

УДК 576.895.775:574.9/579.842.23

**БЛОХИ РОДА *PARADOXOPSYLLUS* MIYAJIMA ET KODZUMI, 1909
(SIPHONAPTERA, LEPTOPSYLLIDAE) И ИХ РОЛЬ
В ПРИРОДНЫХ ОЧАГАХ ЧУМЫ**

© 2022 г. С. Г. Медведев^{а,*}, Д. Б. Вержуцкий^{б,**}, Б. К. Котти^{с, d,***}

^а Зоологический институт РАН,

Университетская наб., 1, Санкт-Петербург, 199034 Россия

^б Иркутский научно-исследовательский противочумный институт Роспотребнадзора,

ул. Трилисера, 78, Иркутск, 664047 Россия

^с Северо-Кавказский федеральный университет,

ул. Пушкина, 1, Ставрополь, 355009 Россия

^d Ставропольский противочумный институт Роспотребнадзора,

ул. Советская, 13, Ставрополь, 355035 Россия

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

**e-mail: verzh58@rambler.ru

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

Поступила в редакцию 10.05.2022 г.

После доработки 19.05.2022 г.

Принята к публикации 20.05.2022 г.

В обзоре проанализированы таксономическое разнообразие, особенности распространения и паразито-хозяйственных связей видов блох палеарктического рода *Paradoxopsyllus* (Leptopsyllidae, Paradoxopsyllinae). Рассмотрена роль отдельных представителей этого рода как переносчиков и хранителей возбудителя в природных очагах чумы Евразии. Показано, что 9 из 45 видов блох рода *Paradoxopsyllus* отмечены как основные, второстепенные или случайные переносчики этой инфекции.

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

DOI: 10.31857/S003118472203005X, **EDN:** FFXFIA

Данная статья является очередной в серии публикаций, посвященных анализу особенностей распространения и паразито-хозяйственных связей видов блох – активных переносчиков возбудителя чумы. В предыдущих работах (Котти, Жильцова, 2019; Медведев и др., 2019, 2020, 2021; Медведев, Вержуцкий, 2019; Вержуцкий и др.,

2021) рассмотрены видовой состав, распространение, биоценотические связи и эпизоотологическое значение представителей родов *Citellophilus*, *Oropsylla*, *Rhadinopsylla*, *Neopsylla* и *Frontopsylla*. Целью настоящей работы является обобщение данных по блохам рода *Paradoxopsyllus*, некоторые представители которого также известны как переносчики чумной инфекции. Как и ранее, в качестве основных задач поставлена оценка особенностей распространения, паразито-хозяйственных связей видов данного рода в целом и их отношения к чумной инфекции.

Блохи рода *PARADOXOPSYLLUS*: таксономический состав и морфологические особенности

По числу видов род *Paradoxopsyllus* – один из крупнейших в фауне блох Евразии. Он насчитывает 45 видов и два подвида, распространенных преимущественно в Центральной и Средней Азии. Род *Paradoxopsyllus* был выделен в 1909 г. За последующие 70 лет авторами из различных стран было описано его 29 видов, при этом восемь из них – Льюисом в 1974 г. из Непала (Lewis, 1974). Позднее, с 1978 по 2006 г., исследователями из КНР было описано еще 18 новых для науки видов рода *Paradoxopsyllus*.

Род *Paradoxopsyllus* принадлежит к подсем. Paradoxopsyllinae – одному из трех подсемейств сем. Leptopsyllidae, а также крупнейшей трибе этого семейства – Paradoxopsyllini, насчитывающей 125 видов. Как отмечалось ранее, особенностью распространения сем. Leptopsyllidae является то, что большая часть его представителей – 205 видов из 26 родов (87% от их общего числа) – обитает в Палеарктике. Еще 17 видов из семи родов сем. Leptopsyllidae обитает в Неарктике и по 10 видов трех–четырех родов – в Афротропической и Индо-Малайской областях (Медведев, Котти, 1992). При этом виды триб Paradoxopsyllini и Amphipsyllini приурочены в основном к центральной и восточной, а виды трибы Leptopsyllini – к западной и центральной частям Палеарктики. Эволюция триб Paradoxopsyllini и Amphipsyllini была обусловлена паразитированием преимущественно на хомяковых (Cricetidae). В трибе Paradoxopsyllini отчетливо выступает связь ее видов с горными ландшафтами. Часть видов трибы приурочена к равнинным степям, полупустыням и пустыням. Среди ее представителей почти нет обитателей лесных биотопов.

Видам сем. Leptopsyllidae присущи 14 типов ареалов, среди которых азиатские (несибирские) ареалы имеют 146 видов из 20 родов, т. е. составляет почти 70% от общего числа видов этого таксона. При этом большая часть видов с этим типом ареала относится к роду *Paradoxopsyllus* (34 видов) и у близкого к нему рода *Frontopsylla* (25 видов), а также рода *Amphipsylla* (23 вида).

Роды *Paradoxopsyllus* и *Frontopsylla* в целом характеризуются Европейско-Азиатским распространением, или Европейско-Сибирско-Турано-Ирано-Центрально-Восточноазиатским типом ареала. Блохи обоих родов паразитируют на сусликах, хомя-

ковых, полевоочьих и мышинных, а также пищухах. Однако у блох рода *Paradoxopsyllus* круг хозяев несколько уже, чем у блох рода *Frontopsylla*. Так, шесть видов подрода *Orfrontia* паразитируют на воробьиных птицах в Евразии. В целом же представители рода *Paradoxopsyllus* более приурочены к горным ландшафтам.

Количество видов рода *Paradoxopsyllus* убывает по направлению с востока на запад Палеарктики. Так, в Восточноазиатской подобласти известен 21 вид, в Центральноазиатской – 14. В фауне Европейской, Сибирской, Туранской и Иранской провинций род *Paradoxopsyllus* известен по двум видам в каждой из них. Наибольшее количество видов рода *Paradoxopsyllus* – 10 – отмечено в Гималаях; шесть – в горах Восточного Китая, по пять – в Тибете, Средней Азии, Южной Сибири, на равнинах Центральной Азии, три вида – в Передней Азии, по два вида – на Кавказе и Дальнем Востоке (табл. 1). Сибирско-восточноазиатские связи обуславливаются распространением паразитов пищух и полевок рода *Alticola* – блохами *Paradoxopsyllus scorodumovi* и *P. integer*. Общими для фауны Центральноазиатской и Туранской провинции являются *Paradoxopsyllus hesperius*, паразитирующий на полевках родов *Alticola*, *Chionomys*, *Microtus* и *Pitymys*, а также *Paradoxopsyllus repandus* и *P. teretifrons* – паразиты песчанок.

По типам ареалов виды рода *Paradoxopsyllus* группируются следующим образом. Наиболее протяженный ареал кавказско-центральноазиатский (дизъюнктивный) присущ *P. hesperius*. Остальные ареалы видов рода *Paradoxopsyllus* более локальные. Так, гималайско-тибетские ареалы присущи 12 видам, южносибирские ареалы – пяти видам, средне- и центральноазиатско-равнинные ареалы – трем видам, переднеазиатский ареал – трем видам. По одному виду представлены блохи с кавказским, среднеазиатским горным и дальневосточным ареалами.

В фауне России и сопредельных стран встречаются 12 видов рода *Paradoxopsyllus*. Границами территории России ограничен ареал только у *Paradoxopsyllus scalonae*. Кавказско-центральноазиатский (дизъюнктивный) ареал имеет *P. hesperius* Ioff, 1946, переднеазиатский – *P. microphthalmus* Ioff, 1946, кавказский – *P. gussevi* Mirsoyeva, 1954, турано-центральноазиатский – *P. teretifrons* (Rothschild., 1913), *P. repandus* (Rothschild., 1913) и *P. conveniens* Wagn., 1930, центральноазиатско-тибетский – *P. naryni* Wagner., 1928, дальневосточный – *P. curvispinus* Miyajima et Koidzumi, 1909, южносибирский – *P. integer* Ioff, 1946, *P. scalonae* Violovich, 1964, *P. scorodumovi* Scalon, 1935 и *P. dashidorzhii* Scalon, 1953. Некоторые виды, например, *Paradoxopsyllus gussevi*, являются эндемиками горных областей и, в частности, Кавказа.

По нашим данным, виды и подвиды рода *Paradoxopsyllus* в общей сложности отмечались на 82 видах 34 родов 12 семейств пяти отрядов млекопитающих и двух отрядов птиц. Среди грызунов хозяевами блох рода *Paradoxopsyllus* указываются около 34 видов из 12 родов хомяковых (*Cricetidae*), восьми видов из пяти родов мышинных

(Muridae), девяти видов из четырех родов беличьих (Sciuridae) и трех видов из трех родов тушканчиковых (Dipodidae). Хозяевами блох рода *Paradoxopsyllus* из других отрядов являются зайцеобразные (Lagomorpha): девять видов пищух рода *Ochotona* (Ochotonidae) и заяц-толай (*Lepus tolai* (Pallas, 1778)) (Leporidae).

Таблица 1. Центры видового разнообразия рода *Paradoxopsyllus*

Table 1. Centers of species diversity of the genus *Paradoxopsyllus*

№	Центр	Виды
1	Гималайский	<i>P. acanthus</i> Lewis, 1974; <i>P. custodis</i> Jordan, 1932; <i>P. dictosus</i> Smit, 1975; <i>P. digitatus</i> Lewis, 1974; <i>P. diversus</i> Liu Chiying, Chen Jiaxian et Liu Quan, 1986; <i>P. hollandi</i> Lewis, 1974; <i>P. magnificus</i> Lewis, 1974; <i>P. mustangensis</i> Lewis, 1974; <i>P. oribatus</i> Lewis, 1974; <i>P. paraphaeopis</i> Lewis, 1974
2	Восточнокитайский горный	<i>P. calceiformis</i> Zhang Jintong et Liu Chiying, 1985; <i>P. custodis</i> Jordan, 1932; <i>P. latus</i> Chen Ningyu, Wei Shufen et Liu Quan, 1982; <i>P. longiprojectus</i> Hsieh Paochi, Yang Xueshi et Li Kueichen, 1978; <i>P. paucichaetus</i> Yu Xin, Wu Houyong et Liu Chiying, 1966; <i>P. phaeopis</i> (Jordan et Rothschild, 1911)
3	Южносибирский горный	<i>P. dashidorzhii</i> Scalon, 1953; <i>P. integer</i> Ioff, 1946; <i>P. scalonae</i> Violovich, 1964; <i>P. scorodumovi</i> Scalon, 1935; <i>P. hesperius</i> Ioff, 1946
4	Среднеазиатский	<i>P. naryni</i> Wagner, 1928; <i>P. repandus</i> (Rothschild, 1913); <i>P. teretifrons</i> (Rothschild, 1913); <i>P. conveniens</i> Wagner, 1930; <i>P. hesperius</i> Ioff, 1946
5	Дальневосточный	<i>P. curvispinus</i> Miyajima et Koidzumi, 1909; <i>P. rhombomysus</i> Li Kueichen, Huang Guiping et Sun Qing, 1987
6	Кавказский	<i>P. faghihei</i> Farhang-Azad, 1972; <i>P. gussevi</i> Mirzoyeva, 1954; <i>P. hesperius</i> Ioff, 1946; <i>P. microphthalmus</i> Ioff, 1946
7	Переднеазиатский	<i>P. faghihei</i> Farhang-Azad, 1972; <i>P. microphthalmus</i> Ioff, 1946; <i>Paradoxopsyllus grenieri</i> Klein, 1963
8	Центральноазиатский равнинный	<i>P. conveniens</i> Wagner, 1930; <i>P. hesperius</i> Ioff, 1946; <i>P. stenotus</i> Liu Chiying, Cai Liyun et Wu Wenzhen, 1986; <i>P. repandus</i> (Rothschild, 1913)
9	Тибетский	<i>P. aculeolatus</i> Ge Long et Ma Liming, 1988; <i>P. custodis</i> Jordan, 1932; <i>P. intermedius</i> Guo Tian-yu, Liu Quan et Wu Hou-yong, 1994; <i>P. jinshajiangensis</i> Hsieh Paochi, Yang Xueshi et Li Kueichen, 1978; <i>P. spinosus</i> Lewis, 1974

Среди грызунов в качестве хозяев указывались представители родов *Alticola* (пять видов), *Cricetalus* (7), *Meriones* (7) и *Microtus* (3), среди мышиных – *Apodemus* (4), *Rattus* (6), беличьих – *Spermophilus* (4). В качестве случайных хозяев отмечались на нескольких видах птиц, ведущих наземный образ жизни и, в частности, на каменке-плясунье (*Oenanthe isabellina* (Temminck, 1829)). Имеется находки *P. gussevi* с сизого голубя (*Columba livia* (Gmelin, 1789)) (Columbidae). Из хищных зверей блохи рода *Paradoxopsyllus* снимались только с солонгоя (*Mustela altaica* (Pallas, 1811)). Специфическим паразитом песчанок являются блохи *Paradoxopsyllus repandus* и *P. teretifrons*.

Анализ распределения видов блох по видам хозяев показывал, что представители рода *Paradoxopsyllus* паразитируют во всех зоогеографических провинциях и подобластях Палеарктики на хомяковых, а в Восточно- и Центральноазиатской подобластях еще и на мышиных. Пищухи известны как хозяева блох этого рода в Европейско-Сибирской, Центрально- и Восточноазиатской подобластях (табл. 2).

Согласно данным молекулярно-генетического анализа, подсемейства *Paradoxopsyllinae* и *Leptopsyllinae* являются парафилетическими (Zhu et al., 2015). В связи с этим следует отметить, что представители различных подсемейств и триб сем. *Leptopsyllidae* значительно отличаются друг от друга не только морфологическими признаками, но и частотой питания и яйцекладки, а также приуроченностью 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*. Имеющиеся данные свидетельствуют о том, что по степени приуроченности к телу хозяина к «блохам шерсти» должны быть отнесены виды родов *Leptopsylla* и *Peromyscopsylla* (*Leptopsyllini*). Виды рода *Paradoxopsyllus* занимают промежуточное положение между группами «блохи шерсти» и «блохи гнезда» (Котти, Жильцова, 2019).

Имеются данные о годовых циклах ряда видов рода *Paradoxopsyllus*. Так, у блох *P. hesperius* имаго присутствуют в природе и размножаются круглогодично. У *P. scorodumovi* и *P. dashidorzhii* жизненный цикл имаго протекает преимущественно осенью, у *P. naruni* существование имаго и размножение происходит в холодный период года.

Виды рода *Paradoxopsyllus* – переносчики возбудителя чумы

Ралль (1958) упоминает о двух видах рода *Paradoxopsyllus*, обнаруженных зараженными чумой в естественных условиях. Это паразит крыс – блоха *P. curvispinus*, как один из основных переносчиков чумы в Юго-Восточной Азии, и блоха песчанок *P. teretifrons* в Прибалхашье.

В сводке по природным очагам чумы Палеарктики (Каримова, Неронов, 2007) приводятся сведения о найденных инфицированных чумой в природе в Евразии шести видах этого рода: *P. dashidorzhii*, *P. integer*, *P. kalabukhovi*, *P. repandus*, *P. scorodumovi*

Таблица 2. Количество видов млекопитающих и птиц – хозяев блох рода *Paradoxorhynchus* в различных зоогеографических подобластях и провинциях Палеарктической области

Table 2. The number of mammal and bird species, hosts of fleas of the genus *Paradoxorhynchus* in different zoogeographical subregions and provinces of the Palearctic Region

Роды	Подобласти и провинции						Всего
	Европейско-Сибирская		Турано-Иранская		Центрально-Азиатская	Восточно-Азиатская	
	Европейская	Сибирская	Туранская	Иранская			
Класс Aves – Птицы							
Отр. COLUMBIFORMES – Голубообразные							
<i>Columba</i> – Голуби		1					1
Сем. Columbidae – Голубиные							
Отр. PASSERIFORMES – Воробьиные							
<i>Oenanthe</i> – Каменки					2		2
Сем. Turdidae – Дроздовые							
Класс Mammalia – Млекопитающие							
Отр. LAGOMORPHA – Зайцеобразные							
<i>Lepus</i> – Зайцы		1					1
Сем. Leporidae – Зайцевые							
<i>Ochotona</i> – Пищухи		2			6	5	8
Сем. Ochotoniidae – Пищуховые							
Отр. RODENTIA – Грызуны							
Сем. Dipodidae – Тушканчиковые							
<i>Alactagulus</i> – Тарбаганчики							1
<i>Allactaga</i> – Земляные зайцы		1					1
<i>Dipus</i> – Мохноногий тушканчик							1

и *P. teretifrons*. Опубликованный позднее список видов и подвидов блох, обнаруженных зараженными возбудителем чумы в естественных условиях (Гончаров и др., 2013), включает следующие семь видов: *P. curvispinus*, *P. custodis*, *P. dashidorzhii*, *P. hisperius kalabukhovi*, *P. repandus*, *P. scorodumovi* и *P. teretifrons*.

В другой работе (Dubianskiy, Yeszhanov, 2016), касающейся экологии возбудителя чумы (*Yersinia pestis*), приводятся сведения о восьми видах блох из рода *Paradoxopsyllus*, найденных инфицированными чумным микробом в природе: *P. curvispinus*, *P. custodis*, *P. dashidorzhii*, *P. hisperius kalabukhovi*, *P. integer*, *P. repandus*, *P. scorodumovi* и *P. teretifrons*.

К сожалению, в вышеперечисленных публикациях в большинстве случаев почти нигде не даются ссылки на конкретные первоисточники данных, а сведения о местах находок инфицированных блох рода *Paradoxopsyllus* приведены в обобщенном виде на уровне макрорегионов (например, «Евразия»). Ниже, насколько это оказалось возможным, представлены сведения с обозначением названий очагов чумы и регионов, в которых обнаружены инфицированные возбудителем виды рода *Paradoxopsyllus*.

Paradoxopsyllus conveniens Wagner, 1930

(= *P. socrati* Kunitskaya et Kunitsky, 1978)

Восточнопалеарктический, Центральноазиатский, Азиатский (несибирский) тип ареал. Ареал: Казахстан, Западная часть провинции Внутренняя Монголия (Китай, Алашанский округ); Гобийский и юго-восточная часть Монгольского Алтая (Монголия) (Hopkins, Rothschild, 1971; Гончаров и др., 1989).

Хозяева: блохи этого вида были обнаружены на хомяковых: гоби-алтайской полевке, обыкновенной (*Ellobius talpinus* (Pallas, 1770)) и восточной (*E. tancrei* Blasius, 1884) слепушонках.

В пределах Гоби-Алтайского аймака Монголии это широко распространенный и массовый эктопаразит, встречающийся на многих видах прокормителей. Так, при проведении эпизоотологического обследования на данной территории, из 276 блох рода *Paradoxopsyllus* 39 особей принадлежали к *P. scorodumovi*, 79 – к *P. dashidorzhii*, а 239 – к *P. conveniens* (Гунд, 1980).

Инфицированность возбудителем чумы: данные отсутствуют. В доступных источниках данный вид в качестве инфицированного чумой не упоминается.

Paradoxopsyllus curvispinus Miyajima et Koidzumi, 1909

Восточнопалеарктический тип ареала. Ареал: юг Дальнего Востока (Курильские и Японские о-ва), Корейский п-ов, Северо-Восточный и Восточный Китай (провинция Шэньси и Маньчжурия).

Хозяева: обнаружен на восьми видах пяти родов из трех семейств грызунов, среди которых преобладают крысы рода *Rattus* (Muridae). В частности, в качестве хозяев указывались китайская (*Niviventer confucianus* (Milne-Edwards, 1871)), белобрюхая

(*N. niviventer* Hodgson, 1836), малая рисовая (*Rattus losea* (Swinhoe, 1871)), серая (*R. norvegicus* (Berkentheut, 1769)) и черная (*R. rattus* (L., 1758)) крысы. Кроме того, блохи этого вида собирались с хомяковых – большого длиннохвостого хомяка (*Cricetulus triton* (de Winton, 1899)) и полуденной песчанки (*Meriones meridianus* (Pallas, 1773)), а также белых – азиатского бурундука (*Tamias sibiricus* (Laxmann, 1769)).

Инфицированность возбудителем чумы: блохи *Paradoxopsyllus curvispinus*, вероятно, были многочисленны на крысах и мышах в Японии во время эпидемий чумы в начале XX столетия (Jordan, 1948). Ралль (1958, с. 166) рассматривает этот вид в качестве одного из основных переносчиков чумы в Юго-Восточной Азии. В сводке Гончарова и др. (2013) есть указания о находках инфицированных блох *P. curvispinus* в Японии. Учитывая, что в Японии отсутствуют природные очаги чумы, данный эпизод, по всей видимости, имел место при случайном заражении блох *P. curvispinus* от портовых крыс во время эпидемических проявлений первой четверти XX века.

Paradoxopsyllus custodis Jordan, 1932

Восточнопалеарктический, Восточноазиатский или Азиатский (несибирский) тип ареала. Ареал: Центральный Китай (провинция Сычуань).

Хозяева: блохи этого вида были обнаружены на широком круге хозяев, включающем 17 видов 12 родов шести семейств из четырех отрядов млекопитающих. Среди хозяев указывались: мышинные – полевая мышь (*Apodemus agrarius* (Pallas, 1771)), китайская, каштановая (*Niviventer fulvescens* (Gray, 1847)), гималайская (*Rattus nitidus* (Hodgson, 1845)) и серая (*R. norvegicus* (Berkentheut, 1769)) крысы; хомяковые – тибетский хомячок (*Cricetulus kamensis* (Satunin, 1903)), полевка Андерсона (*Phaulomys andersoni* (Thomas, 1905)) и юго-западная китайская полевка (*Eothenomys custos* (Thomas, 1912)); белычи – бурундуки Давида (*Sciurotamias davidianus* (Milne-Edwards, 1867)) и Форреста (*S. forresti* (Thomas, 1922)). Блохи этого вида были собраны с зайцеобразных – черногубой (*Ochotona curzoniae* (Hodgson, 1858)) и большеухой (*Ochotona macrotis* (Gunther, 1875)) пищухи, тупай – обыкновенной тупаи (*Tupaia glis* (Diard, 1820)) (Tupaiaidae), а также насекомоядных – кротовой белозубки (*Anourosorex squamipes* Milne-Edwards, 1872) (Soricidae).

Инфицированность возбудителем чумы: данный вид обнаружен инфицированным чумой в Юньнаньском природном очаге чумы, где основным носителем возбудителя является крыса Танезуми (*Rattus tanezumi* (Temminck, 1845) = *Rattus flavipectus* (Milne-Edwards, 1871)), а основным переносчиком – блоха *Xenopsylla cheopis* (Roths., 1903) (Liu et al., 1986; The Atlas ..., 2000; Гончаров и др., 2013).

Paradoxopsyllus dashidorzhii Scalon, 1953

Центральнопалеарктический, Центральноазиатский или Азиатский (несибирский) тип ареала. Ареал: Алтай, Монгольский и Гобийский Алтай, Южная Тува, Котловина Больших озер и Хангайско-Хэнтэйский горный район (Гончаров и др., 1989).

Хозяева: на широком круге хозяев, включающем 20 видов 11 родов пяти семейств из трех отрядов млекопитающих. В качестве основных хозяев указывались даурская (*Ochotona daurica* (Pallas, 1776)) и монгольская (*O. pallasi* (Gray, 1867)) пищухи. Кроме того, блохи этого вида отмечались на большом количестве видов хомяковых, среди которых отмечались скальные полевки рода *Alticola* – высокогорная (*A. argentatus* (Severtzov, 1879)), гоби-алтайская (*A. barakshin* Bannikov, 1947), гималайская (*A. roylei* (Gray, 1842)) и плоскочерепающая (*A. strelzowi* Kastschenko, 1899) полевки. Блохи *P. dashidorzhii* известны с хомячка Эверсмана (*Allocricetulus evermanni* (Brandt, 1859)), а также с двух видов серых хомячков рода *Cricetulus* – длиннохвостого (*C. longicaudatus* (Milne-Edwards, 1867)) и серого (*C. migratorius* (Pallas, 1773)) хомячков. Кроме того, блохи этого вида отмечены на желтой пеструшке (*Eolagurus luteus* (Eversmann, 1840)), полуденной песчанке (*Meriones unguiculatus* (Milne-Edwards, 1867)), узкочерепающей полевке (*Microtus gregalis* (Pallas, 1779)) и джунгарском хомячке (*Phodopus sungorus* (Pallas, 1773)). Среди беличьих хозяевами блох этого вида указывались байбак, или обыкновенный сурок (*Marmota bobak* (Muller, 1776)), даурский, или забайкальский (*Spermophilus dauricus* (Brandt, 1843)) сурок, краснощекий (*S. erythrogenys* (Brandt, 1843)) и длиннохвостый (*S. undulatus* (Pallas, 1778)) суслики. Кроме того, блохи этого вида известны по сборам с тушканчика-прыгуна (*Allactaga sibirica* (Forster, 1778)) (Dipodidae) и солонгоя.

В Западном Хангае (Монголия) *Paradoxopsyllus dashidorzhii* паразитирует, преимущественно, на даурской пищухе (Лабунец, 1967). На территории Горного Алтая данный вид встречается с августа по октябрь, главным образом, на монгольской пищухе, изредка – на длиннохвостом суслике и плоскочерепающей полевке. Откладка яиц отмечается с середины августа до сентября, наибольшая интенсивность размножения приходится на конец августа, когда в размножении принимает участие более половины всех самок. В конце октября численность резко падает (Балахонов и др., 2014).

Инфицированность возбудителем чумы: Россия – Алтайский высокогорный очаг, Монголия (Pollitzer, Meyer, 1961; Баваасан, 1974; Bolormaa et al., 2010; Гончаров и др., 2013). На территории Горного Алтая в октябре 1972 г. из блох *P. dashidorzhii*, собранных с монгольской пищухи, врачом В.Т. Климовым выделено четыре культуры возбудителя чумы (Елистратова и др., 1974). Всего, с 1961 по 2012 г. в данном очаге от блох этого вида получено 18 изолятов чумного микроба, причем 17 из них выделены на территории Тархатинского участка (мезоочага) (Балахонов и др., 2014).

В Монголии также отмечена естественная зараженность *P. dashidorzhii* возбудителем чумы блох, которые были сняты с монгольской пищухи (Bolormaa et al., 2010). Так, на Северо-Западе Монголии в Завханском аймаке от блох *P. dashidorzhii*, собранных из гнезда монгольской пищухи, была изолирована культура возбудителя

чумы (Жовтый, Емельянова, 1958). В Бухэн-Ульском природном очаге *P. dashidorzhii* является основным переносчиком чумы, определяя активное развитие эпизоотий в период максимальной численности в августе–сентябре (Вержущкий, Адъясурэн, 2019). Впервые энзоотичность данной территории с изоляцией 38 штаммов чумного микроба из поселений монгольской пищухи была установлена еще в 1979 г. Из 24 культур чумного микроба 18 штаммов были выделены от блох *P. dashidorzhii* (Сотникова и др., 1980). В Западной Монголии на территории Баян-Ульгийского аймака (Цаган-Нур сомон) от блох этого же вида также изолировались культуры возбудителя чумы (Баваасан, 1974).

В трех опытах по изучению взаимоотношений возбудителя чумы использовано 472 особи *P. dashidorzhii* (Базанова, Вержущкий, 2009). В одном из опытов (сентябрь–октябрь) блох заражали и периодически кормили на белых мышах. Частота блокообразования составила 16%. Особи с блоком преджелудка встречались с четвертых по 15-е сут после инфицирования имаго, наибольшее их количество (73%) отмечено на 5–8-е сут. Блокированные блохи (при подкормках от одной до девяти особей) не осуществили передачу инфекции ни белым мышам, ни монгольским пищухам, ни длиннохвостым сусликам. При групповых подкормках передача возбудителя белой мыши отмечена в одном случае (5.9%) через сутки после инфицирования насекомых (Якуба и др., 1974).

В двух опытах (август–сентябрь) блох заражали и подкармливали на монгольских пищухах. Для инфицирования использовали чумной микроб основного и алтайского подвидов. В первом случае зарегистрировано 0.9%, во втором – 1.8% блокированных особей (Базанова, Климов, 1990).

Paradoxopsyllus grenieri Wagner, 1930

Ареал: Ближний Восток – Иран (Hopkins et Rothschild, 1971). Паразитирует на песчанках – персидской (*Meriones persicus* (Blanford, 1875)) и Виноградова (*M. vinogradovi* Neptner, 1931) (Maleki-Ravasan et al., 2017).

Инфицированность возбудителем чумы в природе: не установлена.

Paradoxopsyllus gussevi Mirsoyeva, 1954

Западнопалеарктический, Европейско-Туранский или Европейско-Азиатский (несибирский) тип ареала. Ареал: горы и предгорья восточной части Большого Кавказа (горный Дагестан, Грузия и Азербайджан) (Тифлов и др., 1977).

Хозяева: *P. gussevi* был описан по сборам блох из гнезда сизого голубя, однако позднее был обнаружен на сером хомячке, ливийской (*Meriones libycus* (Lichtenstein, 1823)) и краснохвостой (*Meriones erythrouros* (Gray, 1842)) песчанках. В Закавказском равнинно-предгорном очаге чумы блохи *P. gussevi* собраны с краснохвостой песчанки.

Инфицированность возбудителем чумы: не установлена.

Paradoxopsyllus hesperius Ioff, 1946

Западнопалеарктический, Европейско-Туранский, или Европейско-Азиатский сибирский тип ареала. Ареал: горы Кавказа, Средней Азии и Южной Сибири.

Хозяева: обнаружен на шести видах четырех родов хомяковых и беличьих, а также на пищухах. Среди хозяев отмечались гудаурская (кавказская) (*Chionomys gud* (Satunin, 1909)) и снеговая (*Ch. nivalis* (Martins, 1842)) полевки, желтая пеструшка, полуденная песчанка, краснощекий суслик, а также пищухи.

Экземпляры *P. hesperius* с Кавказа оказались неотличимы от особей из Средней Азии и Южной Сибири по признакам, указанным как диагностические для *P. alatau* Schwarz, 1953; поэтому это название считаем синонимом *P. hesperius* Ioff, 1946. Ряд признаков, таких как величина выступа переднего края дигитоида и ширина средней части горизонтальной ветви 9-го стернита самца, указанных как видоспецифичные при первоописании *P. kalabukhovi* Labunets, 1961, имеют признаки строения, переходные между этими подвидами.

Инфицированность возбудителем чумы: Россия, Китай (Гончаров и др., 2013).

Подвиды: *P.h. hesperius* Ioff, 1946 – Ареал: Большой и Малый Кавказ, Центральный Тянь-Шань, Центральный Казахстан (Тифлов и др., 1977).

Инфицированность возбудителем чумы: не установлена.

P. h. kalabukhovi Labunets, 1961 – Ареал: Алтай, Тува, Котловина Больших озер, Западный Хангай. Паразитирует на горных полевках и пищухах (Гончаров и др., 1989; Котти, 2018).

Инфицированность возбудителем чумы: Россия (Горно-Алтайский высокогорный очаг), Китай (Гончаров и др., 2013). Выделение культур от данного подвида в Горно-Алтайском природном очаге чумы зарегистрировано впервые в 1990 г. С 1990 по 2012 г. от блох *P. h. kalabukhovi* получено 72 изолята чумного микроба (15 – с Уландрыкского участка, 47 – с Тархатинского и 10 – с Курайского), что свидетельствует о существенном значении этого подвида *P. hisperius kalabukhovi* в поддержании энзоотии чумы в Горном Алтае (Балахонов и др., 2014).

В Китае, в провинции Внутренняя Монголия, блохи *P. h. kalabukhovi* участвует в эпизоотическом процессе в качестве второстепенного переносчика в Эрлянском (= очаг чумы Плато Внутренней Монголии) природном очаге чумы. Этот очаг трансграничный, со стороны Монголии обозначается как Замын-Удский, где основным носителем является монгольская песчанка, а основными переносчиками считаются блохи *Xenopsylla conformis* (Wagn., 1903), *Nosopsyllus laeviceps* (Wagn., 1903) и *Neopsylla pleskei* Ioff, 1928 (The Atlas..., 2000; Никитин и др., 2009).

Paradoxopsyllus integer Ioff, 1946

Центрально-Восточнопалеарктический, Сибирско-Центральноазиатский, или Азиатско-Сибирский тип ареала. Ареал: Тува, Прибайкалье и Забайкалье, Котлови-

на Больших озер, Хангайско-Хэнтэйском горный район и Гобийский Алтай (Иофф, Скалон, 1954).

Хозяева: обнаружен на 17 видах 12 родов шести семейств грызунов и пищух, обитающих в степных и лесостепных, зачастую горных, стациях. Из отряда зайцеобразных блохи *P. integer* известны с даурской, монгольской и алтайской (*Ochotona alpina* (Pallas, 1773)) пищух, а также зайца-толая. Среди хомяковых хозяевами блох *Paradoxopsyllus integer* указывались высокогорная, гоби-алтайская горная и гималайская полевки, а также желтая пеструшка, полуденная песчанка, барабинский хомячок (*Cricetulus barabensis* (Pallas, 1773)), полевка Брандта (*Lasiopodomys brandti* (Radde, 1861)) и большая песчанка (*Rhombomys opimus* (Lichtenstein, 1823)); среди беличьих – байбак, или обыкновенный сурок, краснощекий и длиннохвостый суслики; среди тушканчиковых – мохноногий тушканчик (*Dipus sagitta* (Pallas, 1773)); среди мышинных – серая крыса.

В Монголии в Западном Хангае блохи *Paradoxopsyllus integer* отмечались на даурской пищухе и барабинском (даурском) хомячке (Лабунец, 1967). Западнее этот вид известен по сборам блох из Убса-Нурского аймака на северных склонах хребта Хан-Хухэй в пределах песков Алтан-Элс и Бориг-Дэл (Козловская, Хамаганов, 1980).

Инфицированность возбудителем чумы: Евразия (Каримова, Неронов, 2007). В Монголии отмечена естественная зараженность возбудителем чумы блох, снятых с монгольской пищухи *P. integer* (Bolormaa et al., 2010).

Paradoxopsyllus microphthalmus Ioff, 1946

Центральнопалеарктический, Азиатский (несибирский), или Турано-Иранский тип ареала. Ареал: Закавказье, Южная Туркмения, Афганистан, Пакистан и Иран (Иофф и др., 1965; Maleki-Ravasan et al., 2017; Котти, 2018).

Хозяева: горные грызуны – персидская песчанка и мышевидный хомячок (*Calomyscus bailwardi* Thomas, 1905).

Инфицированность возбудителем чумы: не установлена.

Paradoxopsyllus naryni Wagner, 1928

Восточнопалеарктический, Центральноазиатский или Азиатский (несибирский) тип ареала. Ареал: Тянь-Шань, Памир, Гиндукуш и Тибет.

Хозяева: черногубая пищуха, высокогорная и гималайская полевки. Блохи *P. naryni* также собирались с лесной мыши (*Apodemus sylvaticus* (L., 1758)) и длиннохвостого суслика.

Инфицированность возбудителем чумы: не установлена. Следует отметить, что данный вид в значимых количествах паразитирует на арчовой полевке – основном носителе в Гиссарском высокогорном природном очаге чумы.

Paradoxopsyllus scalonae Violovich, 1964

Центральнопалеарктический тип ареала. Ареал: Центральный и Юго-Восточный Алтай (Гончаров и др., 1989; Ромашева, 1990).

Хозяева: плоскочерепная полевка, реже встречается на других грызунах.

Инфицированность возбудителем чумы: в аймаке Ховд (Западная Монголия, центральная часть Монгольского Алтая, Хух-Сэрх-Мунххайрханский природный очаг чумы) из блохи этого вида получен изолят возбудителя чумы (Munkhtumur, 2001).

Paradoxopsyllus repandus (Rothschild, 1913)

Центральнопалеарктический, Азиатский (несибирский), или Центральноазиатско-Туранский тип ареала. Ареал: Прикаспийско-Туранская страна, Казахский мелкосопочник, равнины Центральной Азии.

Хозяева: полуденная, тамарисковая (*Meriones tamariscinus* (Pallas, 1773)) песчанки, большая песчанка. Сборы блох *Paradoxopsyllus repandus* также имеются с домовый мыши (*Mus musculus* (L., 1758)), желтого суслика (*Spermophilus fulvus* (Lichtenstein, 1823)) и гнезда черношейной каменки (*Oenanthe finschii* (Heuglin, 1869)).

В Казахстане и Средней Азии паразитирует преимущественно на большой и полуденной песчанках в зимнее время. В типичных песчаных пустынях блоха *Paradoxopsyllus repandus* встречается редко, предпочитая глинистые пустыни, пустыни и полупустыни с иной твердой поверхностью (Иофф и др., 1965; Котти, 2018). Максимальная численность этого вида в пределах региона отмечалась на плато Устюрт (Загнибородова, 1960).

Инфицированность возбудителем чумы: отмечена в Устюртском, Зааральском, Мангышлакском и Прибалхашском пустынных, а также Илийском межгорном очагах в Казахстане (Айкимбаев и др., 1987; Мартиневский и др., 1987; Гончаров и др., 2013).

На базе Средне-Азиатского противочумного института были проведены опыты по заражению блох *P. repandus* возбудителем чумы. Установлено, что инфицирование, сохранение и формирование блока преджелудка чумным микробом у блох проявлялось во много большей степени при их заражении на специфическом хозяине – большой песчанке, а не на лабораторной белой мыши. Однако при снижении температуры в экспериментах до 8–10°C освобождение от чумного микроба замедлялось в обеих группах блох. Длительность жизни блох, инфицированных на песчанках, также оказалась заметно большей, чем при заражении на белых мышах. «Блокированные» блохи регистрировались только при ежедневных подкормках на специфическом хозяине (Бибикова и др., 1967).

Paradoxopsyllus scorodumovi Scalon, 1935

Центральнопалеарктический, Сибирско-Центральноазиатский, или Азиатско-сибирский тип ареала. Ареал: горно-степные районы Прибайкалья, Забайкалья, Тувы,

Алтая, Монгольского и Гобийского Алтая, Котловины Больших озер, Хангайско-Хэнтэйский горный район.

Хозяева: обнаружен на 19 видах 11 родов пяти семейств из двух отрядов млекопитающих. Среди них алтайская, даурская и монгольская пищухи; высокогорная, гималайская и плоскочерепная полевки, барабинский и монгольский (*Allocricetulus curtatus* (G. Allen, 1925)), длиннохвостый и серый хомячки, хомячок Эверсмана, полевка Брандта, полуденная и большая песчанки; байбак, или обыкновенный сурок, длиннохвостый суслик, малый тушканчик (*Spermophilus pygmaeus* (Pallas, 1779)), тушканчик-прыгун и серая крыса. В Западном Хангае *P. scorodumovi* паразитирует, главным образом, на серебристой полевке (Лабунец, 1967).

С июня по декабрь обнаруживаются только единичные имаго *P. scorodumovi*, т. к. с ноября по июнь блохи этого вида диапаузируют на стадии куколки в коконах. Первые молодые имаго появляются в конце июня – начале июля, и максимальные показатели численности *P. scorodumovi* как на зверьках, так и в их убежищах регистрируются с августа по сентябрь, когда отмечался их массовый выход из куколок (Васильев, Лазарева, 1968). Среди 35 видов и подвидов блох, встречающихся на монгольской пищухе в Горно-Алтайском очаге, особи *P. scorodumovi* составляют в сборах около 9.7%. Большая часть (около 83.9%) блох *P. scorodumovi* была собрана в гнездах прокормителя. Яйцекладка основной части самок *P. scorodumovi* (до 85.0%) приходится на сентябрь (Машковский, Жовтый, 1994).

Инфицированность возбудителем чумы: в Горно-Алтайском очаге чумы *P. scorodumovi* отмечен на широком спектре прокормителей. На этой территории в осенний период большая часть штаммов, из числа выделенных от блох, приходится на этот вид. Например, за период с 1961 по 2012 г. на Уландрыкском участке (мезоочаге) на долю *P. scorodumovi* пришлось 47.1% от 557 штаммов, на Тархатинском – 30.1% от 194, на Курайском – 31.5% от 146 культур, выделенных от блох (Балахонов и др., 2014).

В Горно-Алтайском высокогорном очаге чумы *P. scorodumovi* являются одним из основных переносчиков чумной инфекции. Здесь блохи этого вида паразитируют на основном носителе (монгольской пищухе) и имеют высокую численность во время осенних эпизоотий. Способность к блокообразованию преджелудка у блох этого вида выражена сильнее (до 39% особей) и, как было установлено в экспериментах, передача возбудителя чумы (Якуба и др., 1975, 1978; Сотникова и др., 1980; Машковский, Елистратова, 1984; Балахонов и др., 2014).

В близко расположенном Тувинском природном очаге чумы, где основной носитель – длиннохвостый суслик, а основным переносчиком является *Citellophilus tesquorum*, блоха *P. scorodumovi* имеет значение для поддержания энзоотии чумы только в качестве случайного переносчика. Так, с 1964 по 2017 г. в этом очаге от блох *P. scorodumovi* было выделено только три культуры (Балахонов и др., 2019).

В Западной и Центральной Монголии естественная зараженность блох *P. scorodumovi* чумой выявлялась неоднократно. Так, инфицированные блохи были собраны с монгольской пищухи, джунгарского хомячка и плоскочерепной полевки (Bologmaa et al., 2010). Здесь *P. scorodumovi* распространен достаточно широко, а его прокормителем преимущественно служит монгольская пищуха (Баваасан, 1974). Так, в Сайлюгемском природном очаге чумы при обследовании территории Баян-Ульгийского аймака в июне–августе 1971–1972 г. от блох было получено 48 изолятов чумного микроба. При этом 20 культур было выделено от *Amphalius runatus* (J. et R., 1923), 12 – от *Stenophyllus hirticrus* (J. et R., 1923), четыре – от *Frontopsylla hetera* Wagn., 1933, три – от *Amphipsylla primaris* J. et R., 1915, три – от *Neopsylla mana* Jordan, 1951, по две – от *Paradoxopsyllus scorodumovi* и *Rhadinopsylla dahurica* J. et R., 1923 и одна – от *Rhadinopsylla li li* Argypulo, 1941. Следует отметить, что эпизоотологическое обследование в эти годы на южных склонах хребта Сайлюгем велось в июне–августе, т.е. до начала массового появления блох рода *Paradoxopsyllus* (Сотникова и др., 1974).

Проведены эксперименты по заражению *P. scorodumovi* чумным микробом. В трех опытах использовано 668 блох, которых заражали и периодически кормили на монгольских пищухах (Базанова, Вержуцкий, 2009). В первом опыте (сентябрь–октябрь) для инфицирования использован чумной микроб основного подвида (штамм И-2610). Доля блох с блокообразованием составила после второй подкормки 5.5%, после третьей – 3.8, после четвертой – 12.2%. От одной до пяти заблокированных блох выпускали на монгольских пищух или плоскочерепных полевков на постоянное содержание. Передача чумного микроба монгольской пищухе подтверждена в одном случае из семи (14.3%). Зверек погиб на четвертые сутки от генерализованной инфекции (Климов, Вержуцкий, 1984). Еще два опыта поставлены в августе–сентябре. Блох инфицировали чумным микробом основного (штамм И-2638) и алтайского (И-3160) подвигов. В первом опыте выявлено 3.6%, во втором – 4.3% блох с блоком преджелудка (Базанова, Климов, 1990).

Paradoxopsyllus teretifrons (Rothschild, 1913)

Центральнопалеарктический, Азиатский (несибирский), Центральноазиатско-Туранский тип ареала. Ареал – Прикаспийско-Туранская страна, Казахский мелкосопочник, Средняя Азия, Китай (Джунгария, Внутренняя Монголия), Монголия (Южно-Гобийский аймак).

Хозяева: преимущественно паразит большой песчанки, но известен также по сборам с полуденной и тамарисковой песчанок, серой крысы и тонкопалого суслика (*Spermophilopsis leptodactylus* (Lichtenstein, 1823)). Имеются находки из гнезд каменки-плясуны (*Oenanthe isabellina* (Temminck, 1829)).

Паразитирует, преимущественно в зимний период, на большой песчанке (Иофф и др., 1965; Kiefer et al., 2012; Котти, 2018). В пустынях Средней Азии является

специфическим паразитом большой песчанки, на которой встречается с октября до марта. В Западных Кара-Кумах в февральских сборах доля *P. teretifrons* составляла 5.2% от всех блох, собранных с большой песчанки (Дудникова, 1960).

На территории Прибалхашского пустынного очага в колониях большой песчанки индексы обилия блох *P. teretifrons*, которые были как очесаны со зверьков, так и собраны из входов нор и из гнезд прокормителя, были значительны. Осенью они составили от 300 до 500, зимой – от 400 до 800 особей. В таксоценозе блох большой песчанки *P. teretifrons* в этом очаге по численности занимали второе место, уступая лишь *Xenopsylla gerbilli* (Wagn., 1903) (Куницкий, Гаузштейн, 1987).

Инфицированность возбудителем чумы: Известен как переносчик чумы в следующих пустынных очагах Западной Туркмении и Прибалхашья: Зааральском, Каракумском, Кызылкумском, Устюртском, Таукумском и Прибалхашском (Pollitzer, Meyer, 1961; Наумов и др., 1972; Природные очаги ..., 2004; Гончаров и др., 2013). В условиях экспериментальных работ показано, что *P. teretifrons* способен передавать чуму большим песчанкам, не образуя блок преджелудка (Новикова и др., 1971).

ОБСУЖДЕНИЕ

Значение того или иного вида блох в передаче патогена определяется характером его связи с прокормителем, являющимся основным носителем возбудителя чумы в данном очаге, сезонной приуроченности имаго и его активности нападения на хозяина для питания, частоте и регулярности обнаружения зараженных возбудителем блох в естественных условиях и их способности образовывать блок преджелудка и передавать возбудителя чумы.

Сведения о характере паразитизма для нескольких представителей рода *Paradoxopsyllus* основаны, главным образом, на данных о распределении имаго между телом хозяина и его убежищем. Так, у паразита большой песчанки – блохи *P. teretifrons*, имаго преобладают в ходах нор осенью и зимой, а весной большая часть этих насекомых находится на хозяевах. У другого вида этого рода, *P. scorodumovi*, с августа по сентябрь в гнездах монгольской пищухи может находиться основная часть популяции, и только в октябре наблюдается приуроченность большинства имаго к зверькам.

В десяти природных очагах чумы на территории России и сопредельных стран блохи рода *Paradoxopsyllus* в той или иной степени принимают участие в циркуляции возбудителя чумы. Естественная зараженность возбудителем чумы отмечена для девяти видов рода: *P. curvispinus*, *P. custodis*, *P. dashidorzhii*, *P. hesperius kalabukhovi*, *P. integer*, *P. repandus*, *P. scalonae*, *P. scorodumovi* и *P. teretifrons*. Из них только два вида, *P. dashidorzhii* и *P. scorodumovi*, способны участвовать в эпизоотическом процессе в качестве одних из основных переносчиков в поливекторных очагах чумы, где основными носителями являются монгольские пищухи. Изучение эффективности

блех этого рода как переносчиков чумной инфекции в экспериментальных условиях проводилось в очень ограниченном количестве опытов и касалось только немногих видов. Так, способность формировать блок преджелудка и передавать возбудителя чумы в эксперименте установлена для *P. scorodumovi*, *P. dashidorzhii*, *P. repandus* и *P. teretifrons*.

Следуя классификации блох по их способности образовывать микробный «блок» в преджелудке, что обеспечивает возможность эффективно передавать возбудителя чумы, виды рода *Paradoxopsyllus* относятся к активным в отдельных очагах или малоактивным переносчикам. Определенная сезонность проявления эпизоотий свойственна всем природным очагам чумы в мире. В песчаночьих очагах, для которых характерна наибольшая интенсивность эпизоотий весной и осенью, роль основного переносчика отводят блохам рода *Xenopsylla*, в соответствии с их высокой численностью, круглогодичным паразитированием на основном носителе и способностью активно передавать возбудителя. В этих очагах виды рода *Paradoxopsyllus* – второстепенные или случайные переносчики, так как по численности имаго они уступают блохам рода *Xenopsylla*, имеют низкую способность передавать чуму и ограниченный период паразитирования. Тем не менее в холодный период года эти блохи весьма многочисленны и в этот сезон могут в определенной степени поддерживать эпизоотический процесс. Так, в Прибалхашском пустынном очаге в колониях большой песчанки в холодное время года по численности *Paradoxopsyllus teretifrons* был вторым после блох *Xenopsylla gerbilli* – одного из основных переносчиков чумы.

На территории бывшего СССР в настоящее время выделяют 45 природных очагов чумы, связанных с сурками, сусликами, песчанками и полевыми (Обеспечение эпидемиологического благополучия ..., 2018). На территории России и сопредельных стран блохи рода *Paradoxopsyllus* обитают в природных очагах чумы следующих типов: в двух очагах сусликового типа (Центрально-Кавказский высокогорный и Тувинский горный очаги), в 10 очагах песчаночьего типа (Приараксинский низкогорный, Закавказский равнинно-предгорный, Устюртский, Северо-Приаральский, Мангышлакский, Каракумский, Кызылкумский, Таукумский, Прибалхашский и Илийский межгорный пустынные очаги), трех очагах полевого типа (Закавказский, Восточно-Кавказский и Гиссарский высокогорные, а также в Горно-Алтайском и Джунгарском высокогорных смешанного типа).

В той или иной степени, на этой территории отмечено участие в эпизоотиях ряда видов рода *Paradoxopsyllus* в 10 природных очагах чумы: в Зааральском, Прибалхашском и Устюртском пустынных – *P. repandus* и *P. teretifrons*; в Мангышлакском пустынном и Илийском межгорном – *P. repandus*; в Каракумском, Кызылкумском и Таукумском пустынных – *P. teretifrons*; в Алтайском высокогорном – *P. scorodumovi*, *P. dashidorzhii* и *P. hesperius kalabuchovi* и в Тувинском горном – *P. scorodumovi*.

Во всех этих очагах виды рода *Paradoxopsyllus* имеют случайное или второстепенное значение в сохранении и передаче чумной инфекции.

Единственным исключением является Алтайский пищуховый высокогорный очаг, где *P. scorodumovi* является одним из основных переносчиков возбудителя. Так, от блох *P. scorodumovi* получено 40.7% штаммов, выделенных от блох всех видов, представленных в этом очаге. Как второстепенные переносчики чумного микроба отмечены также *P. hesperius kalabukhovi* (3.7% штаммов) и *P. dashidorzhii* (0.9% штаммов) (Балахонов и др., 2014). Однако именно *P. scorodumovi* наиболее многочислен и в норах, и в гнездах монгольской пищухи в осенний период, когда отмечается наиболее интенсивная эпизоотия чумы. Так, индексы обилия блох *P. scorodumovi* значительно выше таковых для остальных видов и составляют на зверьках 26.5, а в гнездах – 15.9. Таким образом, *P. hesperius kalabukhovi* и *P. dashidorzhii*, обитающие на территории данного очага, имеют значение второстепенных переносчиков.

В Монголии, среди 46 известных природных очагов чумной инфекции (Вержуцкий, Адъясурэн, 2019), участие в эпизоотическом процессе блох рода *Paradoxopsyllus* отмечено, по меньшей мере, в четырех. Так, к основным переносчикам возбудителя чумы в Сайлюгемском очаге относят *P. scorodumovi* и *P. dashidorzhii*, а в Бухен-Ульском – *P. dashidorzhii*. Определенное значение имеет в переносе возбудителя чумной инфекции *P. hesperius khalabukhovi* в Яру-Богдынском природном очаге. Имеется случай выделения культуры чумного микроба в Хух-Сэрх-Мунх-Хайраканском очаге от *P. scalonae*.

На территории Китая разными исследователями выделяется от 11 до 15 природных очагов чумы. В доступной литературе об участии в эпизоотическом процессе блох рода *Paradoxopsyllus* известно только в двух природных очагах чумы – в Юньнаньском и Эрлянском. В первом очаге основной носитель – крыса Танезуми, а переносчиком является *Xenopsylla cheopis*. На территории этого очага выявлено вовлечение в эпизоотический процесс одного представителя рассматриваемого рода – *P. custodis*, роль которого можно рассматривать как случайную. В Эрлянском (= очаг чумы Плато Внутренней Монголии) природном очаге чумы основным носителем является монгольская песчанка, а основными переносчиками считаются блохи *Xenopsylla conformis*, *Nosopsyllus laeviceps* и *Neopsylla pleskei*, среди блох рода *Paradoxopsyllus* в качестве второстепенного переносчика выступает *P. hesperius kalabukhovi* (The Atlas ..., 2000; Никитин и др., 2009; Liu et al., 2020).

В Иране встречаются три вида блох рода *Paradoxopsyllus*, но случаи вовлечения представителей этого рода в чумной эпизоотический процесс неизвестны (Maleki-Ravasan et al., 2017).

Таким образом, из более чем ста описанных природных очагов чумы блохи рода *Paradoxopsyllus* участвуют в той или иной степени в эпизоотическом процесса лишь

в 16 из них. Ни в одном очаге блохи этого рода не выступают в качестве единственных основных переносчиков. В трех очагах, в Горном Алтае на территории России, а также в Сайлюгемском и Бухен-Ульском на территории Монголии, виды рода *Paradoxopsyllus* входят в пул основных переносчиков, обеспечивая осеннюю активизацию эпизоотического процесса.

Таким образом, блохи рода *Paradoxopsyllus* выполняют определенную роль в эпизоотическом процессе в нескольких природных очагах чумы на территории России и сопредельных стран. Можно заключить, что представители рода *Paradoxopsyllus* имеют относительно слабые связи с возбудителем чумы, что, по всей видимости, определяется относительно недавним возникновением таких межвидовых контактов, не закрепленных длительным эволюционным взаимодействием.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена на базе коллекции Зоологического института РАН (ЗИН РАН) (УФК ЗИН рег. № 2-2.20) и Ставропольского противочумного института при финансовой поддержке темы Министерства науки и высшего образования «Разработка современных основ систематики и филогенетики паразитических и кровососущих членистоногих» (Гос. регистрационный номер 122031100263-1).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Айкимбаев М.А., Аубакиров С.А., Бурделов А.С., Класовский Л.Н., Сержанов О.С. 1987. Среднеазиатский пустынный природный очаг чумы. Алма-Ата, Наука, 207 с. [Aikimbaev M.D., Aubakirova S.A., Burdelov A.C., Klassovskii L.N., Serzhanov O.S. 1987. Sredneaziatskii pustynnyi prirodnyi ochag chumy. Alma-Ata. Nauka, 207 ss. (In Russian)].
- Баваасан А. 1974. Эпизоотологическое значение блох грызунов и зайцеобразных в чумных очагах Монголии. Доклады Иркутского противочумного института 10: 200–202. [Bavaasan A. 1974. Epizootologicheskoe znachenie bloh gryzunov i zajceobraznykh v chumnykh ochagah Mongolii. Doklady Irkutskogo protivochumnogo instituta 10: 200–202. (In Russian)].
- Базанова Л.П., Вержуцкий Д.Б. 2009. Эпизоотологическое значение блох (Siphonaptera) в Тувинском природном очаге чумы (обзор). Байкальский зоологический журнал 3: 13–22. [Bazanova L.P., Verzhuckij D.B. 2009. Epizootologicheskoe znachenie bloh (Siphonaptera) v Tuvinskom prirodnom ochage chumy (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. энтомологии и акарологии: Мат. X съезда ВЭО. Л., 3–4. [Bazanova L.P., Klimov V.T. 1990. Vzaimootnosheniya bloh mongol'skoj pishchuhi Tuvy s vozбудителем chumy osnovnogo i altajskogo podvidov. Uspekhi med. entomologii i akarologii: Mat. X s'ezda VEO. L., 3–4. (In Russian)].
- Балахонov С.В., Вержуцкий Д.Б., Холин А.В., Базанова Л.П., Климов В.Т., Косилко С.А., Окунев Л.П., Токмакова Е.Г., Шестопапов 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 ss. (In Russian)].
- Балахонov 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 ss. (In Russian)].
- Бибикова В.А., Козаченко А.И., Хрущелевская Н.М., Шаталова В.Л. 1967. Эпизоотологическая роль блох большой песчанки. Сообщение 5. *Paradoxopsyllus repandus* Rotsch., 1929. Mat. V научной конференции противочумн. учреждений Средней Азии и Казахстана. Алма-Ата. 270–272. [Bibikova V.A., Kozachenko A.I., Hruscelevskaia N.M., Shatalova V.L. 1967. Epizootologicheskaya rol' bloh bol'shoj peschanki. Soobshchenie 5. *Paradoxopsyllus repandus* Rotsch., 1929. Mat. V nauchnoj konferencii protivochumn. uchrezhd. Srednej Azii i Kazahstana. Alma-Ata. 270–272. (In Russian)].
- Васильев Г.И., Лазарева Л.А. 1968. К паразитологической характеристике Горно-Алтайского чумного очага. Известия Иркутского противочумн. ин-та 27: 231–240. [Vasil'ev G.I., Lazareva L.A. 1968. K parazitologicheskoi harakteristike Gorno-Altajskogo chumnogo ochaga. Izvestiya Irkutskogo protivochumn. in-ta 27: 231–240. (In Russian)].
- Вержущий Д.Б., Адъясурэн З. 2019. Природные очаги чумы в Монголии: аннотированный список. Байкальский зоологический журнал 2 (25): 92–103. [Verzhutsky D.B., Adjasuren Z. 2019. Prirodnye ochagi chumy v Mongolii: annotirovannyj spisok. Bajkal'skij zool. zhurn. 2 (25): 92–103. (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)].
- 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' bloh Mongol'skoj Narodnoj Respubliki. Ulan-Bator, 417 ss. (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 bloh, obnaružennyh zarazhennymi vozбудителем chumy v estestvennyh usloviyah. Stavropol', RIO IDNK, 34 ss. (In Russian)].
- Гунд Н. 1980. К изучению блох мелких млекопитающих Гоби-Алтайского аймака МНР. Проблемы природной очаговости чумы. Ч. 1. Иркутск, 97–99. [Gund N. 1980. K izucheniyu bloh melkih mlekopitayushchih Gobi-Altajskogo ajmaka MNR. Problemy prirodnoj ochagovosti chumy. CH. 1. Irkutsk, 97–99. (In Russian)].
- Дудникова А.Ф. 1960. Фауна и динамика численности блох грызунов Западных Кара-Кумов. Вопросы природной очаговости и эпизоотологии чумы в Туркмении. Ашхабад, 335–341. [Dudnikova A.F. 1960. Fauna i dinamika chislennosti bloh gryzunov Zapadnyh Kara-Kumov. Voprosy prirodnoj ochagovosti i epizootologii chumy v Turkmenii. Ashkhabad, 335–341. (In Russian)].
- Елистратова Н.П., Лазарева Л.А., Ешелкин И.И., Лазарев Б.В., Васильев Г.И., Бурцев Ю.К. 1974. Новые виды блох для Горного Алтая. Доклады Иркутского противочумного института 10: 228–230. [Elistratova N.P., Lazareva L.A., Eshelkin I.I., Lazarev B.V., Vasil'ev G.I., Burcev Yu.K. 1974. Novye vidy bloh dlya Gornogo Altaya. Doklady Irkutskogo protivochumnogo instituta 10: 228–230. (In Russian)].
- Жовтый И.Ф., Емельянова Н.Д. 1958. Материалы по паразитологии чумы в Монголии. Тез. докл. конференции. Вып. 3. Улан-Удэ. 51–56. [Zhovtyj I.F., Emel'yanova N.D. 1958. Materialy po parazitologii chumy v Mongolii. Tez. dokl. konferencii. Vyp. 3. Ulan-Ude. 51–56. (In Russian)].
- Загнибородова Е.Н. 1960. К фауне и экологии блох западной Туркмении. Вопросы природной очаговости и эпизоотологии чумы в Туркмении. Ашхабад, 320–334. [Zagniborodova E.N. 1960. K faune i ekologii bloh zapadnoj Turkmenii. Voprosy prirodnoj ochagovosti i epizootologii chumy v Turkmenii. Ashkhabad, 320–334. (In Russian)].

- Иофф И.Г., Микулин М.А., Скалон О.И. 1965. Определитель блох Средней Азии и Казахстана. М., Медицина. 371 с. [Ioff I.G., Mikulin M.A., Skalon O.I. 1965. Opredelitel' bloh Srednej Azii i Kazahstana. M., Medicina. 371 ss. (In Russian)].
- Иофф 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' bloh Vostochnoj Sibiri, Dal'nego Vostoka i priliegayushchih rajonov. M., Medgiz, 276 ss. (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 chumy Palearktiki. M., Nauka, 199 ss. (In Russian)].
- Климов В.Т., Вержущий Д.Б. 1984. Возможность передачи чумного микроба блохами *Paradoxopsyllus scorodumovi* Scalon, 1935 в Монгун-Тайгинском мезоочаге в эксперименте. Современные аспекты профилактики зоонозных инфекций. Ч. 2. Иркутск, 41–42. [Klimov V.T., Verzhutsky D.B. 1984. Vozmozhnost' peredachi chumnogo mikroba blohami *Paradoxopsyllus scorodumovi* Scalon, 1935 v Mongun-Tajginskom mezoochage v eksperimente. Sovremennye aspekty profilaktiki zoonoznyh infekcij. Ch. 2. Irkutsk, 41–42. (In Russian)].
- Козловская О.Л., Хамаганов С.А. 1980. Эктопаразиты мелких млекопитающих песков Алтан-Элс и Бориг-Дэл в МНР. Проблемы природной очаговости чумы. Ч. 1. Иркутск, 94–95. [Kozlovskaya O.L., Hamaganov S.A. 1980. Ektoparazity melkih mlekopitayushchih peskov Altan-Els i Borig-Del v MNR. Problemy prirodnoj ochagovosti chumy. Ch. 1. Irkutsk, 94–95. (In Russian)].
- Котти Б.К. 2018. Каталог блох (Siphonaptera) фауны России и сопредельных стран. 2-е издание. Ставрополь, изд-во СКФУ, 128 с. [Kotti B.K. 2018. Katalog bloh (Siphonaptera) fauny Rossii i sopredel'nyh stran. 2-e izdanie. Stavropol', Al'fa-Print, 128 ss. (In Russian)].
- Котти Б.К., Жильцова М.В. 2019. Значение блох (Siphonaptera) в природных очагах чумы. Паразитология 53 (6): 506–517. [Kotti B.K., Zhilzova M.V. 2019. A value of fleas (Siphonaptera) in the natural foci of plague. Parasitologiya 53 (6): 504–514. (In Russian)].
- Куницкий В.Н., Гаузштейн Д.М. 1987. Принцип оценки плотности популяций блох. В: Ю.С. Балашов (ред.). Паразитологический сборник. Л., Наука, 34: 70–82. [Kunitsky V.N., Gauzshstein D.M. 1987. Evaluation of flea population density. In: Yu.S. Balashov (ed.). Parasitological Collection. L., Science, 34: 70–82. (In Russian)].
- Лабунец Н.Ф. 1967. Зоогеографическая характеристика блох Западного Хангая. Известия Иркутского противочумного ин-та 27: 231–240. [Labunetz N.F. 1967. Zoogeographicheskaya kharakterisika blokh Zapadnogo Khangaya. Izvestiya Irkutskogo protivochumnogo In-ta 27: 231–240. (In Russian)].
- Мартиневский И.Л., Кенжебаев А.Я., Асенов Г.А. 1987. Устьуртский очаг чумы. Нукус: Каракалпакстан, 155 с. [Martinevskij I.L., Kenzhebaev A.Ya., Asenov G.A. 1987. Ustyurtskij ochag chumy. Nukus: Karakalpakstan, 155 ss. (In Russian)].
- Машковский И.К., Елистратова Н.П. 1984. Естественная зараженность блох возбудителем чумы в Сайлюгемском природном очаге. Современные аспекты профилактики зоонозных инфекций. Ч. 1. Иркутск, 89–91. [Mashkovskij I.K., Elistratova N.P. 1984. Estestvennaya zarazhennost' bloh vobuditelem chumy v Sajlyugemskom prirodnom ochage. Sovremennye aspekty profilaktiki zoonoznyh infekcij. Ch. 1. Irkutsk, 89–91. (In Russian)].
- Машковский И.К., Жовтый И.Ф. 1994. Экологические особенности блохи *Paradoxopsyllus scorodumovi* Scalon, 1935 в природном очаге чумы Горного Алтая. Актуальные проблемы профилактики особо опасных и природно-очаговых инфекционных болезней. Иркутск, 108–109. [Mashkovskij I.K., Zhovtyj I.F. 1994. Ekologicheskie osobennosti blohi *Paradoxopsyllus scorodumovi* Scalon, 1935 v prirodnom ochage chumy Gornogo Altaya. Aktual'nye problemy profilaktiki osobo opasnyh i prirodno-ochagovyh infekcionnyh boleznej. Irkutsk, 108–109. (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., Вержущкий 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.]
- Медведев С.Г., Вержущкий Д.Б., Котти Б.К. 2021. Разнообразие переносчиков чумы: блохи рода *Frontopsylla* Wagner et Ioff, 1926 (Siphonaptera, Leptopsyllidae). *Паразитология* 55 (6): 476–495. [Medvedev S.G., Verzhutsky D.B., Kotti B.K. 2021. Diversity of Plague Vectors: Fleas of the Genus *Frontopsylla* Wagner et Ioff, 1926 (Siphonaptera, Leptopsyllidae). *Entomological Review* 101 (9): 1–14.]
- Медведев С.Г., Котти Б.К. 1992. Классификация сем. Leptopsyllidae (Siphonaptera). *Паразитология* 26 (6): 483–496. [Medvedev S.G., Kotty D.K. Classification of the family Leptopsyllidae (Siphonaptera). *Parazitologiya* 26 (6): 483–496. (In Russian)].
- Медведев С.Г., Котти Б.К., Вержущкий 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.]
- 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 chumy v Priaral'skih Karakumah. М., MGU, 406 ss. (In Russian)].
- Никитин А.Я., Марамович 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. Epizootologicheskaya harakteristika prirodnyh ochagov chumy Kitaya (obzor literatury). *Medicinskaya parazitologiya i parazitarnye bolezni* 1: 51–58. (In Russian)].
- Новикова Т.А., Першин И.Б., Губайдулина В.С. и др. 1971. Результаты контакта больших песчанок с зараженными возбудителем чумы блохами – паразитами холодного времени года. *Материалы VII научной конференции противочумных учреждений Средней Азии и Казахстана*. Алма-Ата, 144–146. [Novikova T.A., Pershin I.B., Gubaydulina V.S. et al. 1971. Resultaty kontakta bolshich peschanok s zarazhennymi vzbuditelem chumi blochami – parazitami choldnogo vremeni goda. *Materyali VII nauchnoy konferenzii protivochumnyh uchrezhdeniy Sredney Azyi i Kazakhstana*. Alma-Ata, 144–146. (In Russian)].
- Обеспечение эпидемиологического благополучия в природных очагах чумы на территории стран СНГ и Монголии в современных условиях. 2018. Под ред. А.Ю. Поповой, В.В. Кутырева. Ижевск, ООО «Принт», 336 с. [Obespechenie epidemiologicheskogo blagopoluchiya v prirodnyh ochagah chumy na territorii stran SNG i Mongolii v sovremennyh usloviyah. 2018. Pod red. A.Yu. Popovoj, V.V. Kutyreva. Izhevsk, ООО «Print», 336 ss. (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. М., Medicina, 192 ss. (In Russian)].
- Ралль Ю.М. 1958. Лекции по эпизоотологии чумы. Ставрополь, Ставропольское книжн. изд-во, 243 с. [Rall Yu.M. 1958. Lektzii po epizootologii chumy. Stavropol, Stavropolskoe knizhnoe izdatelstvo, 243 ss. (In Russian)].
- Ромашева Т.П. 1990. Руководство по определению некоторых видов блох Сибири и Дальнего Востока. Иркутск, Иркутский противочумный институт, 60 с. [Romashева T.P. 1990. Rukovodstvo po opredeleniyu nekotoryh vidov bloh Sibiri i Dal'nego Vostoka. Irkutsk, Irkutskij protivochumnyj institut, 60 ss. (In Russian)].
- Сотникова А.Н., Кошкин С.М., Солдатов Г.М. 1974. Монгольские пищухи – носители чумы в Северо-Западной Монголии. *Доклады Иркутского противочумного института* 10: 181–184. [Sotnikova A.N.,

- Koshkin S.M., Soldatov G.M. 1974. Mongol'skie pishchuhi – nositeli chумы v Severo-Zapadnoj Mongolii. Doklady Irkutskogo protivochumnogo instituta 10: 181–184. (In Russian)].
- Сотникова А.Н., Шереметьев С.А., Винокур Б.С., Абзал Х., Амантай Ж., Вострикова В.В., Дурас Т.И., Кошкин С.М., Махмутова Р.Х. 1980. О распространении чумного микроба алтайского и улзгейского подвидов в Баян-Улзгейском аймаке МНР. Проблемы природной очаговости чумы. Ч. 1. Иркутск, 33–34. [Sotnikova A.N., Sheremet'ev S.A., Vinokur B.S., Abzal H., Amantaj Zh., Vostrikova V.V., Duras T.I., Koshkin S.M., Mahmutova R.H. 1980. O rasprostranenii chumnogo mikroba altajskogo i ulegejskogo podvidov v Bayan-Ulegejskom ajmake MNR. Problemy prirodnoj ochagovosti chумы. Ch. 1. Irkutsk, 33–34. (In Russian)].
- Тифлов В.Е., Скалон О.И., Ростигаев Б.А. 1977. Определитель блох Кавказа. Ставрополь, Ставропольское книжн. изд-во, 280 с. [Tiflov V.E., Skalon O.I., Rostigaev B.A. 1977. Opredelitel' bloh Kavkaza. Stavropol', Stavrop. knizhn. izd-vo, 280 ss. (In Russian)].
- Якуба В.Н., Лазарева Л.А., Маевский М.П., Климов В.Т., Бондаренко А.А., Пуртов С.М., Машковский И.К. 1975. Об эпизоотологической роли блох в природном очаге чумы Горного Алтая. Международные и национальные аспекты эпиднадзора при чуме. Иркутск, 2: 67–68. [Yakuba V.N., Lazareva L.A., Maevskij M.P., Klimov V.T., Bondarenko A.A., Purto S.M., Mashkovskij I.K. 1975. Ob epizootologicheskoi roli bloh v prirodnom ochage chумы Gornogo Altaya. Mezhduнародnye i nacional'nye aspekty epidnadzora pri chume. Irkutsk, 2: 67–68. (In Russian)].
- Якуба В.Н., Маевский М.П., Елистратова Н.П., Климов В.Т., Иннокентьева Т.И., Бондаренко А.А. 1978. Блоха *Paradoxopsyllus scorodumovi* (Aphaniptera) – эффективный переносчик чумы в Горно-Алтайском природном очаге. Паразитология 3: 259–262. [Yakuba V.N., Maevskij M.P., Elistratova N.P., Klimov V.T., Innokent'eva T.I., Bondarenko A.A. 1978. Bloha *Paradoxopsyllus scorodumovi* (Aphaniptera) – effektivnyj perenoschik chумы v Gorno-Altajskom prirodnom ochage. Parazitologiya 3: 259–262. (In Russian)].
- Якуба В.Н., Феоктистов А.З., Воронова Г.А., Лясоцкий Л.Л. 1974. Роль массовых видов блох монгольской пищухи в передаче чумы в Тувинском очаге. Проблемы особо опасных инфекций 3: 57–61. [Yakuba V.N., Feoktistov A.Z., Voronova G.A., Lyasockij L.L. 1974. Rol' massovyh vidov bloh mongol'skoj pishchuhi v peredache chумы v Tuvinskom ochage. Problemy osobo opasnyh infekcij 3: 57–61. (In Russian)].
- Bolormaa G., Undraa B., Baigalmaa 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: Yang R., Anisimov A. (eds). *Yersinia pestis: retrospective and perspective*. Advances in Experimental Medicine and Biology 918: 101–170.
- Hopkins G.H.E., Rothschild M. 1971. An illustrated catalogue of the Rothschild collection of fleas (Siphonaptera) in the British Museum (Natural History). Vol. V. Leptopsyllidae and Ancistropsyllidae. Genus *Paradoxopsyllus*. Cambridge, Great Britain at the University Printing House, 419–447.
- Jordan K. 1948. Suctorial insects of medical importance, 2nd ed. Norwich, 211–245.
- Kiefer D., Stubbe M., Stubbe A., Gardner S.L., Tserenorov D., Samiya R., Otgonbaatar D., Samiya D., Kiefer M. 2012. Siphonaptera of Mongolia and Tuva: Results of the Mongolian – German Biological Expeditions since 1962 – Years 1999–2003. Exploration into Biological Resources of Mongolia. University of Nebraska. 12: 153–167.
- Lewis R.E. 1974. The *Paradoxopsyllus* fauna of Nepal with descriptions of eight new species and a key to the genus (Siphonaptera: Leptopsyllidae). Journal Medical Entomology 11 (1): 46–67.
- Liu B., Zhang D., Chen Y., He Z., Liu J., Liu D., Wu W., Duan R., Qin S., Liang J., Jing H., Wang X. 2020. Epidemiological Characteristics of Plague in the *Meriones unguiculatus* Plague Focus – Inner Mongolia Autonomous Region, China, 1950–2019. China CDC Weekly 2 (49): 935–945.
- Liu C., Wu H., Liu Q., Li K., Wang D., Xie B. 1986. Fauna Sinica. Insecta. Siphonaptera. Beijing, Science Press, 1334 pp.
- Maleki-Ravasan N., Solhjoui-Fard S., Beacournu J.-C., Laudoit A., Mostafavi E. 2017. The Fleas (Siphonaptera) in Iran: Diversity, Host Range, and Medical Importance. Neglected Tropical Diseases 11(1): 1–24.

- Munkhtumur D. 2001. Study situation of the plague natural focus in Khovd province. Scientific Journal of Center for Infectious Diseases with Natural Foci. Ulaanbaatar. 9: 118-125.
- Pollitzer R., Meyer K.F. 1961. The ecology of plague. In: Studies in Disease Ecology (J.H. May, ed.), Hefner, New York, 433–501.
- 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 *PARADOXOPSYLLUS* MIYAJIMA ET KODZUMI, 1909
(SIPHONAPTERA, LEPTOPSYLLIDAE)

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

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

SUMMARY

Taxonomic diversity and peculiarities of distribution and host-parasite relations of fleas of the Palearctic genus *Paradoxopsyllus* (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 8 out of 45 flea species of the genus *Paradoxopsyllus* are marked as main, secondary, or occasional vectors of this infection.