в энзоотии чумы, по-видимому, не имеют. Так, среди 102492 экз. блох, собранных с больших (*Rhombomys*

opimus (Lichtenstein, 1823)) и краснохвостых песчанок (*Meriones libycus* Lichtenstein, 1823) в Туркмении в 1953–1955 г., представители этого рода полностью отсутствовали (Микулин и др., 1960). При раскопках нор большой песчанки в Приаральских Каракумах в 1963 и 1965 г. собрана 31621 блоха, среди которых не было найдено ни одного экземпляра блох *Frontopsylla* (Наумов и др., 1972).

Участие блох этого рода отмечено во всех пяти природных очагах полевочье-го типа. Так, в Гюмрийском, Присеванском, Зангезуро-Карабахском и Восточно-Кавказском высокогорных природных очагах чумы, имеющих основного носителя – обыкновенную полевку, в эпизоотический процесс активно вовлекаются блохи *F. elata caucasica*. В Гиссарском высокогорном очаге, где основной носитель памирская (арчовая) полевка (*Neodon juldaschi* (Severtzov, 1879)), наряду с блохой *Amphipsylla phaiomidis*, одним из двух основных переносчиков чумы в очаге считается *Frontopsylla g. glabra*. От *F. elata glabra* с 1970 по 1991 г. в очаге получен 201 штамм возбудителя чумы (34% всех штаммов от блох), тогда как от *Amphipsylla phaiomidis* изолирована 181 культура (30%) (Природные очаги ..., 2004).

И, наконец, в двух природных очагах чумы, отнесенных в вышеупомянутых сводках к очагам смешанного типа (Горно-Алтайский и Джунгарский высокогорные очаги), блохи рода *Frontopsylla* спорадически принимают участие в эпизоотическом процессе в качестве дополнительных, второстепенных или случайных переносчиков. В Горном Алтае с 1961 по 2013 г. естественная зараженность чумой отмечена у трех видов блох из рода *Frontopsylla*. Так, от блох *F. hetera* в очаге было изолировано 89 штаммов чумного микроба (4.5% от всех штаммов, выделенных в очаге от блох); от блох *F. frontalis baikal* получено девять культур возбудителя чумы (0.5%); и от блох *F. elata elata* выделено два изолята данного патогена (Балахонов и др., 2013). В Джунгарском природном очаге чумы в эпизоотическом процессе принимает участие *F. elata* (Кадастр ..., 2016).

В странах Ближнего Востока и Передней Азии описаны семь природных очагов чумы (Каримова, Неронов, 2007). В пяти из них основными носителями являются песчанки, в Афгано-Пакистанском и Гиндукушском высокогорном, вероятно, основным носителем выступает красный сурок (*Marmota caudata* (Geoffroy, 1844)). В доступных литературных источниках для данной территории не приведены сведения об участии в эпизоотиях чумы блох рассматриваемого рода.

В Китае в очаге Ксилингольских равнин основным носителем чумы является полевка Бранда, а *Frontopsylla luculenta* наряду с блохами *Amphipsylla primaris* и *Neopsylla pleskei orientalis* – основными переносчиками. В Южно-Маньчжурском очаге (основной носитель – даурский суслик, основной переносчик – *Citellophilus tesquorum*) блоха *F. luculenta* рассматривается как второстепенный переносчик (The Atlas..., 2000). В очаге чумы Внутренней Монголии (Эрлянский), где основным носителем является когтистая, или монгольская, песчанка, основными переносчиками считаются блохи *Xenopsylla conformis*, *Nosopsyllus laeviceps* и *Neopsylla pleskei*. Здесь, в период с 2000 по 2011 г., исследовано 96411 блох, сгруппированных в 24040 посевов. При этом было получено 533 позитивных посева (2.2%), среди них единичные культуры чумного микроба изолированы от блох *Frontopsylla luculenta* (Li et al., 2013).

В Восточно-Тянь-Шанском природном очаге чумы основным носителем патогена является длиннохвостый суслик, а блоха *F. elatoides* – второстепенным переносчиком; в Ганьсу-Шенсийском очаге основной носитель – алашанский суслик, *F. elata* – также второстепенный (The Atlas ..., 2000).

Таким образом, среди 21 природного очага чумы в Китае виды рода *Frontopsylla* принимают то или иное участие в циркуляции возбудителя чумы в пяти (23.8%). При этом только в одном из них блохи этого рода входят в состав пула основных переносчиков инфекции.

В большинстве природных очагов чумы в Монголии основным носителем выступает тарбаган. Кроме того, здесь имеются очаги чумы, связанные с монгольской пищухой, монгольской песчанкой и полевкой Брандта (Адъясурэн и др., 2014; Вержуцкий, Адъясурэн, 2019). На этой территории выявлена естественная зараженность чумой у 28 видов блох, среди которых указываются и четыре вида рода *Frontopsylla*: *F. frontalis baikal*, *F. hetera*, *F. elata* и *F. luculenta* (Бавасан, 1974; Bologmaa et al., 2010). От всех перечисленных видов изолированы лишь единичные культуры возбудителя, что, несомненно, указывает на случайность вовлечения представителей этого рода в эпизоотии или их второстепенное участие в поддержании энзоотии чумы.

Среди блох, обнаруженных инфицированными чумой в естественных условиях Палеарктики, указывалось 14 видов и подвидов рода *Frontopsylla* (Каримова, Неронов, 2007). По разным оценкам других авторов естественная зараженность наблюдалась у 15 видов и подвидов (Гончаров и др., 2013) или у 12 видов (Dubyanskiy, Yeszhanov, 2016) этого рода. Согласно результатам нашего анализа доступных данных, можно утверждать, что в эпизоотический процесс в природных очагах чумы мира вовлекаются 11 видов и подвидов блох рода *Frontopsylla*.

Изучение эффективности блох этого рода как переносчиков чумной инфекции в экспериментальных условиях проводилось в очень ограниченном количестве опытов и касалось только немногих видов. Так, в некоторых публикациях (Бибикова, Классовский, 1974) упоминается лишь о *F. s. caucasica* (как не способного к образованию блока и передаче инфекции) и *F. frontalis* (у которых в эксперименте часто возникал блок преджелудка). В более полной и подробной сводке Ващенко (1984) в таблице приложения даются обобщенные материалы по блокированию, эффективности переноса и продолжительности сохранения возбудителя чумы в блохах 72 видов и подвидов. Среди блох рассматриваемого рода, в таблице приведены данные по *F. elatoides*, *F. hetera* и *F. elata caucasica*, без упоминания о *F. frontalis*. Однако особенности взаимодействия *F. frontalis* с чумным патогеном были рассмотрены в других публикациях (Шевченко и др., 1976; Воронова, 1984). В целом, по результатам экспериментальных работ, можно заключить, что блохи рассматриваемого рода могут участвовать в эпизоотическом процессе при чуме, но их роль следует оценивать как незначительную (Ващенко, 1999; Воронова, Базанова, 2004; Базанова, Вержуцкий, 2009). Тем не менее, учитывая выявленное резкое нарастание векторной способности по передаче возбудителя чумы у всех изученных видов блох в сибирских природных очагах этой инфекции (Вержуцкий и др., 2018), следует ожидать, что данное явление может привести и к росту эффективности передачи чумного микроба блохами рода *Frontopsylla*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена на базе коллекции Зоологического института РАН (ЗИН РАН) (УФК ЗИН рег. № 2-2.20) при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант 19-04-00759) и частично Государственной темы «Разработка современных основ систематики и филогенетики паразитических и кровососущих членистоногих» (Гос. Регистрационный номер: АААА-А19-119020790133-6).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Адьяасурэн З., Цэрэнноров Д., Мягмар Ж., Ганхуяг Ц., Отгонбаяр Д., Баяр Ц., Вержуцкий Д.Б., Ганболд Д., Балахонов С.В. 2014. Современная ситуация в природных очагах чумы Монголии. Дальневосточный журнал инфекционной патологии 25: 22–25. [Adyasuren Z., Tserennorov D., Myagmar Zh., Gankhuyag C., Otgonbayar D., Bayar C., Verzhutsky D.B., Ganbold D., Balakhonov S.V. 2014. Sovremennaya situaciya v prirodnykh ochagakh chумы Mongolii. Dal'nevostochnyj zhurn. infekc. patologii 25: 22–25. (In Russian)]
- Бавасан А. 1974. Эпизоотологическое значение блох грызунов и зайцеобразных в чумных очагах Монголии. Доклады Иркутского противочумного ин-та 10: 200–202. [Bavasan A. 1974. Ehpizootologicheskoe znachenie blokh gryzunov i zajceobraznykh v chumnykh ochagakh Mongolii. Doklady Irkutskogo protivochumnogo in-ta 10: 200–202. (In Russian)]
- Базанова Л.П., Вержуцкий Д.Б. 2009. Эпизоотологическое значение блох (Siphonaptera) в Тувинском природном очаге чумы (обзор). Байкальский зоол. журнал 3: 13–22. [Bazanova L.P., Verzhutsky D.B. 2009. Ehpizootologicheskoe znachenie blokh (Siphonaptera) v Tuvinskom prirodnom ochage chумы (obzor). Bajkal'skij zool. zhurnal 3: 13–22. (In Russian)]
- Базанова Л.П., Климов В.Т. 1990. Взаимоотношения блох монгольской пищухи Тувы с возбудителем чумы основного и алтайского подвидов. Успехи мед. энтомол. и акарологии: Мат. X съезда ВЭО. Л., 3–4. [Bazanova L.P., Klimov V.T. 1990. Vzaimootnosheniya blokh mongol'skoj pishchukhi Tuvy s vozбудителем chумы osnovnogo i altajskogo podvidov. Uspekhi med. ehntomologii i akarologii: Mat. X s'ezda VEHO. SPb., 3–4. (In Russian)]
- Базанова Л.П., Климов В.Т. 2008. К оценке эпизоотологической роли блох длиннохвостого суслика. Мед. паразитология и паразитарные болезни 4: 55–59. [Bazanova L.P., Klimov V.T. K ocenke ehpizootologicheskoy roli blokh dlinnokhvostogo suslika. Med. parazitologiya i parazitarnye bolezni 4: 55–59. (In Russian)]
- Балахонов С.В., Корзун В.М., Вержуцкий Д.Б., Михайлов Е.П., Рождественский Е.Н., Денисов А.В. 2013. Первый случай выделения *Yersinia pestis* subsp. *pestis* в Алтайском горном природном очаге чумы. Сообщение 2. Вероятные пути и механизмы заноса возбудителя чумы основного подвида на территорию очага. Проблемы особо опасных инфекций 2: 5–10. [Balakhonov S.V. et al. 2013. Problemy osobo opasnykh infekcii 2 : 5–10]
- Балахонов С.В., Вержуцкий Д.Б., Холин А.В., Базанова Л.П., Климов В.Т., Косилко С.А., Окунев Л.П., Токмакова Е.Г., Шестопалов М.Ю., Галацевич Н.Ф., Акимова И.С., Салчак Л.К. 2019. Тувинский природный очаг чумы. Иркутск, Иркутский госуниверситет. 286 с. [Balakhonov S.V. et al. 2019. Tuva natural plague focus. Irkutsk, Irkutsk State University, 286 pp. (In Russian)]
- Балахонов С.В., Корзун В.М., Чипанин Е.В., Афанасьев М.В., Михайлов Е.П., Денисов А.В., Фомина Л.А., Ешелкин И.И., Машковский И.К., Мищенко А.И., Рождественский Е.Н., Ярыгина М.Б. 2014. Горно-Алтайский природный очаг чумы. Ретроспективный анализ, эпизоотологический мониторинг, современное состояние Новосибирск, Наука-Центр, 272 с. [Balakhonov S.V. et al. 2014. Gorno-Altai natural plague focus. Retrospective analysis, epizootological monitoring, current state. Novosibirsk, Science Center, 272 pp. (In Russian)]
- Бибикова В.А., Классовский Л.Н. 1974. Передача чумы блохами. М., Медицина. 188 с. [Bibikova V.A., Klassovskij L.N. 1974. Peredacha chумы blokhami. M., Medicina, 188 s. (In Russian)]
- Вашенко В.С. 1984. Блохи и возбудители бактериальных болезней человека и животных. Паразитологический сборник 32: 79–123. [Vashchenok V.S. 1988. Blohi i perenoschiki vozбудitelej boleznej cheloveka i zhivotnyh. L., Parazitologicheski sbornik, 32 : 79–123. (In Russian)]
- Вашенко В.С. 1999. Роль блох (Siphonaptera) в эпизоотологии чумы. Паразитология 33 (3) : 198–206. [Vashchenok V. S. 1999. Rol' blokh (Siphonaptera) v ehpizootologii chумы. Parazitologiya 33 (3): 198–206. (In Russian)]

- Вержущий Д.Б. 2012. Пространственная организация населения хозяина и его эктопаразитов. Saarbrucken, Palmarium Academic Publishing. 360 с. [Verzhutsky D.B. 2012. Prostranstvennaya organizatsiya naseleniya khozyaina i ego ehktoparazitov. Saarbrucken, Palmarium Academic Publishing, 360 pp. (In Russian)]
- Вержущий Д.Б., Адъясурэн З. 2019. Природные очаги чумы в Монголии: аннотированный список. Байкальский зоол. журнал 2 (25): 92–103. [Verzhutsky D.B., Ad'yasuren Z. 2019. Prirodnye ochagi chumy v Mongolii: annotirovannyj spisok. Bajkal'skij zool. zhurnal 2 (25): 92–103. (In Russian)]
- Вержущий Д.Б., Базанова Л.П., Токмакова Е.Г. 2018. Изменение векторной активности блох (Siphonaptera) в Сибирских природных очагах чумы. Паразитология 52 (2): 449–462. [Verzhutsky D.B., Bazanova L.P., Tokmakova E.G. 2018. Izmenenie vektornoj aktivnosti blokh (Siphonaptera) v Sibirskikh prirodnykh ochagakh chumy. Parazitologiya 52 (2): 449–462. (In Russian)]
- Вержущий Д.Б., Вержущая Ю.А., Холин А.В., Медведев С.Г. 2021. Граница ареалов двух подвидов блох – паразитов сусликов (*Citellophilus tesquorum sungaris* и *Citellophilus tesquorum altaicus*). Байкальский зоологический журнал 1 (29): 116–120. [Verzhutsky D.B., Verzhutskaya Ju.A., Kholin A.V., Medvedev S.G. The boundary of the areas of two subspecies of fleas – parasites of Ground squirrels (*Citellophilus tesquorum sungaris* and *Citellophilus tesquorum altaicus*). Baikalskij zoologičeskij žurnal 1 (29): 116–120. (In Russian)]
- Вершинин Е.А. 1993. Экологические особенности блох даурского суслика в Забайкальском природном очаге чумы. Дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 243 с. [Vershinin E.A. 1993. Ehkologicheskie osobennosti blokh daurskogo suslika v Zabajkal'skom prirodnom ochage chumy. Dis. ... kand. biol. nauk. Irkutsk, 243 s. (In Russian)]
- Воронова Г.А. 1984. Взаимоотношения возбудителя чумы с блохами грызунов и зайцеобразных в Тувинском природном очаге чумы. Автореф. дис. ... канд. мед. наук. Саратов, 14 с. [Voronova G.A. 1984. Vzaimootnosheniya vozбудitelya chumy s blokhami gryzunov i zajceobraznykh v Tuvinskom prirodnom ochage chumy. Avtoref. dis. ... kand. med. nauk. Saratov, 14 s. (In Russian)]
- Воронова Г.А., Базанова Л.П. 2004. Значение блох (*Siphonaptera*) разных видов в поддержании эпизоотий чумы в сибирских природных очагах. Бюллетень ВСНЦ СО РАМН 2 (1): 58–65. [Voronova G.A., Bazanova L.P. 2004. Znachenie blokh (Siphonaptera) raznykh vidov v podderzhanii ehpozootij chumy v sibirskikh prirodnykh ochagakh. Byulleten' VSNC SO RAMN 2 (1): 58–65. (In Russian)]
- Голубинский Е.П., Жовтый И.Ф., Лемешева Л.Б. 1987. О чуме в Сибири. Иркутск, изд-во Иркутск. ун-та, 244 с. [Golubinskij E.P., Zhovtyj I.F., Lemesheva L.B. 1987. O chume v Sibiri. Irkutsk, izd-vo Irkutsk. un-ta, 244 s. (In Russian)]
- Гончаров А.И. 1981. Подразделение Leptopsyllidae Baker, 1905 и Ceratophyllidae Dampf, 1908 на подсемейства и трибы (Insecta, Siphonaptera). Паразитологический сборник 30: 85–96. [Goncharov A.I. Podrazdelenie Leptopsyllidae Baker, 1905 i Ceratophyllidae Dampf, 1908 na podsemeistva i triby (Insecta, Siphonaptera). Parazitologičeskij sbornik 30: 85–96. (In Russian)]
- Гончаров А.И. 1984. О таксономии блох – переносчиков чумы в полевых очагах. Современные аспекты профилактики зоонозных инфекций. Тезисы докладов к Всесоюзной научной конференции. Иркутск, 1: 66 – 67. [Goncharov A.I. O taksomii blokh – perenoschikov chumy v polevich'kh ochagakh. Sovremennye aspekty profilaktiki zoonoznykh infektzi. Tezisy dokladov k Vsesouznoi nauchnoi konferentsii. Irkutsk, 1: 66 – 67. (In Russian)]
- Гончаров А.И., Ромашева Т.П., Котти Б.И., Баваасан А., Жигмид С. 1989. Определитель блох Монгольской Народной Республики. Улан-Батор, 417 с. [Goncharov A.I., Romasheva T.P., Kotti B.I., Bavaasan A., Zhigmid S. 1989. Opredelitel' blokh Mongol'skoj Narodnoj Respubliki. Ulan-Bator, 417 s. (In Russian)]
- Гончаров А.И., Тохов Ю.М., Плотникова Е.П., Артюшина Ю.С. 2013. Список видов и подвидов блох, обнаруженных зараженными возбудителем чумы в естественных условиях. Ставрополь, РИО ИДНК, 34 с. [Goncharov A.I., Tohov Yu. M., Plotnikova E.P., Artyushina Yu.S. 2013. Spisok vidov i podvidov blokh, obnaruzhennykh zarazhennymi vozбудitelem chumy v estestvennykh usloviyakh. Stavropol', RIO IDNK, 34 s. (In Russian)]
- Жовтый И.Ф. 1969. Естественная зараженность кровососущих членистоногих возбудителем чумы в природных очагах этой инфекции в Сибири. Доклады Иркутского противочумного института 8: 253–258. [Zhovtyj I.F. 1969. Estestvennaya zarazhennost' krovososushchikh chlenistonogikh vozбудitelem chumy v prirodnykh ochagakh ehtoj infekcii v Sibiri. Doklady Irkutskogo protivochumnogo instituta 8: 253–258. (In Russian)]
- Ивченко Н.И., Климов В.Т., Бондаренко А.А., Елистратова Н.П., Лазарев Б.В., Феоктистов А.З. 1974. Сохранение возбудителя чумы в зимующих блохах в Горно-Алтайском природном очаге. Доклады Иркутского противочумного ин-та 10: 208–209. [Ivchenko N.I., Klimov V.T., Bondarenko A.A., Elistratova N.P., Lazarev B.V., Feoktistov A.Z. 1974. Sohraneniye vozбудitelya chumy v zimuyushchikh blokham v Gorno-Altaj'skom prirodnom ochage. Doklady Irkutskogo protivochumnogo in-ta 10: 208–209. (In Russian)]

- N.P., Lazarev B.V., Feoktistov A.Z. 1974. Sokhranenie vzbuditelya chумы v zimuyushchikh blokhakh v Gorno-Altajskom prirodnom ochage. Doklady Irkutskogo protivochumn. in-ta 10: 208–209. (In Russian)]
- Июф И.Г., Скалон О.И. 1954. Определитель блох Восточной Сибири, Дальнего Востока и прилегающих районов. М., Медгиз, 276 с. [Ioff I.G., Skalon O.I. 1954. Opredelitel' blokh Vostochnoj Sibiri, Dal'nego Vostoka i prilgayushchikh rajonov. M., Medgiz, 276 s. (In Russian)]
- Кадастр эпидемических и эпизоотических проявлений чумы на территории Российской Федерации и стран Ближнего Зарубежья (с 1876 по 2016 год). 2016. Саратов, Амирит, 248 с. [Kadastr ehpidemicheskikh i ehpizooticheskikh proyavlenij chумы na territorii Rossijskoj Federacii i stran Blizhnego Zarubeh'ya (s 1876 po 2016 god). 2016 Saraton, Amirit. 248 s. (In Russian)]
- Каримова Т.Ю., Неронов В.М. 2007. Природные очаги чумы Палеарктики. М., Наука, 199 с. [Karimova T.YU., Neronov V.M. 2007. Prirodnye ochagi chумы Palearktiki. M., Nauka, 199 s. (In Russian)]
- Котти Б.К., Жильцова М.В. 2019. Значение блох (Siphonaptera) в природных очагах чумы. Паразитология 53 (6): 504–514. [Kotti B.K., Zhilzova M.V. The signfcance of fleas (Siphonaptera) in the natural plague foci. Parazitologiya 53 (6): 504–514. (In Russan)]
- Лабунец Н.Ф., Осипова С.П., Дегтярева Л.В. 1987. Экспериментальное изучение активности блох *Frontopsylla caucasica* из высокогорного Дагестана как переносчиков чумы. Особо опасные инфекции на Кавказе. Ставрополь, 334–336. [Labunec N.F., Osipova S.P., Degtyareva L.V. 1987. Ehksperimental'noe izuchenie aktivnosti blokh *Frontopsylla caucasica* iz vysokogornogo Dagestana kak perenoschikov chумы. Osobo opasnye infekcii na Kavkaze. Stavropol', 334–336. (In Russian)]
- Медведев С.Г., Вержущий Д.Б. 2019. Разнообразие блох – переносчиков возбудителей чумы: паразит сусликов – блоха *Oropsylla silantiewi* (Wagner, 1898) (Siphonaptera, Ceratophyllidae). Паразитология 53 (4) : 267–282. [Medvedev S.G., Verzhutsky D.B. 2020. Diversity of Fleas, Vectors of Plague Pathogens: the Flea *Oropsylla silantiewi* (Wagner, 1898) (Siphonaptera, Ceratophyllidae). Entomological Review 100 (1) : 45–57.]
- Медведев С.Г., Вержущий Д.Б., Котти Б.К. 2020. Разнообразие переносчиков возбудителя чумы: полигостальные паразиты – блохи рода *Rhadinopsylla* Jordan et Rothschild, 1911 (Siphonaptera: Hystrichopsyllidae). Паразитология 54 (3): 205–231. [Medvedev S.G., Verzhutsky D.B., Kotti B.K. 2020. Diversity of Vectors of Plague Pathogens: Polyhostal Parasites, Fleas of the Genus *Rhadinopsylla* Jordan et Rothschild, 1911 (Siphonaptera, Hystrichopsyllidae). Entomological Review 100 (9) : 1218–1235. (In English)]
- Медведев С.Г., Вержущий Д.Б., Котти Б.К. 2021. Разнообразие переносчиков чумы: блохи рода *Neopsylla* Wagner, 1903 (Siphonaptera: Hystrichopsyllidae). Паразитология 55 (3) : 179–203. [Medvedev S.G., Verzhutsky D.B., Kotti B.K. 2021. Diversity of Plague Vectors: Fleas of the Genus *Neopsylla* Wagner, 1903 (Siphonaptera, Hystrichopsyllidae) Entomological Review 101 (5): 1–15.]
- Медведев С.Г., Котти Б.К. 1992. Классификация сем. Leptopsyllidae (Siphonaptera) / С.Г. Медведев, Б.К. Котти. Паразитология 26(3): 483 – 496. [Medvedev S.G., Kotti B.K. Classification of the family Leptopsyllidae (Siphonaptera) Parazitologiya 26 (3): 483–496 (In Russian)]
- Медведев С.Г., Котти Б.К., Вержущий Д.Б. 2019. Разнообразие блох (Siphonaptera) – переносчиков возбудителей чумы: паразит сусликов – блоха *Citellophilus tesquorum* (Wagner, 1898). Паразитология 53 (3) : 179–197. [Medvedev S.G., Kotti B.K., Verzhutsky D.B. 2019. Diversity of Fleas (Siphonaptera), Vectors of Plague Pathogens: the Flea *Citellophilus tesquorum* (Wagner, 1898), a Parasite of Ground Squirrels of the Genus *Spermophilus*. Entomological Review 99 (5) : 565–579. (In English)]
- Микулин М.А., Загнибородова Е.Н., Зайцева В.И., Бахаева А.В. 1960. Зараженность блох песчанок чумой во время эпизоотии в 1953–1955 гг. в Западной Туркмении. Вопросы природной очаговости и эпизоотологии чумы в Туркмении. Ашхабад, 22–49. [Mikulin M.A., Zagniborodova E.N., Zajceva V.I., Bakhaeva A.V. 1960. Zarazhennost' blokh peschanok chумoj vo vremya ehpizootii v 1953–1955 gg. v Zapadnoj Turkmenii. Voprosy prirodnoj ochagovosti i ehpizootologii chумы v Turkmenii. Ashkhabad, 22–49. (In Russian)]
- Наумов Н.П., Лобачев В.С., Дмитриев П.П., Смирин В.М. 1972. Природный очаг чумы в Приаральских Каракумах. М., МГУ. 406 с. [Naumov N.P., Lobachev V.S., Dmitriev P.P., Smirin V.M. 1972. Prirodnyj ochag chумы v Priaral'skikh Karakumakh. M., MGU. 406 s. (In Russian)]
- Никитин А.Я., Марамонович А.С., Базанова Л.П., Окунев Л.П., Косилко С.А., Иннокентьева Т.И., Воронова Г.А. 2009. Эпизоотологическая характеристика природных очагов чумы Китая (обзор литературы). Медицинская паразитология и паразитарные болезни 1 : 51–58. [Nikitin A.YA., Maramovich A.S., Bazanova L.P., Okunev L.P., Kosilko S.A., Innokent'eva T.I., Voronova G.A. 2009. Ehpizootologicheskaya kharakteristika prirodnykh ochagov chумы Kitaya (obzor literatury). Medicinskaya parazitologiya i parazitarnye bolezni 1 : 51–58. (In Russian)]

- Природные очаги чумы Кавказа, Прикаспия, Средней Азии и Сибири. 2004. Под ред. Г.Г. Онищенко, В.В. Кутырева. М., Медицина, 192 с. [Prirodnye ochagi chumy Kavkaza, Prikaspiya, Srednej Azii i Sibiri. 2004. Pod red. G.G. Onishchenko, V.V. Kutyreva. M., Medicina, 192 s. (In Russian)]
- Слудский А.А., Дерлядко К.И., Головки Э.Н., Агеев В.С. 2003. Гиссарский природный очаг чумы. Саратов, Саратовский ун-т, 248 с. [Sludskij A.A., Derlyadko K.I., Golovko E.N., Ageev V.S. 2003. Gissarskij prirodnyj ochag chumy. Saratov, Saratovskij un-t, 248 s. (In Russian)]
- Феоктистов А.З., Даниленко А.Ф., Юзвик Л.Н., Шведко Л.П. 1974. Эффективность массовых видов блох Забайкалья как переносчиков чумы. Доклады Иркутского противочумн. ин-та 10 : 206–208. [Feoktistov A.Z., Danilenko A.F., Yuzvik L.N., Shvedko L.P. 1974. Ehffektivnost' massovykh vidov blokh Zabajkal'ya kak perenoschikov chumy. Doklady Irkutskogo protivochumn. in-ta 10 : 206–208. (In Russian)]
- Шевченко В.Л., Гражданов А.К., Жаринова Л.К., Андреева Т.А. 1976. О способности птичьих блох *Frontopsylla frontalis alatau* Fed., 1946 заражать грызунов чумой. Медицинская паразитология и паразитарные болезни 1 : 49–52. [Shevchenko V.L., Grazhdanov A.K., Zharinova L.K., Andreeva T.A. 1976. O sposobnosti ptich'ikh blokh *Frontopsylla frontalis alatau* Fed., 1946 zarazhat' gryzunov chumoj. Meditsinskaya parazitologiya i parazitarnye bolezni 1 : 49–52. (In Russian)]
- Якуба В.Н., Маевский М.П., Лазарева Л.А., Климов В.Т., Машковский И.К., Иннокентьева Т.И., Бондаренко А.А. 1978. Эпизоотологическое значение блох *Frontopsylla hetera* в Горно-Алтайском природном очаге чумы (Siphonaptera). Паразитология 12 (1) : 27–30. [Yakuba V.N., Maevskij M.P., Lazareva L.A., Klimov V.T., Mashkovskij I.K., Innokent'eva T.I., Bondarenko A.A. 1978. Ehpizootologicheskoe znachenie blokh *Frontopsylla hetera* v Gorno-Altajskom prirodnom ochage chumy (Siphonaptera). Parazitologiya 12 (1) : 27–30. (In Russian)]
- Bolormaa G., Undraa B., Baigalmaа M., Otgonbaatar D. 2010. Plague in Mongolia. Vector-Borne and Zoonotic Diseases 10 (1) : 69–75.
- Dubyanskiy V.M., Yeszhanov A.B. 2016. Ecology of *Yersinia pestis* and the Epidemiology of Plague. In: *Yersinia pestis: Retrospective and Perspective*. Ed. Ruifu Yang, Andrey Anisimov. Advances in Experimental Medicine and Biology 918 : 101–170.
- Hopkins G.H.E., Rothschild M. 1971. Genus *Frontopsylla*. An Illustrated Catalogue of the Rothschild Collection of Fleas (Siphonaptera) in the British Museum. Vol. 5. Leptopsyllidae and Ancistropsyllidae. London, 308–378.
- Lewis R. E. 1974. Notes on the geographical distribution and host preferences in the order Siphonaptera. Part 5. Ancistropsyllidae, Chimaeropsyllidae, Ischnopsyllidae, Leptopsyllidae and Macropsyllidae. J. Med. Entomol. 11 (5) : 525–540.
- Li B.-R., Shi G., Liu J. 2013. Analysis of current situation of plague vectors in *Meriones unguiculatus* plague foci on Inner Mongolian Plateau. Chinese Journal of Vector Biology and Control 24 (3) : 249–250 (in Chinese).
- The Atlas of Plague and Its Environment in the People's Republic of China. 2000. Beijing, Science Press, 221 pp.
- Zhu Q., Hastriter M.W., Whiting M.F., Dittmar K. 2015. Molecular phylogenetics and evolution. Molecular Phylogenetics and Evolution 90: 129–139.

DIVERSITY OF PLAGUE VECTORS:
FLEAS OF THE GENUS *FRONTOPSYLLA* WAGNER ET IOFF, 1926
(SIPHONAPTERA, LEPTOPSYLLIDAE)

S. G. Medvedev, D. B. Verzhutsky, B. K. Kotti

Keywords: fleas, Siphonaptera, species vectors of plague pathogen, taxonomic diversity, *Frontopsylla*

SUMMARY

Taxonomic diversity and peculiarities of distribution and host-parasite relations of fleas of the Palearctic genus *Frontopsylla* (Leptopsyllidae, Paradoxopsyllinae) are analyzed in the present review. The role of separate representatives of this genus as pathogen vectors and reservoirs in natural plague foci of Eurasia is observed. It is demonstrated that 11 out of 36 flea species of the genus *Frontopsylla* are marked as main, secondary, or occasional vectors of this infection.