

УДК 576.895.775:574.9/579.842.23

**ПАЛЕАРКТИЧЕСКИЕ ВИДЫ БЛОХ
РОДА *XENOPSYLLA* (SIPHONAPTERA: PULICIDAE),
ПАРАЗИТИРУЮЩИЕ НА ПЕСЧАНКАХ (*RHOMBOMYS*, *MERIONES*),
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. Трилиссера, 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 10.09.2022 г.

После доработки 19.09.2022 г.

Принята к публикации 20.10.2022 г.

В обзоре проанализированы таксономическое разнообразие, особенности распространения и паразито-хозяйных связей блох рода *Xenopsylla* (Pulicidae). Показано, что шесть видов и два подвида блох рода *Xenopsylla*, паразитирующих на песчанках на территории России и сопредельных стран, известны как основные, второстепенные или случайные переносчики чумной инфекции.

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

DOI: 10.31857/S0031184722050039, **EDN:** FHVCCST

Данная статья является очередной в серии публикаций, посвященных анализу особенностей распространения и паразито-хозяйных связей видов блох – активных переносчиков возбудителя чумы. В предыдущих работах (Котти, Жильцова, 2019; Медведев и др., 2019, 2020, 2021, 2022; Медведев, Вержуцкий, 2019; Вержуцкий и др.,

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

Блохи рода *Xenopsylla*: особенности распространения и паразито-хозяйственных связей

По числу видов род *Xenopsylla* – один из крупных в фауне блох Старого Света. Он насчитывает 75 видов и 10 подвидов, распространенных преимущественно в Афротропической области и субтропической зоне Палеарктической области. Несколько видов обитают в Индо-Малайской и Австралийской областях. В фауне России и сопредельных стран Центральной и Средней Азии род *Xenopsylla*, тяготеющий к полупустынным и пустынным регионам, известен по 10 видам и трем подвидам.

Представители рода паразитируют на широком круге хозяев, включающем сусликов, хомячков рода *Cricetulus*, песчанок, тушканчиков и мышинных (табл. 1). Ряд его видов относятся к синантропным. Так, как и крысиная блоха *Nosopsyllus (N.) fasciatus* (Bosc, 1800), всеветное распространение имеет обитающая на черной и серой крысах в отапливаемых помещениях блоха *Xenopsylla cheopis* (Rothschild, 1903). Космополитическое распространение присуще также *X. brasiliensis* (Baker, 1904).

В общей сложности блохи рода *Xenopsylla* отмечены на 114 видах грызунов 60 родов из шести семейств, из которых виды хомяковых составляют половину (56 видов из 17 родов). Всего же виды этого рода блох были отмечены на 178 видах из 85 родов 19 семейств 10 отрядов млекопитающих. Имеется ряд находок блох этого рода с 18 видов птиц из 15 родов 13 семейств, среди которых, кроме нескольких видов хищных, отмечались воробьинообразные, и, в частности, виды рода *Hirundo* из ласточковых и рода *Oenanthe* из дроздовых. Среди видов рода *Xenopsylla* представлены как узкоспецифичные моноксенные виды, так и виды с очень широким кругом хозяев. В качестве примера последних можно указать блоху *X. conformis* с широким европейско-азиатским-(турано-ирано-центральноазиатским) ареалом, которая, кроме девяти видов песчанок рода *Meriones*, была в общей сложности обнаружена на 62 видах 38 родов восьми отрядов хозяев, включая даже таких случайных как летучие мыши и птицы (табл. 2).

Таблица 1. Типы ареалов и паразито-хозяйинные связи видов рода *Xenopsylla* фауны Афротропической (АФ), Палеарктической (ПА), Индо-Малайской (ИМ) и Австралийской (АВС) зоогеографических областей

Table 1. Types of ranges and host-parasite relations of fleas of the genus *Xenopsylla* in Afrotropical (AT), Palearctic (PA), Indo-Malayan (IM), and Australian (AUS) zoogeographical realm

Типы ареалов	Виды блох	Зоогеографические области				
		АФ	ПА	ИМ	АВС	Космо-политы
Отр. RODENTIA – Грызуны						
Сем. Cricetidae – Хомяковые						
Род <i>Tatera</i> – Гололапые песчанки, татэры						
Восточно-Африканские	<i>Xenopsylla conformis coppensi</i> , <i>X. cornigera</i> , <i>X. difficilis</i> , <i>X. humilis</i> , <i>X. jorgei</i> , <i>X. lobengulai</i> , <i>X. pestanai</i> , <i>X. raybouldi</i> , <i>X. silvai</i> , <i>X. syngenis</i> и <i>X. tanganyikensis</i>	11				
Капские	<i>X. frayi</i> , <i>X. geldenhuysi</i> , <i>X. hipponax</i> , <i>X. mulleri</i> и <i>X. phyllomae</i>	5				
Индийские	<i>X. hussaini</i>			1		
Род <i>Gerbillus</i> – Карликовые песчанки						
Восточно-Африканские	<i>X. bantorum</i> , <i>X. debilis</i>	2				
Капские	<i>X. demeilloni</i> , <i>X. h. hirsute</i> , <i>X. hirsuta multisetosa</i> , <i>X. placidia</i>	4				
Восточно-Средиземноморский	<i>X. dipodilli</i>		1			
Западно-Средиземноморский	<i>X. blanci</i>		1			
Род <i>Meriones</i> – Малые, или гребенщикове, песчанки						
Иранский	<i>X. buxtoni</i>		1			
Турано-Иранский	<i>X. regis</i>		1			
Род <i>Gerbillurus</i>						
Капский	<i>X. davisi</i> , <i>X. sulcata</i>	2				
Род <i>Desmodillus</i>						
Капско-Восточно-Африканский	<i>X. trifaria</i>	1				
Род <i>Rhombomys</i> – Большие песчанки						
Туранский	<i>X. nuttalli</i>		1			

Типы ареалов	Виды блох	Зоогеографические области				
		АФ	ПА	ИМ	АВС	Космо-политы
Род <i>Ellobius</i> – Слепушонки						
Туранский	<i>X. magdalinae</i>		1			
Род <i>Hypogeomys</i>						
Мадагаскарский	<i>X. petteri</i>	1				
Сем. Dipodidae – Тушканчиковые						
Род <i>Dipus</i> – Мохноногие тушканчики						
Туранский	<i>X. conformis dipodilis</i>		1			
Центрально-Азиатский	<i>X. tarimensis</i>		1			
Сем. Gliridae – Соневые						
Род <i>Graphiurus</i> – Африканские сони						
Капский	<i>X. hamula</i>	1				
Сем. Muridae – Мышиные						
Род <i>Aethomys</i> – Акациевые крысы						
Восточно-Африканский	<i>X. cuisancei, X. georychi, X. torta</i>	3				
Восточно-Африканско-Капский	<i>X. versuta</i>	1				
Капский	<i>X. scopulifer, X. zumpti</i>	2				
Род <i>Saccostomus</i>						
Восточно-Африканский	<i>X. angolensis, X. sarodes manyarensis, X. s. sarodes, X. sarodes serengetiensis</i>	4				
Капский	<i>X. bechuanae</i>	1				
Род <i>Mus</i> – Домовые мыши						
Трансавстралийский	<i>X. australiaca</i>				1	
Малайский	<i>X. nesiotis</i>			1		
Западно-Средиземноморский	<i>X. guancha</i>		1			
Род <i>Acomys</i>						
Восточно-Африканский	<i>X. morgandaviesi</i>	1				
Восточно-Средиземноморский	<i>X. acomydis</i>		1			
Род <i>Parotomys</i> – Иглистые мыши						
Капский	<i>X. occidentalis</i>	1				

		Род <i>Cricetomys</i>				
Восточно-Африканский	<i>X. crinita</i>	1				
		Род <i>Thallomys</i>				
Восточно-Африканский	<i>X. graingeri</i>	1				
		Род <i>Lemniscomys</i>				
Восточно-Африканский	<i>X. robertsi</i>	1				
		Род <i>Melomys</i>				
Папуасский	<i>X. papuensis</i>			1		
		Сем. Sciuridae – Белычьи				
		Род <i>Xerus</i>				
Капский	<i>X. cryptonella</i>	1				
		Сем. Bathyergidae – Землекоповые				
		Род <i>Cryptomys</i>				
Капский	<i>X. philoxera</i>	1				
		Отр. LAGOMORPHA – Зайцеобразные				
		Сем. Leporidae – Зайцевые				
		Род <i>Oryctolagus</i> – Кролики				
Западно-Средиземноморский	<i>X. cunicularis</i>			1		
		Отр. CARNIVORA – Хищные				
		Сем. Canidae – Псовые				
		Род <i>Vulpes</i> – Лисицы				
Восточно-Африканский	<i>X. nubica</i>	1				
Капский	<i>X. eridos, X. piriei</i>	2				
Сахаро-Аравийский	<i>X. taractes</i>			1		
Западно-Средиземноморско-Сахаро-Аравийский	<i>X. conformis mycerini</i>			1		
Туранский	<i>X. g. gerbilli, X. gerbilli minax</i>			2		
Турано-Иранский	<i>X. nesokiae, X. persica</i>			2		
Турано-Ирано-Сахаро-Аравийско-Индийский	<i>X. astia</i>			1		
Центрально-Азиатско-Турано-Иранский	<i>X. c. conformi</i>			1		
		Род <i>Canis</i> – Волки				
Космополитический	<i>X. cheopis</i>				1	

Типы ареалов	Виды блох	Зоогеографические области				
		АФ	ПА	ИМ	АВС	Космо-политы
Сем. Felidae – Кошачьи						
Род <i>Felis</i> – Кошки						
Восточно-Африканский	<i>X. aequisetosa</i>	1				
Западно-Средиземноморско-Сахаро-Аравийский	<i>X. ramesis</i>		1			
Сем. Herpestidae – Мангустовые						
Род <i>Cynictis</i> – Желтые мангусты						
Капский	<i>X. erilli</i>	1				
Космополитический	<i>X. brasiliensis</i>					1
Сем. Mustelidae – Куньи						
Род <i>Mustela</i> – Ласки и хорьки						
Туранский	<i>X. skrjabini</i>		1			
Сем. Viverridae – Виверровые						
Род <i>Genetta</i> – Генеты						
Восточно-Африканский	<i>X. nilotica</i>	1				
Отр. ARTIODACTYLA – Парнокопытные						
Сем. Bovidae – Полорогие						
Род <i>Damaliscus</i> – Лиророгие бубалы						
Космополитический	<i>X. c. cheopis</i>					1
Отр. PRIMATES – Приматы						
Сем. Hominidae – Гоминиды						
Род <i>Homo</i> – Люди						
Сахаро-Аравийский	<i>X. gratiosa</i>		1			
Отр. DASYUROMORPHIA – Хищные сумчатые						
Сем. Dasyuridae – Сумчатые куницы						
Род <i>Dasyercus</i> – Гребнехвостые сумчатые мыши						
Малайско-Папуасско-Центрально-австралийский	<i>X. vexabilis</i>			1		

Отр. APODIFORMES – Стрижеобразные

Сем. Apodidae – Стрижины

Род *Apus* – Стрижи

Туранский	<i>X. hirtipes</i>	1			
-----------	--------------------	---	--	--	--

Отр. PROCELLARIIFORMES – Буревестникообразные

Сем. Procellariidae – Буревестниковые

Род *Puffinus* – Настоящие буревестники

Сахаро-Аравийский	<i>X. gratio</i>	1			
-------------------	------------------	---	--	--	--

Отр. PASSERIFORMES – Воробьинообразные

Сем. Hirundinidae – Ласточковые

Род *Hirundo* – Ласточки

Восточно-Африканский	<i>X. trispinis tenuis</i>	1			
Капский	<i>X. t. trispinis</i>	1			

Сем. Turdidae – Дроздовые

Род *Oenanthe* – Каменки

Туранский	<i>X. gerbilli caspica</i>	1			
-----------	----------------------------	---	--	--	--

Род *Xenopsylla* был выделен в начале прошлого века (Glinkiewicz, 1907) (типовой вид: *X. pachyuromyidis* (Glinkiewicz, 1907) = *X. cheopis* (Rothschild, 1903)). Большая часть видов и подвидов данного рода (59 из 85) была описана пятью авторами в период с 1903 по 1960 г. Так, К. Джордан (K. Jordan) и Н. Ротшильд (N. Rothschild) по отдельности и совместно описали в общей сложности 21 вид и два подвида из Афротропической, Индо-Малайской и Палеарктической областей, Де Мелон (De Meillon) – 12 видов и один подвид из Афротропической области, Ф. Смит (F. Smit) – шесть видов из Афротропической и Палеарктической областей. Отечественный автор И.Г. Иофф (I. Ioff) описал пять видов и два подвида с территории бывшего СССР. При этом на территории Палеарктической области из 18 видов и шести подвидов рода *Xenopsylla* большая часть форм (15 видов и шесть подвидов) были описаны в период с 1903 по 1960 годы; на территории Афротропической области из 44 видов и девяти подвидов 46 форм (39 видов и семь подвидов) – с 1901 по 1964 год; с территории Индо-Малайской области – четыре вида были описаны с 1908 по 1933 год. Следует также отметить, что большая часть подвидов (восемь из 10) были описаны позднее – во второй половине прошлого века, в период с 1950 по 1990 год.

Таблица 2. Типы ареалов видов блох рода *Xenopsylla* и количество таксонов их хозяев – млекопитающих и птиц – в различных зоогеографических областях мира

Table 2. Types of ranges of fleas of the genus *Xenopsylla* and the number of taxa of mammals and birds in different zoogeographical regions

№	Типы ареалов и виды блох	Количество таксонов хозяев			
		Виды	Роды	Семейства	Отряд
Австралийская область					
Трансавстралийские					
1.	<i>Xenopsylla australiaca</i>	10	5	1	1
Афротропическая область					
Восточно-Африканские					
2.	<i>X. nubica</i>	34	21	9	4
3.	<i>X. bantorum</i>	12	9	4	2
4.	<i>X. pestanai</i>	5	5	2	1
5.	<i>X. morgandavies</i>	4	4	2	2
6.	<i>X. nilotica</i>	4	4	3	2
7.	<i>X. syngenis</i>	4	4	2	1
8.	<i>X. aequisetosa</i>	3	3	3	2
9.	<i>X. debilis</i>	3	3	2	1
10.	<i>X. robertsi</i>	3	3	1	1
11.	<i>X. torta</i>	3	3	1	1
12.	<i>X. cornigera</i>	2	2	2	1
13.	<i>X. crinita</i>	2	2	1	1
14.	<i>X. georychi</i>	2	1	1	1
15.	<i>X. humilis</i>	2	1	1	1
16.	<i>X. jorgei</i>	2	2	2	1
17.	<i>X. angolensis</i>	1	1	1	1
18.	<i>X. conformis coppensi</i>	1	1	1	1
19.	<i>X. cuisancei</i>	1	1	1	1
20.	<i>X. difficilis</i>	1	1	1	1
21.	<i>X. graingeri</i>	1	1	1	1
22.	<i>X. lobengulai</i>	1	1	1	1
23.	<i>X. raybouldi</i>	1	1	1	1
24.	<i>X. sarodes manyarensis</i>	1	1	1	1
25.	<i>X. s. sarodes</i>	1	1	1	1
26.	<i>X. sarodes serengetiensis</i>	1	1	1	1
27.	<i>X. silvai</i>	1	1	1	1
28.	<i>X. tanganyikensis</i>	1	1	1	1

29.	<i>X. trispinis tenuis</i>	1	1	1	1
Восточно-Африканско-Капские					
30.	<i>X. versuta</i>	5	5	2	1
Капские					
31.	<i>X. philoxera</i>	9	8	5	2
32.	<i>X. piriei</i>	7	6	3	2
33.	<i>X. erilli</i>	6	6	4	2
34.	<i>X. eridos</i>	5	4	3	2
35.	<i>X. hipponax</i>	5	5	2	1
36.	<i>X. h. hirsuta</i>	5	4	2	1
37.	<i>X. hirsuta multisetosa</i>	4	4	2	1
38.	<i>X. hirsuta placidia</i>	4	4	2	1
39.	<i>X. zumpti</i>	4	4	1	1
40.	<i>X. frayi</i>	3	2	2	1
41.	<i>X. scopulifer</i>	3	3	1	1
42.	<i>X. davisii</i>	2	2	1	1
43.	<i>X. hamula</i>	2	2	2	1
44.	<i>X. sulcata</i>	2	2	1	1
45.	<i>X. bechuanae</i>	1	1	1	1
46.	<i>X. cryptonella</i>	1	1	1	1
47.	<i>X. demeilloni</i>	1	1	1	1
48.	<i>X. geldenhuysii</i>	1	1	1	1
49.	<i>X. mulleri</i>	1	1	1	1
50.	<i>X. occidentalis</i>	1	1	1	1
51.	<i>X. phyllomae</i>	1	1	1	1
52.	<i>X. trispinis trispinis</i>	1	1	1	1
Капско-Восточноафриканские					
53.	<i>X. trifaria</i>	3	3	1	1
Мадагаскарские					
54.	<i>X. petteri</i>	1	1	1	1
Индо-Малайская область					
Индийские					
55.	<i>X. hussaini</i>	1	1	1	1
Малайские					
56.	<i>X. nesiotis</i>	2	2	1	1
Малайско-Папуасско-Центральноавстралийские					
57.	<i>X. vexabilis</i>	17	10	3	2

№	Типы ареалов и виды блох	Количество таксонов хозяев			
		Виды	Роды	Семейства	Отряд
Папуасские					
58.	<i>X. papuensis</i>	4	4	1	1
Палеарктическая область					
Сахаро-Аравийские					
59.	<i>X. taractes</i>	8	7	5	3
60.	<i>X. gratiosa</i>	4	4	3	2
Восточно-Средиземноморские					
61.	<i>X. dipodilli</i>	6	3	1	1
62.	<i>X. acomydis</i>	1	1	1	1
Западно-Средиземноморские					
63.	<i>X. blanci</i>	6	3	2	1
64.	<i>X. guanacha</i>	2	2	1	1
65.	<i>X. cunicularis</i>	1	1	1	1
Западно-Средиземноморско-Сахаро-Аравийские					
66.	<i>X. ramesis</i>	25	8	8	4
67.	<i>X. conformis mycerini</i>	21	13	6	3
Иранские					
68.	<i>X. buxtoni</i>	2	1	1	1
Туранские					
69.	<i>X. skrjabini</i>	18	12	5	2
70.	<i>X. gerbilli gerbilli</i>	15	11	8	5
71.	<i>X. gerbilli minax</i>	13	9	6	3
72.	<i>X. hirtipes</i>	12	7	5	3
73.	<i>X. magdalinae</i>	4	3	2	1
74.	<i>X. conformis dipodilis</i>	3	3	2	1
75.	<i>X. nuttalli</i>	3	3	2	1
76.	<i>X. gerbilli caspica</i>	2	2	2	2
Турано-Иранские					
77.	<i>X. nesokiae</i>	8	6	4	2
78.	<i>X. persica</i>	2	2	2	2
79.	<i>X. regis</i>	2	2	1	1
Турано-Иранско-Сахаро-Аравийско-Индийские					
80.	<i>X. astia</i>	18	13	5	3
Центрально-Азиатские					
81.	<i>X. tarimensis</i>	2	2	1	1

Центрально-Азиатско-Турано-Иранские					
82.	<i>X. conformis conformis</i>	46	29	15	7
Космополитические					
83.	<i>X. brasiliensis</i>	24	20	6	2
84.	<i>X. cheopis</i>	15	12	6	3
85.	<i>X. cheopis cheopis</i>	53	42	24	11
	Всего	196	100	34	23

Блоху *X. cheopis* можно отнести к одному из наиболее изученных представителей отряда блох. На примере этого вида были подробно изучены особенности строения скелета и мускулатуры груди (Lewis, 1961), а также механизм прыжка блох (Rothschild, Schlein, 1975). Наиболее детальное исследование и описание ультраструктуры пигидия были также выполнены у блохи *X. cheopis* (Иванов, 1993). Пигидий – уникальная структура, присущая только представителям отряда блох. Он находится на дорсальной поверхности 10-го сегмента брюшка, а его нитевидные рецепторные волоски – трихоботрии, и хордотональные сенсиллы способны воспринимать механические стимулы небольшой интенсивности и, в частности, улавливать слабые потоки воздуха и звуковые колебания воздушной среды. В целом, блохи рода *Xenopsylla* характеризуются чертами высокой специализации: компактным, округлым и относительно коротким телом с длинными прыгательными ногами. Блохи этого рода способны очень активно перемещаться по телу хозяина и среди частиц субстрата гнезда и нор.

Следует указать особенности ряда видов рода *Xenopsylla*, распространенных в других регионах мира. Так, например, один вид рода *Xenopsylla* обнаружен на трубконосых (буревестникообразные отряда Procellariiformes) птицах. В частности, на белолицем буревестнике (*Puffinus (=Calonectris) leucomelas* (Temminck, 1836)) паразитирует *Xenopsylla gratiosa* Jordan et Rothschild, 1923. Ареал этого вида блох охватывает обширную территорию от Канарских островов до побережья Туниса. На представителе семейства ласточковых (Hirundinidae), кроме многих видов блох из других родов и семейств, обнаружены блохи *Xenopsylla trispinis* Waterston, 1911. Этот вид, в частности, собран с гигантской (*Hirundo senegalensis* (L., 1766)) и южноафриканской горной (*H. spilodera* Jerdon, 1841) ласточек в Южной Африке.

В Афротропической области различные виды рода *Xenopsylla* указываются как постоянные паразиты мышиных, среди которых представители таких эндемичных родов как *Thomomys*, *Oenomys*, *Arvicanthis* и *Rhodomys*, а также родов

Pelomys, *Lemniscomys* (в частности, барбарийской полосатой мыши (*L. barbarus* (L., 1766)), *Aethomys*, *Praomys* и *Lophuromys* (желтоточечная жесткошерстная мышь *L. flavopunctatus* Thomas, 1888). Афротропические пышнохвостые крысы (подсем. *Cricetomyiinae*) являются основными хозяевами для блох *Xenopsylla scopulifer* (Rothschild, 1905), *X. aequisetosa* (Enderlein, 1901) и *X. crinite* Jordan et Rothschild, 1922, а представитель соневых (Gliridae) – африканская саванная соя (*Graphiurus murinus* (Desmarest, 1822)) – известна как специфический хозяин блохи *X. hamula* Jordan, 1925.

В целом, видам рода *Xenopsylla* присущ 21 тип ареалов (табл. 2). Среди них половину – 10 типов – составляют ареалы палеарктического типа, что обуславливается размерами и ландшафтно-зональным разнообразием этой части Евразии. Ареалы Палеарктического типа присущи 18 видам и шести подвидам, распространенными в аридных зонах. У 10 видов и пяти подвидов ареалы охватывают Турано-Иранскую подобласть (девять из них эндемичные), и у восьми видов и одного подвида Средиземноморскую и, в меньшей степени, Сахаро-Аравийскую. В Сахаро-Аравийской, наиболее бедной по составу фауны блох в Палеарктике, род *Xenopsylla* насчитывает пять видов.

Африканские ареалы видов рода *Xenopsylla* менее разнообразны, но в этой области распространена их большая часть – 44 вида и девять подвидов, которым присущи пять типов распространения. В Индо-Малайской области представлено четыре вида рода *Xenopsylla*, каждый из которых имеет свои тип ареала.

Из 44 афротропических видов рода *Xenopsylla* 25 имеют восточноафриканские ареалы. Эти виды принадлежат к шести группами, среди которых наиболее полно представлены группы «*brasiliensis*» (15 видов, из них девять – восточноафриканские) и «*nilotica*» (12 видов, из них семь – восточноафриканские). Обе эти группы, а также группы «*hirsuta*» и «*trispinus*», являются афротропическими эндемиками. Блохи группы «*nilotica*» тесно связаны с песчанками рода *Tatera*, а группы «*brasiliensis*» – с африканским мышинными.

Из 19 видов рода *Xenopsylla* представители группы «*erilli*» (насчитывает два вида) и «*eridos*» (восемь видов) распространены в Капской подобласти. Эндемиками данной подобласти являются также четыре вида группы «*hirsuta*». Еще один вид из этой группы (*X. petteri* Lumaret, 1962) обитает за пределами Капской подобласти на Мадагаскаре, где его блохи паразитируют на громадном хомяке, или воалаво (*Hypogeomys antimena* A. Grandidier, 1869). Такие виды из группы «*brasiliensis*» как *X. bechuanae* De Meillon, 1947, *X. hamula* Jordan, 1925, *X. scopulifer* (Rothschild, 1905) и *X. zumpti* Haeselbarth, 1963 распространены от Южной до Центральной Африки, а *X. mulleri* De Meillon, 1947 из группы «*nilotica*» обнаружен во всех подобластях Афротропической области. Виды группы «*brasiliensis*» паразитируют на таких мышинных как мешотча-

тые хомяки рода *Saccostomus*, акациевые крысы родов *Aethomys* и *Thallomys*, африканские мыши рода *Thammomys*, африканские сони рода *Graphiurus* и кустарниковые белки рода *Paraxerus*. Прокормителями блох из других, перечисленных выше групп, служат песчанки родов *Gerbillus*, *Tatera* и ряда других.

В фауне Индо-Малайской подобласти представлены паразит индийской песчанки (*Tatera indica* (Hardwicke, 1807)) – блоха *Xenopsylla hussaini* Sharif, 1930. На хищных сумчатых и кольцехвостых кускусах отмечены блохи *X. vexabilis* Jordan, 1925 с Малайско-Папуасско-Центральноавстралийским ареалом. Этот вид отмечен также на различных видах мышиных. Хозяевами блох *X. astia* в этой области служат песчанки родов *Tatera*, *Meriones* и *Gerbillus*. Из других видов группы «*astia*» Малайский тип ареала имеет также блоха мышиных – *X. nesiotis* (Jordan et Rothschild, 1908), а папуасский – паразит мышиных – блоха *X. papuensis* (Jordan, 1933).

В Австралийской области трансавстралийский ареал имеет паразит мышиных – блоха *X. australiaca* Mardon et Dunnet, 1971. Этот же вид известен с тушканчиковых мышей. Два вида рода *Xenopsylla* известны в Австралийской области с девяти видов крыс. Наиболее широко представлен на крысах (восемь видов) указанный выше *X. vexabilis*.

С песчанками тесно связаны около 16 видов рода *Xenopsylla*. Подсемейство песчанок (подсем. Gerbillinae) относится к сем. Muridae. Песчанки распространены в полупустынях, пустынях и саваннах Старого Света: Передней, Средней, Малой, Центральной и Южной Азии, Северном Прикаспии, Аравии и почти по всей Африке. Они представлены 17 родами (Павлинов и др., 1990). Виды и подвиды рода *Xenopsylla* в общей сложности отмечались на песчанках, относимых к 10 родам (Кучерук, Дарская, 1981): *Tatera*, *Gerbilliscus*, *Gerbilurus*, *Desmodillus*, *Gerbillus*, *Pachyuromys*, *Sekeetamys*, *Meriones*, *Psammomys* и *Rhombomys*. При этом в Палеарктике они паразитируют на песчанках родов *Rhombomys* и *Meriones*, в фауне Афротропической области – на татерах (*Tatera*). Средиземноморско-Сахаро-Аравийское распространение имеют паразиты песчанок *Xenopsylla ramesis* (Rothschild, 1904) и паразит мелких млекопитающих – *Xenopsylla astia* Rothschild, 1911.

В фауне России и сопредельных стран из 10 видов рода *Xenopsylla* на песчанках паразитируют семь. Это, в частности, *X. c. conformis* (Wagner, 1903), *X. g. gerbilli* (Wagner, 1903), *X. g. caspica* Ioff, 1950, *X. g. minax* Jordan, 1926, *X. hirtipes* Rothschild, 1913, *X. nuttalli* Ioff, 1930, *X. persica* Ioff, 1946, *X. regis* (Rothschild, 1903) и *X. skrjabini* Ioff, 1930. Все они относятся к преимущественно палеарктической группе видов «*conformis*». Виды *X. nubica*, *X. conformis dipodis* и *X. skrjabini* также часто отмечаются на различных видах тушканчиков (Dipodidae) родов *Jaculus*, *Dipus* и *Paradipus* в открытых ландшафтах Северной Африки, Передней и Средней Азии.

На территории Палеарктики распространен ряд небольших по объему семейств мышиных, ведущих подземный образ жизни. Так, слепушонок рода *Ellobius* относят к подсем. Microtinae или выделяют в самостоятельное подсем. Ellobiinae, или слепушонковых. В роде *Ellobius* выделяют 3–4 вида, распространенных в степной зоне Евразии от Южной Украины до Тувы, Монголии и Северо-Западного Китая. Специфическими паразитами этих зверьков являются *Xenopsylla magdalinae* Ioff, 1935. На территории Кавказа *X. magdalinae* паразитирует на обыкновенной слепушонке (*Ellobius talpinus* (Pallas, 1770)), которая в регионе является единственным представителем рода *Ellobius*. Однако на остальной части своего ареала блоха *X. magdalinae* паразитирует на других видах этого рода.

Представители рода *Xenopsylla*, паразитирующие на песчанках, значительно различаются по частоте питания и яйцекладки в разные сезоны. В экспериментах выявлено, что имаго *X. conformis* при температуре 5–7°C не размножаются и питаются 0.7 раз в сутки, а при повышении температуры до 18–22°C питание учащается до 3.5 раза в сутки (Дарская, 1970). При этом самки совершают 2.0–3.3 кладок яиц. Метаморфоз протекает в норах за счет радиационного прогрева почвы (Дарская, 1977).

Виды рода *Xenopsylla*, паразитирующие на песчанках, – переносчики возбудителя чумы

Ниже приведены сведения о распространении, специфичности паразито-хозяйственных связей видов рода *Xenopsylla* – паразитов песчанок Палеарктики и данные об обнаружении зараженными чумой особей блох в естественных условиях и их эпизоотологическом значении (Ралль, 1960; Каримова, Неронов, 2007; Гончаров и др., 2013; Слудский, 2014).

***Xenopsylla buxtoni* Jordan, 1949**

Иранский, Центральнопалеарктический, Азиатский (несибирский) тип ареала. Ареал: Иран.

Хозяева: малые песчанки рода *Meriones* – персидская (*M. persicus* (Blanford, 1875)), Виноградова (*M. vinogradovi* Neptner, 1931), ливийская, или краснохвостая (*M. libycus* (Lichtenstein, 1823)), переднеазиатская (*M. tristrami* (Thomas, 1892)) (Hopkins et Rothschild, 1953; Klein et al., 1963; Фаранг-Азад, 1972).

Инфицированность возбудителем чумы: обнаружен зараженным в естественных условиях на территории Ирана (Гончаров и др., 2013). Наряду со *Stenoponia insperata* Weiss, 1930 является одним из основных переносчиков в Курдо-Иранском горно-степном очаге (основные носители – песчанки: персидская, малоазийская, краснохвостая и Виноградова), расположенном на северо-востоке Ирака, западной части Ирана и юго-востоке Турции (Варшавский, Козакевич, 1984). Высказано предположение (Каримова, Неронов, 2007), что *Xenopsylla buxtoni* может быть одним из основных переносчиков в Анатолийско-Армянском природном очаге чумы (с основными носи-

телями персидской песчанкой и азиатским сусликом (*Spermophilus xanthopygmnus* (Bennett, 1835)). В Турецко-Сирийском равнинном полупустынно-пустынном очаге чумы, где, вероятно, основными носителями являются несколько видов песчанок, основным переносчиком, скорее всего, также является *Xenopsylla buxtoni* (Каримова, Неронов, 2007).

Xenopsylla conformis (Wagner, 1903)

Сахаро-Аравийско-Турано-Ирано-Центральноазиатский, Северо-Африканско-Азиатский (несибирский), Южно-Транспалеарктический тип ареала. Ареал: Алжир, Тунис, Египет, север Саудовской Аравии, Иордания, Сирия, Иран, Ирак, страны Закавказья, Нижнее Поволжье, Казахстан, пустыни Средней Азии, Афганистан, Внутренняя Монголия до восточной части пустыни Гоби.

Хозяева: малые песчанки рода *Meriones* – Сундавелла (*M. crassus* (Sundevall, 1842)), ливийская, переднеазиатская, Виноградова, тамарисковая (*M. tamariscinus* (Pallas, 1773)), когтистая, или монгольская (*M. unguiculatus* (Milne-Edwards, 1867)). Другие песчанковые (подсем. Gerbillinae) – дневные песчанки рода *Psammomys*, жирнохвостые песчанка рода *Pachyuromys*, карликовые песчанки рода *Gerbillus*, пушистохвостые песчанка рода *Sekeetamys*, а также индийская голопалая песчанка (*Tatera indica* (Hardwicke, 1807)) (Wagner, Wassilief, 1933; Hoogstraal, Traub, 1965; Фаранг-Азад, 1972; Lewis, 1972, 1967; Cooreman, 1973; Hastriter, Tipton, 1975; Klein et al., 1975 a, b; Misonne, 1977; Beaucournu, Hellal, 1977; Beaucournu, Kowalski, 1985; Beaucournu, Launay, 1990). В общей сложности блохи обнаружены на 38 видах млекопитающих 21 рода из восьми семейств. Кроме случайных находок на птицах и хищных, блохи этого вида отмечались также на ряде других семейств грызунов и, в частности, среди тушканчиковых (Dipodidae) отмечались как хозяева тушканчик Хотсона (*Allactaga hotsoni* Thomas, 1920), тушканчик Северцова (*A. severtzovi* Vinogradov, 1925), тушканчик-прыгун (*A. sibirica* (Forster, 1778)), мохноногий тушканчик (*Dipus sagitta* (Pallas, 1773)), длинноухий тушканчик (*Euchoreutes naso* Sclater, 1891), тушканчик Бланфорда (*Jaculus blanfordi* (Murray, 1884)), а также обыкновенный емуранчик (*Scirtopoda telum* (Lichtenstein, 1823)). Среди беличьих блохи *Xenopsylla conformis* были собраны с тонкопалого суслика (*Spermophilopsis leptodactylus* (Lichtenstein, 1823)), даурского (*Spermophilus dauricus* (Brandt, 1843)) и желтого (*Spermophilus fulvus* (Lichtenstein, 1823)) сусликов.

Подвиды: *X. c. dipodis* – на тушканчиках в Средней Азии. *X. c. mycerini* (Rothschild, 1904) – на песчанке (*Gerbillus campestris* (Loche, 1867)) в Египте, Алжире, Тунисе, Сирии. *X. c. conformis* – на песчанках в Северной Африке, Передней (Сирийская пустыня и север Саудовской Аравии), Средней и Центральной Азии, Казахстане (Тифлов и др., 1977; Lewis, Lewis, 1990).

Среднегодовые индексы обилия этого подвида на краснохвостой песчанке в Закавказском равнинно-предгорном очаге чумы составляют 0.2–1.3 (Природные..., 2004). Изучение многолетней динамики численности этого вида в Закавказском равнинно-предгорном очаге чумы (Ширанович и др., 1977) позволило установить, что в наибольшей степени на блох влияли погодные условия – в теплые и сухие годы численность имаго *X. c. conformis* была достоверно выше, чем в дождливые и холодные. При этом для развития эпизоотий чумы в данном природном очаге численность рассматриваемого вида оказалась одним из определяющих факторов.

Блохи этого вида в условиях эксперимента питались на белых мышах в среднем один раз в двое суток, что значительно реже, чем у крысиных блох (*Xenopsylla cheopis* и *Nosopsyllus fasciatus* (Bosc, 1800)). У большинства имаго проводили второе кровососание в течение одних суток после первого, но существенно чаще, чем у блох малого суслика (через четверо суток у *Citellophilus tesquorum* (Wagner, 1898)) пившими были 70.0% особей, а у *Neopsylla setosa* (Wagner, 1898) – 42.3% (Новокрещенова и др., 1968б).

Инфицированность возбудителем чумы: данный подвид считается основным переносчиком чумы в Закавказье – в Приараксинском низкогорном очаге (основной носитель – песчанка Виноградова). В Копетдагском пустынном очаге чумы (основные носители – большая и краснохвостая песчанки) этот подвид является одним из двух основных переносчиков инфекции, наряду с *X. nuttalli* Ioff, 1930. В Волго-Уральском пустынном (основные носители – полуденная и гребенщикова песчанки), а также в Закавказском равнинно-предгорном очаге (основной носитель – краснохвостая песчанка) *X. c. conformis* также один из двух основных переносчиков, вместе с блохой *Nosopsyllus laeviceps* (Wagner, 1909) (Природные..., 2004; Каримова, Неронов, 2007). В Урало-Эмбинском, Каракумском, Муюнкумском и Таукумском пустынных и Прикаспийском песчаном природных очагах чумы *X. c. conformis* является второстепенным переносчиком инфекции. В Прибалхашском пустынном очаге блохи этого подвида паразитируют преимущественно на полуденной песчанке и относятся к случайным переносчикам (Природные..., 2004; Каримова, Неронов, 2007). В Волго-Уральском песчаном очаге чумы при изучении особенностей течения эпизоотий в 1997–1999 г. установлено, что индексы доминирования и индексы обилия блохи *X. conformis* на эпизоотических участках были статистически выше, чем на участках, где эпизоотий не выявляли (Сараев и др., 2019).

В Ирано-Афганском низкогорном пустынном очаге чумы (основные носители – большая и краснохвостая песчанки) данный подвид, вероятно, является одним из двух основных переносчиков инфекции, наряду с *X. nuttalli* (Варшавский, Козакевич, 1984; Каримова, Неронов, 2007).

В экспериментальных условиях, приближенным к естественным в норах большой песчанки (температура +4°C, относительная влажность 80–95%), в серии опытов доказана способность большей части взятых в эксперимент блох *X. conformis* сохранять в своем организме чумной микроб до 122 дней (срок наблюдений) и передавать возбудитель интактным зверькам (Акиев и др., 1968). В лабораторных условиях показана способность этих блох образовывать блок преджелудка у 54–86% от всех зараженных особей (Мокриевич и др., 1983).

В экспериментах при содержании инфицированных блох, проведенных в разные сезоны года при температуре от 12 до 22°C, уровень блокообразования у данного вида составлял: при кормлении на белых мышках 50–84.6%, на тамарисковых песчанках – 27.2–37.0%; на краснохвостых песчанках – 36.0–65.3%. Средний срок жизни блокированных блох составлял 2.3 суток (Загнибородова и др., 1979; Ващенко, 1984).

***Xenopsylla gerbilli* (Wagner, 1903)**

Туранский, Центральнопалеарктическо-туранский тип ареала. Ареал: Передняя, Средняя и Центральной Азии от Каспия до Южной Монголии и Северного Китая.

Паразитирует на песчанках, главным образом, на большой песчанке (*Rhombomys opimus* (Lichtenstein, 1823)) (Hopkins, Rothschild, 1953; Иофф и др., 1965). Блохи *Xenopsylla gerbilli* обнаружены на малом тушканчике и тушканчике Северцова, а также на тонкопалом и желтом суслике.

Подвиды: *Xenopsylla gerbilli* (Wagner, 1903) – южные районы Туркмении и Узбекистана, Иран; *X. caspica* Ioff, 1950 – Средняя Азия; *X. minax* Jordan, 1926 – Средняя Азия, Казахстан, Китай.

***Xenopsylla gerbilli caspica* Ioff, 1950**

Ареал: Средняя Азия, центральная часть пустынных ландшафтов, на севере и на юге региона почти не встречается (Иофф и др., 1965).

В Северных Кызылкумах прослежены закономерности жизнедеятельности этой блохи в пределах микробиотопа большой песчанки (Климова, 1972). Всего использованы данные по раскопке 210 нор большой песчанки и очесу 807 зверьков, с которых собрано было 64579 имаго *X. gerbilli caspica*. Установлено, что сезонный ход численности характеризуется двумя пиками – в июне-начале июля и в октябре-ноябре. Размножение начинается в марте, первые молодые блохи появляются в мае. При первом пике численности количество имаго на одну нору большой песчанки достигает 1085–3010 насекомых (в среднем 671.4). В это же время молодые блохи массово мигрируют ко входам нор и на поверхность, где их скопления достигают нескольких сотен особей. Далее, в течение лета, численность имаго снижается, достигая годового минимума в сентябре. В октябре-ноябре размножающиеся самки встречаются единично, подавляющее большинство имеет развитое жировое тело и реже питается.

В это время наблюдается второй пик численности, с увеличением количества имаго на одну колонию в 1057–2134 особей (в среднем 520 блох на нору).

Показательно сезонное распределение блох по микробиотопу. Летом, при крайне высоких наружных температурах воздуха и некомфортной температуре в нижних горизонтах норы (на глубине 320 см этот показатель колеблется в пределах 11–16°C) большинство блох концентрируется в кормовых камерах большой песчанки (72.5% особей). На хозяевах находится 25.1% блох и лишь 1.7% встречаются в верхних ходах норы. Осенью, когда глубинные горизонты почвы прогреваются до 17.2–17.6°C, песчанки подготавливают норы к зимнему сезону. В это время основная часть блох (88.5%) находится в кормовых камерах, остальные распределялись между нижними ходами (2.4%), зимовочными гнездами (5%) и хозяевами (4.1%). Зимой, в гнездовых камерах, расположенных в нижнем глубинном поясе, сосредотачивается 75.6% всех имаго, в кормовых камерах, находящихся ближе к поверхности, находится только 13.6% этих насекомых. В весенний период поверхность почвы нагревается, и основная часть блох мигрирует в кормовые камеры (66.9%), остальные по большей части распределяются между хозяевами (11.6%) и выводковыми гнездами (8.3%). Специально подчеркивается, что подобная сложность поведения блох этого вида в плане изменения предпочитаемой части используемого микробиотопа должна учитываться при проведении учетных работ по оценке численности блох рода *Xenopsylla* (Климова, 1972).

В сериях масштабных опытов показано, что в апреле около 15% блох данного подвиды одновременно находится в шерсти больших песчанок, в осенний период этот показатель снижается до 7%. Средний период нахождения блохи в шерсти зверька составляет в апреле 7.2 часа, в октябре – 16.8 часа (Солдаткина, Легошина, 1968).

Инфицированность возбудителем чумы: обнаружен зараженным в естественных условиях (Приаралье) (Гончаров и др., 2013). В Каракумском пустынном очаге чумы подвид является одним из трех основных переносчиков, наряду с *X. g. gerbilli* и *X. hirtipes* (Каримова, Неронов, 2007). По другим данным данный подвид выступает в роли основного переносчика только на Сарыкамьшском участке Каракумского пустынного очага и на большинстве участков (кроме крайнего севера) Кызылкумского пустынного очага (Природные..., 2004).

В условиях эксперимента при кормлении на белых мышах уровень блокообразования у этой блохи варьировал при 18–20°C от 8.8 (осенью) до 28.8% (весной). При содержании в условиях более высокой температуры (22–24°C) данный показатель составил 41.0% (Ващенко, 1984).

Были изучены особенности блокообразования и инфекционного потенциала у блох *X. gerbilli caspica*, взятых из разных популяций в Кызылкумском природном очаге чумы (Сержанов и др., 1979). Для опытов использован местный вирулентный штамм

чумы, подкормки проводили на белых мышах. Блохи для экспериментов собраны с колоний большой песчанки из аллювиальной равнины старого русла Сыр-Дарьи (урочище Достанбек), грядово-ячеистых песков центральной части очага (урочище Жалаулы) и побережья Аральского моря (урочище Шеймахан). Первый участок характеризовался короткими межэпизоотическими периодами (3–4 года) и стойким сохранением эпизоотий чумы, во втором эпизоотии протекали лишь периодически и имели эфемерный характер, на третьем участке возбудитель чумы не обнаруживался. В результате проведенных опытов было установлено, что инфекционный потенциал у блох из разных популяций неодинаков. У блох достанбекской популяции интенсивность блокообразования оказалась значительно выше (54%), чем у насекомых из жалаулинской популяции (40%) и шейхаманской (21%). Блохи *X. gerbilli caspica* из достанбекской и жалаулинской популяций оказались способными к длительному сохранению возбудителя чумы в своих организмах. Так, на 32-е сутки эксперимента (срок наблюдения) у достанбекской группы заблокированными оказалось 12.5% блох, у жалаулинской – 2.5%, у шейхаманской популяции образование блоков полностью прекратилось на 28-е сутки.

***Xenopsylla gerbilli gerbilli* (Wagner, 1903)**

Ареал: южные и западные районы Туркмении и Узбекистана, Иран (Иофф и др., 1965; Фаранг-Азад, 1972).

В Центральных Кызылкумах имаго паразитирует на больших песчанках в течение всего года. Численность вида значительно варьирует по сезонам и годам – от 1.0 до 8.3 на одну песчанку и от 1.0 до 96.2 на одну колонию. Максимум численности приходится на период с февраля по апрель. Размножение происходит в течение всего года. Массовый выплод молодых блох регистрируется с июня по декабрь. В сравнении с *X. hirtipes* проявляют несколько большую привязанность к хозяину (Загнибородова, 1968).

Инфицированность возбудителем чумы: обнаружен зараженным в естественных условиях на территории Туркмении (Гончаров и др., 2013). Является основным переносчиком на участке юго-востока Каракумов в Каракумском пустынном очаге чумы (Природные..., 2004). Относится к второстепенным переносчикам в Копетдагском пустынном очаге чумы и случайным, в силу низкой численности, в Таукумском пустынном очаге (Природные..., 2004).

***Xenopsylla gerbilli minax* Jordan, 1926**

Ареал: Средняя Азия, Казахстан, Китай (Иофф и др., 1965).

В Бетпакалинском природном очаге чумы (Южно-Казахстанская и Карагандинская области Республики Казахстан) основными носителями считаются два вида – большая и краснохвостая песчанка (Природные..., 2004). Среди 110 штаммов воз-

будителя чумы, полученных от грызунов за период с 1983 по 2013 г., от этих видов изолировано 51 и 54 культуры чумного микроба, соответственно. Из 90 штаммов, выделенных от блох, 67% получено от блох большой песчанки. Среди трех выделяемых ландшафтно-эпизоотологических районов (ЛЭР) в Шолакеспинском основными переносчиками считаются *X. gerbilli minax* и *Coptosylla lamellifer* (Wagner, 1895); в Западном Бетпақдалинском *Xenopsylla gerbilli minax*, *Coptosylla lamellifer* и *Nosopsyllus laeviceps*; в Каракойынском – *Xenopsylla skrjabini* и *Coptosylla lamellifer*, а *Xenopsylla gerbilli minax* на его территории вообще не встречается (Сажнев и др., 2018).

Подвид является основным переносчиком на участке песков Арыскумы (Зааральский песчаный очаг) и в Муюнқумском песчаном очаге чумы. В Прибалхашском пустынном очаге данный подвид играет роль одного из трех основных переносчиков чумы, наряду с *X. skrjabini* и *X. hirtipes* (Природные..., 2004).

При экспериментальном заражении 61 особи больших песчанок блохами данного подвида, инфицированными чумой, 41 грызун погиб, в 17 случаях от павших зверьков удалось выделить чистую культуру чумного микроба (Бибикова и др., 1968а). При кормлении инфицированных блох этого вида на белых мышах при температуре 22–24°C уровень блокообразования составил 50.0%. Инфицированные блохами большие песчанки погибали от генерализованной инфекции в 20.0–28.3%, полуденные песчанки – в 7.2% случаев (Ващенко, 1984).

***Xenopsylla hirtipes* Rothschild, 1913**

Туранский, Азиатско (несибирские), Центральнопалеарктическо-туранский тип ареала. Ареал: Средняя Азия и Китай (Синьцзян-Уйгурский автономный район).

Хозяева: паразитирует, преимущественно, на большой песчанке, реже встречаясь на других мелких млекопитающих – представителях пустынной фауны Средней и Центральной Азии. В частности, был собран с таких видов песчанок как *Meriones chengi* Wang, 1964 и *M. erythrorus* (Gray, 1842), полуденной (*M. meridianus* (Pallas, 1773)), тамарисковой и когтистой песчанок, а также с тонкопалого и желтого сусликов.

Предпочитает биотопы с закрепленными и слабо закрепленными песками, на участках с твердым грунтом встречается редко (Июфф и др., 1965; Гончаров и др., 1989; The Atlas..., 2000; Гончаров и др., 2013).

В Центральных Кызылкумах имаго паразитирует на больших песчанках в течение всего года. Численность вида значительно варьирует по сезонам и годам – от 0.8 до 8.5 на одну песчанку и от 0.8 до 122.2 на одну колонию. Максимум численности приходится на период с февраля по апрель. Размножение происходит в течение всего года. Массовый выплод молодых блох регистрируется с июня по декабрь (Загниборова, 1968).

Инфицированность возбудителем чумы: основной переносчик на большинстве участков Каракумского и Каракумского песчаных очагов чумы и второстепенный в Муюнкумском песчаном очаге. В Таукумском пустынном очаге чумы данный вид является одним из двух основных переносчиков инфекции, наряду с *X. skrjabini*. В Прибалхашском пустынном очаге *X. hirtipes* – один из трех основных переносчиков чумы, наряду с блохами *X. skrjabini* и *X. gerbilli minax* (Природные..., 2004; Каримова, Неронов, 2007).

В условиях эксперимента инфицированные чумой блохи этого вида выживали при температуре 8–10°C около одного месяца, при 20–22°C – 17.3 дня, при 25–28°C – 7.2 дня. При этом блохи, содержащиеся при низкой температуре, не образовывали блока преджелудка, а среднее число микробных клеток на одну блоху составляло 391755. При температуре 20–22°C за подкормку блокировалось 2% взятых в опыт блох с содержанием возбудителя в одном насекомом в среднем 811627 микробных клеток (максимальный показатель – 22.6 млн м. к.). При культивировании в условиях высоких температур блокировалось 5.2% всех блох, но число микробных тел на одну особь составляло лишь 19645 (Бибикова и др., 1968а).

В нескольких экспериментах, при содержании при температуре 11–22°C и подкормках на белых мышах, инфицированные чумой блохи *X. hirtipes* образовывали блоки от 51.2 до 75.5% случаев, при подкормках на больших песчанках – от 51.0 до 65.0% (Загнибородова и др., 1979). Это свидетельствует о незначительном влиянии фактора прокормителя в сезонном аспекте формирования агрегированных форм чумного микроба. Средний срок жизни блокированных блох этого вида составлял 2.1 суток.

***Xenopsylla hussaini* Sharif, 1930**

Ирано-Индийский, Центрально-Палеарктическо-Западно-Индо-Малайский тип ареала. Ареал: Иран, Северная Индия.

Основным прокормителем этой блохи является индийская голопалая песчанка (Hopkins et Rothschild, 1953; Фаранг-Азад, 1972).

Инфицированность возбудителем чумы: не установлена.

***Xenopsylla nuttalli* Ioff, 1930**

Туранский, Азиатский (несибирский), Центральнопалеарктическо-Туранский тип ареала. Ареал: Передняя, Средняя Азия и Казахстан. От предгорий западной части Копет-Дага до южных частей Устюрта и от побережья Каспия до Заузбойского плато на востоке (Иофф и др., 1965).

Хозяева: на большой песчанке в западной части ее ареала, а также с тонкопалого и желтого сусликов.

Инфицированность возбудителем чумы: обнаружен зараженным в естественных условиях на территории Туркмении (Гончаров и др., 2013). На участке Красноводского

плато Каракумского пустынного очага чумы является одним из двух основных переносчиков вместе с *X. hirtipes* (Природные..., 2004). В Копетдагском пустынном очаге чумы данный вид является одним из двух основных переносчиков инфекции, наряду с *X. conformis* (Природные..., 2004). В Ирано-Афганском низкогорном пустынном очаге чумы (основные носители – большая и краснохвостая песчанки) данный вид, вероятно, один из двух основных переносчиков инфекции, наряду с *X. c. conformis* (Варшавский, Козакевич, 1984; Каримова, Неронов, 2007).

В нескольких экспериментах при содержании при температуре 11–22°C и подкормках на белых мышах инфицированные чумой блохи *X. nuttalli* образовывали блоки от 47.5 до 78.0% случаев, при подкормках на больших песчанках – от 28.3 до 67.0% (Вашенок, 1984). В опытах, проведенных в летний период с подкормками насекомых на белых мышах, при достаточно большой выборке (200 особей) у этого вида был получен уровень блокообразования в 100% (Загнибородова и др., 1979). Продолжительность блокообразования у блох *X. nuttalli* составила от 2 до 12 суток. Блокированные блохи жили в среднем 2.7 суток.

***Xenopsylla persica* Ioff, 1946**

Турано-Иранский, Азиатский (несибирский), Центральнопалеарктический тип ареала. Ареал: Туркмения и Афганистан – горы Большой Балхан, Копет-Даг, предгорья Паропамиза.

Хозяева: основной хозяин – краснохвостая персидская песчанка (Иофф и др., 1965; Фаранг-Азад, 1972).

Инфицированность возбудителем чумы: не установлена.

***Xenopsylla regis* (Rothschild, 1903)**

Турано-Иранский, Азиатский (несибирский), Центральнопалеарктический тип ареала. Ареал: Передняя и Средняя Азия – Йемен, Туркмения.

Хозяева: преимущественно на королевской песчанке (*Meriones rex* Yerbury et Thomas, 1895). Известен также с большой песчанки (Иофф и др., 1965; Lewis, Lewis, 1990).

Инфицированность возбудителем чумы: не установлена.

***Xenopsylla skrjabini* Ioff, 1930**

Турано-Иранский, Азиатско (несибирский), Центральнопалеарктический тип ареала. Ареал: Средняя и Центральная Азия – от Каспийского моря до Восточной Монголии, Синьцзян-Уйгурского автономного района и провинции Внутренняя Монголия в Северном Китае.

Хозяева: преимущественно на большой песчанке, попадает в сборах с других видов мелких млекопитающих, свойственных фауне бореальных пустынь и полупустынь Палеарктики. Находки также имеются с хомяка Эверсмана (*Cricetulus evermanni* (Brandt, 1859)) и серого хомячка (*C. migratorius* (Pallas, 1773)), полуденной, тамари-

сковой и когтистой песчанок, а также большой песчанки и тарбаганчика (*Pygeretmus pumilio* (Kerr, 1792)), малого суслика (*Alactagulus pygmaeus* (Pallas, 1779)), гобийского тушканчика (*A. bullata* G. Allen, 1925), тушканчика-прыгуна, пятипалого карликового тушканчика (*Cardiocranius paradoxus* Satunin, 1903), мохноногого тушканчика, обыкновенного емуранчика и желтого суслика (Иофф и др., 1965; Гончаров и др., 1989; The Atlas..., 2000).

В Урало-Эмбинском природном очаге чумы среднемноголетняя численность оценивается в 1000–1200 имаго на 1 га, в Приаральско-Каракумском – в 500–600 имаго на 1 га (Природные..., 2004). В условиях Приаральских Каракумов показано (Золотова и др., 1975), что средняя численность этого вида по годам значительно варьирует. Так, в 1969 г. она составляла 2490 блох на 1 га, в 1970 г. она снизилась почти вдвое (1796 особей на 1 га), а в 1971 г. сохранилась почти на уровне предыдущего года (1431 блоха). При наблюдениях за генеративной активностью данного вида установлено, что ранняя и теплая весна вызывает массовое включение блох в размножение. Холодная и затяжная весна сдвигает начало размножения на более поздние сроки. Откладка яиц продолжается в течение всего теплого периода года – с апреля по сентябрь, максимальные показатели отмечаются в мае, в сентябре откладываются яйца только единичные блохи (Золотова и др., 1975).

Характерными особенностями *Xenopsylla skrjabini* в условиях Урало-Эмбинского природного очага чумы были достаточно стабильная, по сравнению с другими представителями рода *Xenopsylla*, численность и преимущественная концентрация в верхних горизонтах нор большой песчанки (Старожицкая, 1970). По представленным данным, подавляющее большинство имаго этого вида встречается по ходам на глубине 20–50 см от поверхности и даже зимой этот вид не обнаруживается глубже 70 см.

Инфицированность возбудителем чумы: в Урало-Эмбинском, Северо-Приаральском, Приаральско-Каракумском, Зааральском (участок Дарьялыктакыр), Мангышлакском, Устюртском и Предустюртском пустынных очагах чумы является единственным основным переносчиком инфекции. В Кызылкумском пустынном очаге считается основным переносчиком в северной его части (в пределах Республики Казахстан). В Таукумском пустынном очаге чумы данный вид является одним из двух основных переносчиков инфекции, наряду с *X. hirtipes*. В Прибалхашском пустынном очаге данный подвид является одним из трех основных переносчиков чумы, наряду с *X. gerbilli minax* и *X. hirtipes*. В силу невысокой численности отмечен как второстепенный переносчик в Муюнкумском песчаном очаге чумы (Природные..., 2004; Каримова, Неронов, 2007; Гончаров и др., 2013).

В Монголии, среди 46 описанных природных очагов чумы (Вержущкий, Адыясурэн, 2019), в подавляющем большинстве эпизоотический процесс обеспечивается

сурками и их блохой *Oropsylla silantjewi* (Wagner, 1898). Только два очага полностью связаны с песчанками – Южно-Гобийский (основной носитель – большая песчанка) и Замын-Удский (основной носитель – монгольская песчанка). В первом единственном основным переносчиком является блоха *Xenopsylla skrjabini*, во втором – к основным переносчикам относят *X. skrjabini*, *Nosopsyllus laeviceps* и *Neopsylla pleskei* Ioff, 1928.

Замын-Удский природный очаг чумы является трансграничным, на территории Китая он обозначается как Эрлянский. Считается, что перечисленные для монгольской части очага виды блох также являются основными переносчиками на китайской стороне, но по соотношению выделяемых культур на первом месте стоит *Nosopsyllus laeviceps* (34.4% от всех выделенных от эктопаразитов штаммов чумного микроба), на втором – *Xenopsylla conformis* (24.7%) и на третьем – *Neopsylla pleskei* (6.0%).

Среди других природных очагов чумы в Китае имеется еще один природный очаг песчаночьего типа – Джунгарский песчаный, где наиболее массовый вид грызунов (большая песчанка) является и основным носителем чумы. Здесь единственным основным переносчиком считается *Xenopsylla skrjabini*. На большую песчанку и этот вид блох приходилось 92.3% от всех штаммов возбудителя чумы, выделенных в этом очаге (Вержущий, 2022). Кроме того, в Китае имеется ряд очагов чумы крысиного типа, с основным переносчиком *X. cheopis*, эти очаги будут рассмотрены в отдельной публикации.

На территории Приаральско-Каракумского природного очага чумы, численность данного вида стабильна и оценивается в 35–70 тысяч имаго на 1 км² (Айсауэтов и др., 2019).

В опытах при содержании 238 блох этого вида при температуре 14–16°C и кормлении через 3–4 дня на больших песчанках и малых сусликах уровень блокообразования составил 24.7%, при ежедневных (или через день) подкормках 132 блох этот показатель достиг 54.0%. При содержании в условиях более высокой температуры (20–24°C) картина изменилась – при подкормках через три дня в опыт взято 212 блох) блокировалось 62.0% особей, при ежедневных или через день в опыте задействовано 131 блоха) – уровень блокообразования снизился до 45.9% (Бибиковой и др., 1968б).

В опытах показано, что уровень блокообразования у блох этого вида при содержании от 16.0 до 21.0°C в существенной степени зависел от длительности подкормок насекомых – при увеличении продолжительности подкормки с 3 до 18–24 часов и сокращении интервала между подкормками с двух до одних суток число заблокированных особей возрастало с 20–40 до 80%. При условиях питания, близких к природным, этот показатель был близок к 50%, практически не меняясь по сезонам. При этом при кормлении на белых мышах уровень блокообразования в разных опытах варьировал от 50.0 до 98.5%, при подкормках на больших песчанках – от 16.4 до 81.5% (Новокрещенова и др., 1968а).

ОБСУЖДЕНИЕ

Роль каждого вида блох в природном очаге чумы может быть оценена по совокупности данных. Наибольшее значение при этом придают паразитированию имаго на основных носителях чумы, частоте и регулярности встреч зараженных возбудителем особей в природе, сезонности существования имаго, активности их нападения на хозяев, питания и размножения, способности трансмиссии возбудителя чумы.

Сведения о представителях рода *Xenopsylla*, паразитирующих на песчанках, основаны, главным образом, на данных о распределении имаго между телом хозяина и его убежищем. В природе в холодное время года имаго *Xenopsylla* неактивны и находятся в ходах нор песчанок, а весной с наступлением тепла начинают интенсивно нападать на хозяина.

В 18 природных очагах чумы песчаночьего типа на территории России и сопредельных стран блохи рода *Xenopsylla* являются основными переносчиками (табл. 3). Это, в частности, блоха *X. skrjabini* в Урало-Эмбинском пустынном, Предустюртском пустынном, Устюртском пустынном, Северо-Приаральском пустынном, Арыкумско-Дарьялыктакырском (Зааральском) пустынном, Мангышлакском пустынном, Приаральско-Каракумском пустынном, Прибалхашском пустынном, Такумском пустынном очагах; *X. hirtipes* – в Каракумском пустынном очаге; *X. g. gerbilli* – в Копетдагском пустынном очаге; *X. g. minax* – в Бетпакдалинском и Мойынкумском пустынном очагах; *X. conformis* – в Волго-Уральском песчаном, Приараксинском низкогорном и Закавказском равнинно-предгорном очагах; *X. gerbilli* – в Арыкумско-Дарьялыктакырском пустынном очаге. Только в Прикаспийском песчаном очаге основной переносчик – это *Nosopsyllus laeviceps* (Кадастр..., 2016).

Естественная зараженность возбудителем чумы отмечена для 13 видов рода *Xenopsylla* – паразитов песчанок: *Xenopsylla astia*, *X. buxtoni*, *X. c. conformis*, *X. eridos* (Rothschild, 1904), *X. gerbilli caspica*, *X. g. gerbilli*, *X. g. minax*, *X. h. hirsuta* Ingram, 1928, *X. hirtipes*, *X. nubica* (Rothschild, 1903), *X. nuttalli*, *X. philoxera* Hopkins, 1949, *X. piriei* Ingram, 1928, *X. skrjabini*, *X. versuta* Jordan, 1925.

Способность передавать возбудителя чумы в эксперименте установлена для *X. astia*, *X. skrjabini*, *X. hirtipes*, *X. nuttalli*, *X. conformis*, *X. gerbilli caspica* и *X. minax*. Они относятся к высокоактивным переносчикам, за исключением активного переносчика *X. astia* (Ващенко, 1988, 1997). 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.

Таким образом, блохи рода *Xenopsylla* участвуют в эпизоотическом процессе во многих природных очагах чумы (всего их описано более ста), входя в пул основных переносчиков, обеспечивая непрерывность эпизоотического процесса.

Таблица 3. Значение видов рода *Xenopsylla* как основных (О), второстепенных (В), случайных (С) переносчиков возбудителей чумы в природных очагах разных типов на территории России и сопредельных стран

Table 3. Significance of species of the genus *Xenopsylla* as the main (M), secondary (B), and occasional (C) vectors of plague pathogens in natural foci in the territory of Russia and adjacent countries

Название очага	<i>X. conformis</i>	<i>X. gerbilli</i>	<i>X. hirtipes</i>	<i>X. magdalinæ</i>	<i>X. minax</i>	<i>X. nuttalli</i>	<i>X. skrjabini</i>
Кавказ и Закавказье							
Песчаночьи очаги							
Бозчельский равнинно-предгорный	О						
Гянджа-Казахский равнинно-предгорный	О						
Джейранчельский равнинно-предгорный	О						
Иорский равнинно-предгорный	О						
Кобыстанский равнинно-предгорный	О						
Мильско-Карабахский равнинно-предгорный	О						
Приараксинский низкогорный	С, О						С
Северо-Западный и Северный Прикаспий							
Песчаночьи очаги							
Волго-Уральский песчаный	О						
Прикаспийский песчаный	С						
Сусликовые очаги							
Зауральский степной	С						С
Казахстан							
Песчаночьи очаги							
Бетпакалинский пустынный	С				С		С
Илийский межгорный	С		О		О		О
Приалакольский низкогорный	С				О		О
Средняя Азия							
Песчаночьи очаги							
Зааральский пустынный	С	С	С		О		О
Каракумский пустынный	С	С	С			С	
Копетдагский пустынный	О	С				О	

Кызылкумский пустынный	С	В, С	В, С	С			В, С
Мангышлакский пустынный	В					С	О
Мууюнкумский пустынный (=Мойынкумский)	С	С	С		О	С	Е
Предустюртский пустынный	С						О
Приаральско-Каракумский пустынный	С	С	С				О
Прибалхашский пустынный	С	С	О		О		О
Северо-Приаральский пустынный	С	С					С
Таукумский пустынный	С		О		О		О
Урало-Эмбенский пустынный	В						О
Устюртский пустынный	С	О					О

Подводя итоги, можно заключить, что блохи рода *Xenopsylla* выполняют ведущую роль в эпизоотическом процессе во многих природных очагах чумы на территории Средней и Центральной Азии, Ближнего Востока. Наиболее древние связи с возбудителем чумы, вероятно, имеют блохи сурков рода *Oropsylla* (Медведев, Вержуцкий, 2019). Представители рода *Xenopsylla* столкнулись с этим патогеном в более позднее время, но их экологические и физиологические особенности оказались исключительно благоприятными для существования чумного микроба, что, в значительной степени определило широкое распространение возбудителя путем транспортировки зараженных блох этого рода и их прокормителей по многим регионам планеты во время третьей пандемии.

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 «Современные основы систематики и филогенетики паразитических и кровососущих членистоногих» (Гос. Регистрационный номер 122031100263-1).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Айсауытов Б.Н., Толенбай Г.К., Бекжан Г.Е., Жадырасын С.Д., Суйндиков Е.А., Сердалы Ш.Ш., Айхожаев А.Т., Жасмамбет М.Б. 2019. Данные многолетнего мониторинга за чумой Казалинским ПЧО. Карантинные и зоонозные инфекции в Казахстане 1 (38): 42–45. [Ajsauytov B.N., Tolenbaj G.K., Bekzhan G.E., Zhadyrasyn S.D., Sujndikov E.A., Serdaly Sh.Sh., Ajhohaev A.T., Zhasmambet M.B. 2019. Dannye mnogoletnego monitoringa za chumoj Kazalinskim PCHO. Karantinye i zoonoznye infekcii v Kazahstane. 1 (38): 42–45. (in Russian)].

- Акиев А.К., Деревянченко К.И., Лалазаров Г.А., Новикова Е.И. 1968. Сохранение возбудителя чумы в блохах *Xenopsylla conformis* в зимний межэпизоотический сезон. Грызуны и их эктопаразиты. Саратов, 211–216. [Akiev A.K., Derevyanchenko K.I., Lalazarov G.A., Novikova E.I. 1968. Sohranenie vozбудitelya chumy v blohah *Xenopsylla conformis* v zimnij mezhepizooticheskiy sezon. Gryzuny i ih ektoparazity. Saratov, 211–216 (in Russian)].
- Бибикова В.А., Анисимова Т.И., Егорова Р.П., Айкимбаев М.А., Волохов В.А. 1968а. К вопросу об эпизоотологической роли блох песчанок. Сообщение 2. *Xenopsylla hirtipes* et *X. gerbilli minax*. Грызуны и их эктопаразиты. Саратов, 222–227. [Bibikova V.A., Anisimova T.I., Egorova R.P., Ajkimbaev M.A., Volohov V.A. 1968a. K voprosu ob epizootologicheskoy roli bloh peschanok. Soobshchenie 2. *Xenopsylla hirtipes* et *X. gerbilli minax*. Gryzuny i ih ektoparazity. Saratov, 222–227. (in Russian)].
- Бибикова В.А., Медведевских В.И., Данков С.С. 1968б. К вопросу об эпизоотологической роли блох песчанок. Сообщение 4. *Xenopsylla skrjabini*. Грызуны и их эктопаразиты. Саратов, 228–232. [Bibikova V.A. Medvedevskih V.I., Dankov S.S. 1968b. K voprosu ob epizootologicheskoy roli bloh peschanok. Soobshchenie 4. *Xenopsylla skrjabini*. Gryzuny i ih ektoparazity. Saratov, 228–232. (in Russian)].
- Варшавский С.Н., Козакевич В.П. 1984. Биоценотическая структура и ландшафтные особенности зарубежных очагов чумы в Передней и Юго-Западной Азии. Бюллетень МОИП, отд. биол. 89 (1): 13–20. [Varshavskij S.N., Kozakevich V.P. 1984. Biocenoticheskaya struktura i landshaftnye osobennosti zarubezhnyh ochagov chumy v Perednej i Yugo-Zapadnoj Azii. Byulleten' MOIP, отд. biol. 89 (1): 13–20. (in Russian)].
- Ващенко В.С. 1984. Блохи и возбудители бактериальных болезней человека и животных. Паразитологический сборник 32: 79–123. [Vashchenok V.S. 1984. Blohi i vozбудiteli bakterial'nyh boleznej cheloveka i zhivotnyh. Parazitologicheskij sbornik 32: 79–123. (in Russian)].
- Ващенко В.С. 1988. Блохи – переносчики возбудителей болезней человека и животных. Л., Наука, 163 с. [Vashchenok V.S. 1988. Fleas – vectors of human and animal diseases. L.: Nauka, 163 ss. (in Russian)].
- Ващенко В.С. 1997. Экология блох группы видов *conformis* (Siphonaptera; Pulicidae; *Xenopsylla*) фауны России и сопредельных стран (обзор). Паразитология 31 (6): 492–513. [Vashchenok V.S. 1997. The ecology of the fleas *conformis* species group (Siphonaptera: Pulicidae; *Xenopsylla* of Russia and neighbouring countries fauna (review). Parasitologiya 31 (6): 492–513. (in Russian)].
- Вержущий Д.Б. 2022. Природные очаги чумы Китая: аннотированный список. Байкальский зоологический журнал 2 (32): 135–145. [Verzhuckij D.B. 2022. Prirodnye ochagi chumy Kitaya: annotirovannyj spisok. Bajkal'skij zoologicheskij zhurnal 2 (32): 135–145. (in Russian)].
- Вержущий Д.Б., Адъясурэн З. 2019. Природные очаги чумы в Монголии: аннотированный список. Байкальский зоологический журнал 2 (25): 92–103. [Verzhuckij D.B., Ad'jasuren Z. 2019. Prirodnye ochagi chumy v Mongolii: annotirovannyj spisok. Bajkal'skij zoologicheskij zhurnal 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. 2021. 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 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 bloh, obnaruzhennyh zarazhennymi vozбудitelem chумы v estestvennykh usloviyah. Stavropol', RIO IDNK, 34 s. (in Russian)].
- Дарская Н.Ф. 1970. К изучению годовых циклов блох рода *Xenopsylla* Roths., 1903. Переносчики особо опасных инфекций и борьба с ними. Ставрополь, 108–131. [Darskaya N.F. 1970. K izucheniyu godovych ziklov bloch roda *Xenopsylla* Roths., 1903. Peerenoschiki osobo opasnykh infekziy i borba s nimi. Stavropol, 108–131. (in Russian)].
- Дарская Н.Ф. 1977. Особенности образа жизни блох песчанок. Экология и медицинское значение песчанок фауны СССР. М., 226–230. [Darskaya N.F. 1977. Features of the of gerbil fleas life style. Ecology and medical significance of gerbils of the fauna of the USSR. M., 226–230. (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 s. (in Russian)].
- Загнибородова Е.Н. 1968. Многолетнее изучение экологии блох большой песчанки на юге Центральных Каракумов. Грызуны и их эктопаразиты. Саратов, 78–86. [Zagniborodova E.N. 1968. Mnogoletnee izuchenie ekologii bloh bol'shoj peschanki na yuge Central'nyh Karakumov. Gryzuny i ih ektoparazity. Saratov, 78–86. (in Russian)].
- Загнибородова Е.Н., Русакова Л.В., Бурлаченко Т.А., Старожицкая Г.С., Адаменко В.И., Сачеев М.Т. 1979. Сравнительные данные по образованию чумного блока у блох большой и краснохвостой песчанок и желтого суслика. Проблемы особо опасных инфекций 68 (4): 35–39. [Zagniborodova E.N., Rusakova L.V., Burlachenko T.A., Starozhickaya G.S., Adamenko V.I., Sacheev M.T. 1979. Svravnitel'nye dannye po obrazovaniyu chumnogo bloka u bloh bol'shoj i krasnohvostoj peschanok i zheltogo suslika. Problemy osobo opasnykh infekcij 68 (4): 35–39. (in Russian)].
- Золотова С.И., Хохлова С.А., Филипченко В.Е. 1975. Материалы к размножению блох *Xenopsylla skrjabini* в Приаральских Каракумах. Проблемы особо опасных инфекций 43–44 (3–4): 97–102. [Zolotova S.I., Hohlova S.A., Filipchenko V.E. 1975. Materialy k razmnozheniyu bloh *Xenopsylla skrjabini* v Priaral'skih Karakumah. Problemy osobo opasnykh infekcij 43–44 (3–4): 97–102. (in Russian)].
- Иванов В.П. 1993. Электронномикроскопическое исследование пигидиального рецепторного органа у блохи *Xenopsylla cheopis* Roths., 1903 (Siphonaptera). Энтомологическое обозрение 72 (3): 507–518. [Ivanov V.P. 1993. Electronmicroscopicheskoe issledovanie pigidialnogo organa u blohi *Xenopsylla cheopis* Roths., 1903 (Siphonaptera). Entomologicheskoe obozrenie 72 (3): 507–518. (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 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 ehpidemicheskii ehpizooticheskikh proyavlenij chумы na territorii Rossijskoj Federacii i stran Blizhnego Zarubezh'ya (s 1876 po 2016 god). 2016. Saratov, 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)].
- Климова З.И. 1972. *Xenopsylla gerbilli caspica* – компонент норových микробиоценозов большой песчанки в Северных Кызылкумах. Проблемы особо опасных инфекций 24 (2): 94–102. [Klimova Z.I. 1972. *Xenopsylla gerbilli caspica* – komponent norovykh mikrobiocenov bol'shoj peschanki v Severnyh Kyzylkumah. Problemy osobo opasnykh infekcij 24 (2): 94–102. (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. *Parazitologiya* 53 (6): 504–514. (in Russian)].
- Кучерук В.В., Дарская Н.Ф. 1981. Блохи песчанок: хозяева, распространение, родственные связи. *Экология и медицинское значение песчанок фауны СССР*. М, 198–203. [Kucheruk V.V., Darskaya N.F. 1981. Blochi peschanok: chozyaeva, rasprostraneniye, rodstvenniye svyazi. *Ekologiya imeditsinskoye znacheniyе peschanok fauny SSSR*. М, 198–203. (in Russian)].
- Медведев С.Г., Вержуцкий 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., Котти Б.К., Вержуцкий 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.].
- Медведев С.Г., Вержуцкий 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., Вержуцкий Д.Б., Котти Б.К. 2021. Разнообразие переносчиков чумы: блохи рода *Frontopsylla* Wagner et Ioff, 1926 (Siphonaptera, Pulicidae). *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, Pulicidae). *Entomological Review* 101 (9): 1–14.].
- Медведев С.Г., Вержуцкий Д.Б., Котти Б.К. 2022. Блохи рода *Paradoxopsyllus* Miyajima et Koidzumi, 1909 (Siphonaptera, Leptopsyllidae) их роль в природных очагах чумы. *Паразитология* 56 (3): 226–251. [Medvedev S.G., Verzhutsky D.B., Kotti B.K. 2022. Fleas of the Genus *Paradoxopsyllus* Miyajima et Koidzumi, 1909 (Siphonaptera, Leptopsyllidae). *Parazitologiya* 56 (3): 226–251. (in Russian)].
- Мокриевич Н.А., Рябцева Н.И., Булах О.С., Талыбов А.Н. 1983. К оценке блокообразующей и заражающей способности блох – основных переносчиков чумы в Закавказском равнинно-предгорном очаге. Профилактика природноочаговых инфекций. Ставрополь, 250–252. [Mokrievich N.A., Ryabceva N.L., Bulah O.S., Talybov A.N. 1983. K oцenke blokoobrazuyushchej i zarazhayushchej sposobnosti bloh – osnovnyh perenoschikov chumy v Zakavkazskom ravninno-predgornom ochage. *Profilaktika prirodnoochagovyh infekcij*. Stavropol, 250–252. (in Russian)].
- Новокрещенова Н.С., Кочетов А.Х., Кузнецова К.А., Старожицкая Г.С. 1968а. Влияние особенностей питания блох на их активность в передаче чумы (в эксперименте). Грызуны и их эктопаразиты. Саратов, 245–255. [Novokreshchenova N.S., Kochetov A.H., Kuznecova K.A., Starozhickaya G.S. 1968a. Vliyanie osobennostej pitaniya bloh na ih aktivnost' v peredache chumy (v eksperimente). *Gryzuny i ih ektoparazity*. Saratov, 245–255. (in Russian)].
- Новокрещенова Н.С., Солдаткин И.С., Левошина А.И. 1968б. Сравнительная частота питания различных видов блох, определенная в лабораторных условиях с применением радиоактивных индикаторов. Грызуны и их эктопаразиты. Саратов, 49–54. [Novokreshchenova N.S., Soldatkin I.S., Levoshina A.I. 1968b. Sravnitel'naya chastota pitaniya razlichnyh vidov bloh, opredelennaya v laboratornyh usloviyah s primeneniem radioaktivnyh indikatorov. *Gryzuny i ih ektoparazity*. Saratov, 49–54. (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 chумы Kavkaza, Prikaspiya, Srednej Azii i Sibiri. 2004. Pod red. G.G. Onishchenko, V.V. Kutyreva. M., Medicina, 192 ss. (in Russian)].
- Павлинов И.Я., Дубровский Ю.А., Россоломо О.Л., Потапова Е.Г. 1990. Песчанки мировой фауны. Москва, Наука, 368 с. [Pavlinov I.Ya., Dubrovski U.A., Rossolimo O.L., Potapova E.G. 1990. Peschanki mirovoi fauny. Moskva, Nauka, 368 pp. (in Russian)].
- Ралль Ю.М. 1960. Грызуны и природные очаги чумы. М., Медгиз, 224 с. [Rall Yu.M. 1960. Gryzuny i prirodnye ochagi chумы. M., Medgiz, 224 pp. (in Russian)].
- Сажнев Ю.С., Рапопорт Л.П., Кулемин М.В., Сайлаубекулы Р. 2018. Материалы по ландшафтно-эпизоотологическому районированию западной части Бетпакдалинского автономного очага чумы. Карантинные и зоонозные инфекции в Казахстане. 1–2 (36–37): 31–38. [Sazhnev Yu.S., Rapoport L.P., Kulemin M.V., Sajlaubekuly R. 2018. Materialy po landshaftno-epizootologicheskomu rajonirovaniyu zapadnoj chasti Betpakdalinskogo avtonomnogo ochaga chумы. Karantinnye i zoonoznye infekcii v Kazahstane 1–2 (36–37): 31–38. (in Russian)].
- Сараев Ф.А., Хамзин Т.Х., Козулина И.Г., Башмакова А.А., Тегисбаева А.У., Башмаков А.А. 2019. Особенности эпизоотии чумы 1997–1999 годов в южной части Волго-Уральских песков. Карантинные и зоонозные инфекции в Казахстане 1 (38): 109–117. [Saraev F.A., Hamzin, T.H., Kozulina I.G., Bashmakova A.A., Tegisbaeva A.U., Bashmakov A.A. 2019. Osobennosti epizootii chумы 1997–1999 godov v yuzhnoj chasti Volgo-Ural'skih peskov. Karantinnye i zoonoznye infekcii v Kazahstane 1 (38): 109–117. (in Russian)].
- Сержанов О.С., Хрусцевская Н.М., Чумаченко В.Д., Асенов Г.А., Матаков М.И. 1979. Блокообразование у блох *Xenopsylla gerbilli caspica* из различных ландшафтно-экологических участков Кызылкумов. Проблемы особо опасных инфекций 68 (4): 58–60. [Serzhanov O.S., Hruscelevskaya N.M., Chumachenko V.D., Asenov G.A., Matakov M.I. 1979. Blokoobrazovanie u bloh *Xenopsylla gerbilli caspica* iz razlichnyh landshaftno-ekologicheskikh uchastkov Kyzylkumov. Problemy osobo opasnyh infekcij 68 (4): 58–60. (in Russian)].
- Слудский А.А. 2014. Эпизоотология чумы (обзор исследований и гипотез). (Деп в ВИНТИ 11.08.2014. № 231-В 2014 Саратов, 313 с. [Sludskiy A.A. 2014. Epizootology of plague (review of studies and hypotheses). Deposited in Russian Institute for Scientific and Technical Information of Russian Academy of Sciences, 08.11.2014, № 231, 2014), Saratov, 2014. 313 pp.].
- Солдаткин И.С., Левوشина А.И. 1968. К вопросу о продолжительности непрерывного пребывания блох в шерсти больших песчанок. Грызуны и их эктопаразиты. Саратов, 55–58. [Soldatkin I.S., Levoshina A.I. 1968. K voprosu o prodolzhitel'nosti nepreryvnogo prebyvaniya bloh v shersti bol'shih peschanok. Gryzuny i ih ektoparazity. Saratov, 55–58. (in Russian)].
- Старожицкая Г.С. 1970. Экологические особенности блох большой песчанки на участке стойкой очаговости чумы. Проблемы особо опасных инфекций 16 (6): 157–163. [Starozhickaya G.S. 1970. Ekologicheskie osobennosti bloh bol'shoj peschanki na uchastke stojkoj ochagovosti chумы. Problemy osobo opasnyh infekcij 16 (6): 157–163. (in Russian)].
- Тифлов В.Е., Скалон О.И., Ростигаев Б.А. 1977. Определитель блох Кавказа. Ставрополь, Ставроп. книжн. изд-во, 280 с. [Tiflov V.E., Skalon O.I., Rostigaev B.A. 1977. Opredelitel' bloh Kavkaza. Stavropol', Stavrop. knizhn. izd-vo, 280 s. (in Russian)].
- Фаранг-Азад А. 1972. Материалы по фауне блох Ирана. Паразитология 6 (6): 513–521. [Farhang-Azad A. 1972. Materials on the fauna of fleas of Iran. Parazitologiya 6 (6): 513–521. (in Russian)].

- Ширанович П.И., Рабинович Б.К., Эйгелис Ю.К., Ахундов М.А., Тимофеева М.Е., Васильченко А.П., Костенко И.С. 1977. О многолетних изменениях численности краснохвостой песчанки и ее блох в центральной части Прикуринской низменности. Проблемы особо опасных инфекций 54 (2): 28–32. [Shiranovich P.I., Rabinovich B.K., Ejgelis Yu.K., Ahundov M.A., Timofeeva M.E., Vasil'chenko A.P., Kostenko I.S. 1977. O mnogoletnih izmeneniyah chislennosti krasnohvostoj peschanki i ee bloh v central'noj chasti Prikurinskoj nizmennosti. Problemy osobo opasnyh infekcij 54 (2): 28–32. (in Russian)].
- Beaucournu J.C. 1977. Les Puces (Siphonaptera) du Maroc. Bulletins de l'Institut Scientifique, Rabat 2: 85–86.
- Beaucournu J.C., Hellal H. 1977. Liste annotée des Siphonateres de Tunisie. Bulletin de la Société de pathologie exotique 70: 524–537.
- Beaucournu J.C., Kowalski K. 1985. Données nouvelles sur les puces (Insecta, Siphonaptera d'Algérie). Bulletin de la Société de pathologie exotique 78: 378–392.
- Beaucournu J.C., Launay H. 1990. Les Puces (Siphonaptera) de France et du Bassin Méditerranéen occidental. 548 pp.
- Cooreman J. 1973. Siphonaptera recueillis en Libye par la mission X. Misonne (1972–1973). Bulletin de l'Institut royal des sciences naturelles de Belgique, Entomologie 49 (5): 1–11.
- Hastriter M.W., Tipton V.J. 1975. Fleas (Siphonaptera) associated with small mammals of Morocco. Journal of the Egyptian Public Health Association 50 (2): 79–169.
- Hoogstraal H., Traub R. 1965. The fleas of Egypt. Host-parasite relationships of rodents of Cricetid rodents (Family Cricetidae, subfamily Gerbillinae). The Journal of the Egyptian public health association 40 (3): 141–145.
- Hopkins G.H.E., Rothschild M. 1953. An illustrated catalogue of the Rothschild collection of fleas (Siphonaptera) in the British Museum. Vol. 1. London, University Press, Cambridge, XV+361 p.
- Glinkiewicz A. 1907. Ergebnisse der mit Subvention aus der Erbschaft Treilt unternommenen zoologischen Forschungsreise Dr. Franz Werner's nach dem ägyptischen Sudan und Nord-Uganda. X. Parasiten von Pachyromys duprasi Lat. Sber. Akad. Wiss. Wien 116, Abt. I: 381–386.
- Klein J., Mofidi C., Chamas M., Karimi Y., Bahmanyar M., Seydian B. 1963. Les puces (Insecta, Siphonaptera) de l'Iran. Bulletin de la Société de pathologie exotique 56: 533–550.
- Klein J.-M., Alonso J. M., Baranton G., Poulet A.R., Mollaret H.H. 1975a. La Peste en Mauritanie. Re. Médecine et Maladies Infectieuses 5 (4): 198–207.
- Klein J.-M., Simonkovich E., Alonso J. M., Baranton G. 1975b. Observations écologiques dans une zone enzootique de peste en Mauritanie: 2. Les puces de rongeurs (Insecta, Siphonaptera). Cahiers ORSTOM. Série Entomologie Médicale et Parasitologie 13 (1): 29–39.
- Lewis R.E. 1967. The fleas (Siphonaptera) of Egypt. An illustrated and annotated key. The Journal of Parasitology 53 (4): 863–885.
- Lewis R.E. 1972. Notes on the geographical distribution and host preferences in the order Siphonaptera. Part 1. Pulicidae. Journal of Medical Entomology 9 (6): 511–520.
- Lewis R.E., Lewis J.H. 1990. Catalogue of invalid genus-group and species-group names in Siphonaptera (Insecta). Koenigstein, Koeltz Scientific Books, 264 pp.
- Misonne X. 1977. Un foyer naturel de peste in Libye. Annales Societe Belge Medicine Tropicale 57 (3): 163–168.
- Rothschild N.C. 1903. New species of Siphonaptera from Egypt and the Soudan. Entomologist's monthly magazine 39 (467): 83–87.
- Rothschild M., Schlein Y. 1975. The jumping mechanism of *Xenopsylla cheopis*. 1. Exoskeleton structures and musculature. Philosophical Transactions of the Royal Society. London. Ser. B. 271 (914): 457–490.
- Lewis R.E. 1961. The thoracic musculature of the Indian rat flea, *Xenopsylla cheopis* (Siphonaptera). Annals of the Entomological Society of America 54: 387–397.
- The Atlas of Plague and Its Environment in the People's Republic of China. 2000. Beijing, Science Press, 221 pp.
- Wagner J., Wassilief A. 1933. Tables analytiques pour la détermination des puces rencontrées en Algérie et Tunisie. Archives de l'Institut Pasteur de Tunis 21 (3): 431–467.

PALEARCTIC FLEA SPECIES
OF THE GENUS *XENOPSYLLA* (SIPHONAPTERA: PULICIDAE),
PARASITIZING ON GERBILS (*RHOMBOMYS*, *MERIONES*),
AND THEIR ROLE IN NATURAL PLAGUE FOCI

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

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

SUMMARY

Taxonomic diversity, characters of distribution and host-parasite relations of fleas of the genus *Xenopsylla* (Pulicidae) are analyzed. It is demonstrated that six species and two subspecies of fleas of the genus *Xenopsylla*, parasitizing on gerbils in the territory of Russia and adjacent countries are known as the main, secondary, or occasional vectors of the plague.