

УДК 576.895.775:574.9/579.842.23

**РАЗНООБРАЗИЕ БЛОХ (SIPHONAPTERA) – ПЕРЕНОСЧИКОВ
ВОЗБУДИТЕЛЕЙ ЧУМЫ: ПАРАЗИТ СУСЛИКОВ – БЛОХА
CITELLOPHILUS TESQUORUM (WAGNER, 1898)**

© 2019 г. С. Г. Медведев^{а,*}, Б. К. Котти^{б,**}, Д. Б. Вержуцкий^{с,***}

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

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

^с Иркутский научно-исследовательский противочумный институт,
Трилиссера 78, Иркутск, 664047 Россия

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

** e-mail: boris_kotti@mail.ru

*** e-mail: verzh58@rambler.ru

Поступила в редакцию 17.02.2019 г.

После доработки 05.03.2019 г.

Принята к публикации 05.03.2019 г.

Проанализированы таксономическое разнообразие, характер распространения и паразито-хозяйные связи видов блох, отмеченных в качестве переносчиков возбудителя чумы. Рассмотрены экологические особенности и эпизоотологическое значение паразита сусликов – блохи *Citellophilus tesquorum* (Wagner, 1898).

Ключевые слова: блохи, Siphonaptera, виды-переносчики возбудителя чумы, таксономическое разнообразие, *Citellophilus tesquorum*.

DOI: 10.1134/S0031184719030013

Данная работа является первой, посвященной анализу и обобщению некоторых сведений, касающихся особенностей распространения и паразито-хозяйных связей видов блох – активных переносчиков возбудителя чумы. Рассмотрено таксономическое разнообразие видов блох и их хозяев, из которых в естественных условиях различных регионов мира выделяли возбудитель чумы, обобщены данные по распространению и эпизоотологическому значению блох рода *Citellophilus* Wagner, 1934. Особое внимание уделено паразиту сусликов – блохе *C. tesquorum* (Wagner, 1898).

Чума – одно из наиболее опасных инфекционных заболеваний за всю историю человечества. В эпидемиологическом плане высокие риски быстрого распространения этого патогена среди людей по планете сохраняются и в настоящее время. Природные очаги чумы расположены на обширных территориях всех материков, кроме Австралии и Антарктиды. Особенно настораживает наблюдаемая в последние годы необычная активизация ряда природных очагов чумы в Центральной Азии (Балахонов и др., 2014; Вержуцкий, 2018), на Мадагаскаре и в ряде других регионов мира (Bertherat, 2016).

В степных и пустынных зонах равнинных и горных районов страны, от Кавказа до Забайкалья, а также на территории ряда стран, примыкающих к южной границе России, расположены многочисленные очаги чумы разных типов. Основными носителями чумы являются различные виды мелких норových млекопитающих, основными переносчиками и хранителями – блохи. При оценке роли тех или иных видов блох в качестве переносчиков возбудителя необходимо принимать во внимание то, что чумной микроб хорошо адаптирован только к небольшой группе видов, которые способны его сохранять продолжительное время, включая межэпизоотические сезоны (Вашенок, 1988, 1999). Так, на территории Российской Федерации и соседних стран только 19 видов считаются основными переносчиками чумы (Природные очаги чумы..., 2004; Гончаров и др., 2013). Несколько большее число видов блох отмечалось как дополнительные переносчики, которые способны участвовать в передаче возбудителя, заражаясь им при питании на инфицированном хозяине.

В основу настоящей работы положен анализ литературных данных. Значительная часть из них унифицирована и обобщена средствами электронных таблиц Excel. Так, были проанализированы обширные сведения, приведенные в главе 5 сводки «*Yersinia pestis*: Retrospective and Perspective Ecology of *Yersinia pestis* (Advances in Experimental Medicine and Biology)». Обобщены и проанализированы сведения, почерпнутые из таблиц 5.6 «Виды млекопитающих – носителей чумы в различных странах мира» и 5.7 «Виды и подвиды блох, инфицированные в очагах чумы различных стран мира» (Dubyanskiy, Yeszhanov, 2016). Все собранные материалы сопоставлены с данными по мировой фауне блох из информационно-аналитической системы (ИАС) PARHOST1, разрабатываемой в Зоологическом институте РАН с 2001 г.

Дополнительно рассмотрены материалы приложения 3 к методическому пособию «Список видов и подвидов блох, обнаруженных зараженными возбудителем чумы в естественных условиях» (Гончаров и др., 2013). Данная таблица содержит сведения о видовом составе блох, инфицированных возбудителем чумы, в 45 очагах на территории России и сопредельных стран. Сводка сведений о значении блохи *C. tesquorum* в природных очагах чумы Евразии представлена в табл. 4 настоящей публикации.

Блохи и их хозяева – переносчики и носители возбудителей чумы

Большинство представителей теплокровных и пойкилотермных животных вовлекается в эпизоотический процесс случайно и существенной роли в поддержании энзоотии чумы не играет. Число видов-носителей и переносчиков, которые реально обеспечивают жизнедеятельность возбудителя и его успешное выживание, намного меньше и в конкретных природных очагах, как правило, ограничивается несколькими видами. В некоторых случаях в поддержании эпизоотического процесса или сохранении чумного микроба могут принимать участие дополнительные или второстепенные виды, включающиеся в циркуляцию возбудителя в разные фенологические сезоны или на разных фазах эпизоотического цикла (Ралль, 1965).

Естественная зараженность чумой установлена у 233 видов млекопитающих (Каримова и др., 2010) и, как минимум, у 244 видов и подвидов блох мировой фауны (Гончаров, Плотникова, 2010). Наш анализ данных, опубликованных позднее (Dubyanskiy, Yeszhanov, 2016), показывает, что виды блох, обнаруженные инфицированными чумой в природе, принадлежат к 95 из 240 родов и к 12 из 18 семейств блох (табл. 1). Это составляет, соответственно, 40 % от числа родов, известных в мировой фауне. К насто-

Таблица 1. Количество видов (в числителе) и родов (в знаменателе) блох, отмеченных как переносчики возбудителя чумы

| Зоогеографическая область | Семейства блох | | | | | | | | | | Общий итог | |
|---------------------------|-----------------|-------------------|---------------|--------------------|-----------------|-----------------|-----------------|------------------|---------------|---------------|--------------|-------------------|
| | Ceratophyllidae | Chimaeropsyllidae | Coptosyllidae | Hystrihoposyllidae | Leptopsyllidae | Pulicidae | Rhopalosyllidae | Stephanocircidae | Stivalidae | Tungidae | | Vermipsyllidae |
| Палеарктическая | <u>31 (202)</u> | | <u>4 (19)</u> | <u>47 (332)</u> | <u>46 (205)</u> | <u>11 (38)</u> | | <u>0 (8)</u> | <u>0 (2)</u> | <u>1 (35)</u> | | <u>140 (892)</u> |
| | 11 (24) | | 1 (1) | 7 (19) | 9 (26) | 4 (22) | | 0 (3) | 0 (1) | 1 (3) | | 33 (96) |
| Неарктическая | <u>35 (131)</u> | | | <u>14 (120)</u> | <u>3 (17)</u> | <u>6 (8)</u> | <u>0 (4)</u> | | <u>0 (2)</u> | <u>0 (5)</u> | | <u>58 (299)</u> |
| | 12 (24) | | | 9 (25) | 3 (97) | 5 (5) | 0 (2) | | 0 (1) | 0 (1) | | 29 (68) |
| Афротропическая | <u>0 (16)</u> | <u>2 (26)</u> | | <u>7 (84)</u> | <u>1 (10)</u> | <u>13 (86)</u> | | <u>0 (15)</u> | <u>1 (2)</u> | | <u>1 (8)</u> | <u>25 (275)</u> |
| | 0 (2) | 1 (8) | | 3 (3) | 1 (3) | 5 (13) | | 0 (2) | 1 (1) | | 1 (1) | 12 (43) |
| Индло-Малайская | <u>3 (32)</u> | | | <u>0 (15)</u> | <u>1 (9)</u> | <u>2 (11)</u> | | <u>3 (86)</u> | | | | <u>9 (191)</u> |
| | 1 97 | | | 0 (4) | 1 (3) | 2 (5) | | 1 (22) | | | | 5 (52) |
| Неотропическая | <u>4 (53)</u> | | | <u>2 (39)</u> | <u>6 (8)</u> | <u>11 (108)</u> | <u>3 (43)</u> | | <u>2 (18)</u> | | | <u>28 (289)</u> |
| | 1 (10) | | | 2 (2) | 4 (4) | 4 (4) | 5 (10) | 3 (7) | 1 (3) | | | 16 (55) |
| Космополит | | | | | <u>4 (8)</u> | <u>4 (8)</u> | | | | | | <u>4 (8)</u> |
| | | | | | 2 (4) | 2 (4) | | | | | | 2 (4) |
| Всего | <u>73 (396)</u> | <u>2 (26)</u> | <u>4 (19)</u> | <u>70 (580)</u> | <u>49 (234)</u> | <u>37 (152)</u> | <u>11 (121)</u> | <u>3 (51)</u> | <u>3 (21)</u> | <u>1 (39)</u> | <u>1 (8)</u> | <u>257 (1941)</u> |
| | 26 (44) | 1 (8) | 1 (1) | 23 (46) | 12 (30) | 19 (22) | 5 (10) | 3 (9) | 2 (4) | 1 (3) | 1 (1) | 95 (240) |

Примечание: Число видов и родов в каждой из пяти зоогеографических областей определены на основании данных по распространению 1941 вида блох.

ящему времени зараженность чумой отмечена у 257 видов блох, что составляет 12 % от 2162 всех известных видов. Следует отметить, что к настоящему времени в мировой фауне также описано 846 подвидов блох.

Наибольшее число видов, из которых был выделен возбудитель чумы в естественных условиях в 5 зоогеографических областях мира, принадлежит к 3 крупнейшим семействам блох – Leptopsyllidae, Ceratophyllidae и Hystrichopsyllidae. В фауне этих областей среди представителей первого семейства возбудитель был выделен у 21 % видов и 40 % родов, второго – 18 % видов и 60 % родов, третьего – 12 % и 50 %, соответственно. Эти 3 семейства в целом тяготеют к Северному полушарию (Медведев, 2000), где расположено наибольшее число очагов чумы. В фауне России они известны по 213 видам, что составляет 83 % от всех известных на этой территории (Медведев, 1998, 2013а, 2013б). Доля видов сем. Hystrichopsyllidae в фауне Палеарктики составляет около 37 %, а семейств Leptopsyllidae и Ceratophyllidae – по 23 % каждое. Высокая доля видов (24 %), из которых выделялись возбудители чумы, а также родов, к которым они принадлежат (86 %), наблюдается в сем. Pulicidae.

В качестве носителей возбудителя чумы к настоящему времени отмечены представители 9 отрядов млекопитающих и 1 отряда птиц (табл. 2). Носительство возбудителей отмечено для 346 из 5937 видов (около 6 %) ¹, 144 из 1258 родов (около 10 %), 33 из 156 семейств (около 20 %), 9 из 28 отрядов (около 30 %) млекопитающих. Наибольшую долю видов-носителей (34 %) составляют представители сем. хомяковых (Cricetidae). Значительна также общая доля других представителей отряда грызунов: виды мышинных (Muridae) составляют 22 %, беличьих (Sciuridae) – 15 %. Доля видов из других отрядов и семейств млекопитающих – зайцеобразных (Leporidae), хищных (Mustelidae) и Viverridae) и насекомоядных (Soricidae) – значительно меньше (от 2 до 4 %).

Среди носителей чумы наибольшая доля видов (30 %) и родов (34 %), принадлежащих к 15 семействам млекопитающих и 5 семействам птиц, отмечена на территории Палеарктики. Отмечалось, что на территории Евразии основными носителями возбудителя чумы в ее очагах являются суслики, сурки, песчанки, крысы, полевки и пищухи (Каримова, Неронов, 2007). Согласно проведенному нами анализу, на территории Палеарктики наибольшее число видов-носителей чумы отмечено не только среди хомяковых и беличьих, но и среди тушканчиковых. На территории Неарктической области – преимущественно среди беличьих и хомяковых, в Неотропической области – преимущественно хомяковых, а в Афротропической и Индо-Малайской областях – мышинных. Число родов, к которым принадлежат данные виды, также отражает таксономическое разнообразие носителей возбудителя чумы среди хомяковых в Палеарктической и Неотропической областях, среди мышинных – в Индо-Малайской и Афротропической.

В целом на территории России и сопредельных стран отмечается следующее распределение очагов и видов блох – основных переносчиков возбудителей чумы (табл. 3). Равнинные и горные очаги сусликового типа охватывают обширные территории Северного Кавказа, Северо-Западного и Северного Прикаспия, а также Нижнего Поволжья. Здесь основными носителями возбудителя чумы являются малый и горный суслики [*Spermophilus pygmaeus* (Pallas, 1778) и *S. musicus* (Menetries, 1832)]. В Сибирь-

¹ См. https://en.wikipedia.org/wiki/List_of_mammal_genera.

ской части России расположен Тувинский очаг, где носителем возбудителя является длиннохвостый суслик [*S. undulatus* (Pallas, 1778)], а также Забайкальский очаг, где эту же роль выполняет даурский суслик [*S. dauricus* (Brandt, 1844)]. Во всех этих очагах основным переносчиком, а и хранителем чумной инфекции является политипический вид – блоха *Citellophilus tesquorum* (Wagner, 1898), включающий 4 подвида.

Блоха *C. tesquorum* была отмечена в качестве основного переносчика чумы в полигостальном Прикаспийском песчаночьем очаге (Гончаров и др., 2013), где основными носителями являются не только песчанки, но и малый суслик.

Другой вид, *C. trispinus* – второстепенный переносчик возбудителя чумы в Му-юнкумском пустынном песчаночьем очаге, где основным носителем является большая песчанка, а главным хозяином – *C. trispinus*; желтый суслик [*Spermophilus fulvus* (Lichtenstein, 1823)] служит дополнительным носителем.

В 2012 г. (Балахонов и др., 2014) обнаружено проникновение возбудителя чумы основного (высоковирулентного) подвида из Монголии в Горный Алтай и его дальнейшее распространение в популяциях серого сурка и блохи *Oropsylla silantiewi* (Wagner, 1898). Сейчас на этой территории фактически существуют 2 совмещенных очага, один очаг – на монгольской пищеухе и связанных с нею блохах, второй – на сурке и *O. silantiewi*.

Предполагается, что блоха *Neopsylla setosa* (Wagner, 1898) в европейской части России в некоторых очагах чумы является вторым основным переносчиком. Обширный (Европейско-сибирско-азиатский) ареал этого политипического вида (он насчитывает 2 подвида) охватывает зону степей и полупустынь от Восточной Европы до Передней, Средней и Центральной Азии и Южной Сибири (Котти, 2018). Однако в восточной или сибирской части ареала этот вид как переносчик не отмечался.

В Туве дополнительным переносчиком возбудителя чумы в настоящее время является южносибирский вид – блоха *Rhadinopsylla (Ralipsylla) li transbaikalica* Ioff et Tiflov, 1947 (Галацевич, 2018). При этом восточнее (Забайкальский очаг) дополнительных переносчиков выявлено не было. Однако среди случайных переносчиков отмечался другой представитель рода *Neopsylla* Wagner, 1903 – южносибирский вид *N. abagaitui* Ioff, 1946, а также ряд других видов.

Блохи рода *Citellophilus*

Видовой состав 46 родов сем. Ceratophyllidae представлен различным числом, но только в 14 родах количество видов более 10. Так, род *Ceratophyllus* Curtis, 1831 насчитывает 66 видов, а род *Nosopsyllus* Jordan, 1933 – 54. Согласно одним источникам род *Citellophilus* насчитывает 11 видов и 8 подвидов (Traub et al., 1983), согласно другим – 13 видов и 7 подвидов (Lewis, 2003).

Расцвет наземных беличьих в Евразии приходится на позднеплиоценовое время (2.5–3.5 млн. лет назад) (Громов, Баранова, 1981; Павлинов и др., 1995). Вероятно, именно тогда сформировалось большинство видов рода *Citellophilus*.

Блохи рода *Citellophilus* по признакам строения наиболее сходны с блохами другого палеарктического рода, *Callopsylla* Wagner, 1934, 28 видов которого распределены по 4 под родам и паразитируют на широком круге хозяев, включая не только грызунов,

Таблица 2. Количество видов и родов (в скобках) птиц и млекопитающих, отмеченных как носители возбудителя чумы в 5 зоогеографических областях мира

| № | Семейства | Области | | | | | Всего |
|----|--------------|-------------|---------------|-----------------|---------------|----------------|-------|
| | | Палеарктика | Неарктическая | Афротропическая | Индомалайская | Неотропическая | |
| 1 | Alaudidae | 1 (1) | | | | | 1 (1) |
| 2 | Corvidae | 1 (1) | | | | | 1 (1) |
| 3 | Muscicapidae | 1 (1) | | | | | 1 (1) |
| 4 | Turdidae | 2 (1) | | | | | 2 (1) |
| 5 | Didelphidae | | | | | 1 (1) | 1 (1) |
| 6 | Erinaceidae | | | | | | 1 (1) |
| 7 | Soricidae | 4 (3) | | 2 (2) | 1 (1) | | 7 (6) |
| 8 | Tenrecidae | 1 (1) | | 1 (1) | | | 2 (2) |
| 9 | Tupaiaidae | | | | | | 1 (1) |
| 10 | Bovidae | 2 (2) | | 1 (1) | | | 3 (3) |
| 11 | Camelidae | 2 (1) | | | | | 2 (1) |
| 12 | Suidae | | 1 (1) | | | | 1 (1) |
| 13 | Canidae | 2 (1) | 2 (1) | | | | 5 (3) |
| 14 | Felidae | 1 (1) | 3 (1) | | | | 4 (1) |
| 15 | Mephitidae | | 1 (1) | | | | 1 (1) |

Отр. Воробьинообразные – Passeriformes

Отр. Опоссумовые – Didelphimorphia

Отр. Насекомоядные – Insectivora

Отр. Тупайи – Scandentia

Отр. Парнокопытные – Artiodactyla

Отр. Хищные – Carnivora

| | | | | | | | | | |
|----|-----------------|----------|---------|---------|---------|---------------------------------|---------|-------|-----------|
| 16 | Mustelidae | 7 (2) | 4 (3) | 1 (1) | | | | | 12 (6) |
| 17 | Procyonidae | | 1 (1) | | | | | | 1 (1) |
| 18 | Viverridae | 2 (1) | | 2 (2) | 3 (3) | | | | 7 (6) |
| 19 | Cercopithecidae | | | | | Отр. Приматы – Primates | | | 3 (2) |
| 20 | Procyonidae | | | 1 (1) | | Отр. Дамановые – Haplorhina | | | 1 (1) |
| 21 | Leporidae | 3 (1) | 4 (1) | 2 (1) | | Отр. Зайцеобразные – Lagomorpha | | | 13 (4) |
| 22 | Ochotonidae | 3 (1) | | | 1 (1) | | | | 4 (1) |
| 23 | Caviidae | | | | | Отр. Грызуны – Rodentia | | | 8 (4) |
| 24 | Chinchillidae | | | | | | 8 (4) | | 1 (1) |
| 25 | Cricetidae | 41 (18) | 19 (5) | 9 (1) | 3 (1) | | 43 (11) | | 115 (36) |
| 26 | Dasyproctidae | | | | | | 1 (1) | | 1 (1) |
| 27 | Dipodidae | 10 (7) | | | | | 2 (1) | | 10 (7) |
| 28 | Echimyidae | | | | | | | | 2 (1) |
| 29 | Geomysidae | | 2 (1) | | | | | | 2 (1) |
| 30 | Gliridae | 1 (1) | | | | | | | 1 (1) |
| 31 | Heteromyidae | | 1 (1) | | | | 1 (1) | | 2 (2) |
| 32 | Muridae | 6 (4) | 1 (1) | 40 (18) | 27 (8) | | | 2 (1) | 76 (31) |
| 33 | Pedetidae | | | 2 (1) | | | | | 2 (1) |
| 34 | Sciuridae | 15 (4) | 28 (5) | 3 (2) | 5 (4) | | 1 (1) | | 52 (16) |
| | Всего | 105 (51) | 67 (22) | 64 (31) | 45 (22) | | 62 (22) | 3 (2) | 346 (144) |

Таблица 3. Виды блох – основных и дополнительных переносчиков чумы, а также количество очагов на территории России и сопредельных стран, в которых отмечены эти виды

| Виды блох – ареал | Тип природного очага чумы | Кавказ и Закавказье | Северо-Западный и Северный Прикаспий | Казахстан | Средняя Азия | Сибирь и Дальний Восток | Всего |
|--|---------------------------|---------------------|--------------------------------------|-----------|--------------|-------------------------|-------|
| Сем. Ceratophyllidae | | | | | | | |
| <i>Amphalius rufatus</i> (J. et R., 1923) – голарктический | Пищуховый | | | | | 1* | 1 |
| <i>Callorpsylla (C.) caspia</i> (Ioff et Arguturov, 1934) – европейско-среднеазиатский | Полевочий | 4 | | | 1 | | 5 |
| <i>Citellorhillus lebedewi ilus</i> – средне-центрально-азиатский | Сурочий | | | | 3 | | 3 |
| <i>C. tesquorum</i> (Wagner, 1898) – европейско-средне-азиатский | Песчаночий | | 1* | 2* | | | 3 |
| <i>C. trispinus</i> (Wagner et Ioff, 1926) – передне-центральноазиатский | Сусликовый | 1 | 5 | | 1* | 2 | 8 |
| <i>Nosopsyllus (N.) consimilis</i> (Wagner, 1898) – европейско-среднеазиатский | Песчаночий | | | | | | 1 |
| <i>N. (Gerbillorhillus) iranus</i> Wagner et Arguturov, 1934 – закавказский | Полевочий | 4 | | | | | 4 |
| <i>N. (G.) laeviceps</i> (Wagner, 1909) – кавказско-средне-азиатский | Песчаночий | 1 | | | | | 1 |
| <i>Oropsylla (O.) silantiewi</i> (Wagner, 1898) – голарктический | Песчаночий | 7 | 2 | 3* | 4 | | 16 |
| Сем. Soptopsyllidae | | | | | | | |
| <i>Soptopsylla lamellifer</i> (Wagner, 1895) – кавказско-среднеазиатский | Полевочий | | | | 1* | | 1 |
| | Сурочий | | | 1 | 3 | 1 | 5 |
| | Сусликовый | | | | | 1* | 1 |
| | Песчаночий | | | 2* | 4* | | 6 |

| | | | | | | | | | |
|--|-------------------------|----|----|---|--|----|----|----|-----|
| Сем. Hystrichopsyllidae | | | | | | | | | |
| <i>Neopsylla setosa</i> (Wagner, 1898) – европейско-среднеазиатский | Песчаночий | | 1* | | | | | | 1 |
| <i>Rhadinopsylla dahurica</i> J. et R., 1923 – средне-центральноазиатский | Сусликовый Пищуховый | 1* | 5 | | | | | | 6 |
| <i>R. li ventricosa</i> Ioff et Tiflov, 1946 – среднеазиатский | Сурочий | | | 3 | | | | | 1 |
| <i>R. li transbaikalica</i> Ioff et Tiflov, 1947 – южносибирский | Сусликовый | | | | | | | 1* | 1 |
| Сем. Leptopsyllidae | | | | | | | | | |
| <i>Stenophyllus hirticus</i> (J. et R., 1923) – южносибирско-центральноазиатский | Пищуховый | | | | | | | 1* | 1 |
| <i>Frontopsylla (F.) elata saucasica</i> Ioff et Argutopulo, 1934 – эукавказский | Полевочий | 1 | | | | | | | 1 |
| <i>F. hetera</i> Wagner, 1933 – южносибирско-центральноазиатский | Пищуховый | | | | | | | 1* | 1 |
| <i>Paradochopsyllus scorodumovi</i> Scalop, 1935 – южносибирский | Пищуховый | | | | | | | 1 | 1 |
| <i>Pestipostellus nemerosa</i> (Tiflov, 1937) – средне-центральноазиатский | Полевочий | | | | | | 1* | | 1 |
| Сем. Pulicidae | | | | | | | | | |
| <i>Xenopsylla conformis</i> (Wagner, 1903) – средиземноморский | Песчаночий | 7 | 1 | | | 1 | | | 10 |
| <i>X. gerbilli</i> (Wagner, 1903) – передне-центральноазиатский | Песчаночий | | | | | 1 | | | 1 |
| <i>X. gerbilli minax</i> Jord., 1926 – средне-центральноазиатский | Песчаночий | | | | | 2 | 4 | | 6 |
| <i>X. hirtipes</i> Roths., 1913 – средне-центральноазиатский | Песчаночий | | | | | 1 | 2 | | 3 |
| <i>X. nuttalli</i> Ioff, 1930 – передне-среднеазиатский | Песчаночий | | | | | | 1 | | 1 |
| <i>X. skjabini</i> Ioff, 1930 – средне-центральноазиатский | Песчаночий | | | | | 2 | 8 | | 10 |
| | | 26 | 15 | | | 14 | 38 | | 103 |

*Дополнительный переносчик.

зайцеобразных и насекомоядных, но и птиц. Виды рода *Citellophilus* паразитируют на представителях сем. Sciuridae, обитающих в норах, а среди них – преимущественно на сусликах рода *Spermophilus* Cuvier, 1825 (= *Citellus*). Несколько видов рода *Citellophilus* являются постоянными паразитами сурков рода *Marmota* Blumenbach, 1779 (Traub et al., 1983). Вследствие этого, виды *Citellophilus* отмечаются в качестве основных переносчиков в сусликовых и сурочьих очагах чумы на территории России и сопредельных стран (Онищенко, Кутырев, 2004).

Следует отметить, что, согласно данным ИАС PARHOST1 по мировой фауне блох, виды рода *Citellophilus* в целом были отмечены на 66 видах из 6 семейств грызунов. В частности, их обнаруживали на 22 видах из 4 родов сем. Sciuridae, 31 видах из 15 родов сем. Cricetidae, 8 видах из 5 родов сем. Dipodidae, 4 видах из 2 родов сем. Muridae, 1 виде из 1 рода сем. Gliridae и 1 виде из 1 рода сем. Zapodidae.

Род *Citellophilus* относится к 6 родам блох, имеющих транспалеарктические ареалы. В частности, такой тип ареала также имеют паразиты сусликов, песчанок и тушканчиков из родов *Ophthalmopsylla* Wagner et Ioff, 1926 и *Mesopsylla* Dampf, 1910 (Leptopsyllidae) и *Coptopsylla* Jordan and Rothschild, 1908 (Coptopsyllidae), а также паразиты пищух, сурков, полевоочьих и хомяковых из рода *Callopsylla* (Ceratoptyllidae). Широкое транспалеарктическое распространение имеют паразиты ежей – блохи рода *Archaeopsylla* Dampf, 1908 (Pulicidae).

Виды рода *Citellophilus* обитают в степных и горных областях Центральной и Южной Европы, Казахстана, Передней, Средней и Центральной Азии, Южной Сибири и Приамурья. Однако больше всего представителей этого рода обитает на территории Казахстана, Средней и Центральной Азии.

Ниже эти данные подытожены для 11 видов и 12 подвидов рода *Citellophilus*.

1. *Citellophilus gracilis* (Mikulín, 1957). Ареал – восточно-палеарктический, сибирско-центральноазиатский: Джунгарский Алатау. Основной хозяин – краснощекий суслик [*Spermophilus erythrogegnys* (Brandt, 1841)].

2. *Citellophilus jensejensis* (Wagner, 1902). Ареал – центрально-восточнопалеарктический, сибирский: горы Центральной Азии и юг Средней Сибири. Основной хозяин – длиннохвостый суслик [*Spermophilus undulates* (Pallas, 1778)].

3. *Citellophilus lebedewi* (Wagner, 1933). Ареал – центрально-палеарктический, центральноазиатско-туранский: Тянь-Шань, Памиро-Алай и Гиндукуш. Основной хозяин – красный [*Marmota caudata* (Geoffroy, 1842)] и серый [*M. baibacina* Kastschenko, 1899)] сурки.

Citellophilus lebedewi lebedewi. Ареал – восточно-палеарктический, центральноазиатский: Центральный Тянь-Шань. Основной хозяин – красный и серый сурок.

Citellophilus lebedewi princeps (Ioff, 1946). Ареал – центральнопалеарктический, туранский: Западный и Восточный Тянь-Шань, Памиро-Алай и Гиндукуш. Основной хозяин – красный сурок.

4. *Citellophilus martinoi* (Wagner et Ioff, 1926). Ареал – западнопалеарктический, европейский: Центральная и Юго-Восточная Европа. Основной хозяин – европейский суслик [*Spermophilus citellus* (L., 1766)].

Citellophilus martinoi martinoi. Ареал – западнопалеарктический, Центральная и Юго-Восточная Европа. Основной хозяин – европейский суслик.

Citellophilus martinoi rotundus Rosicky, 1956. Ареал – западнопалеарктический, европейский: Центральная Европа. Основной хозяин – европейский суслик.

5. *Citellophilus menzbieri* (Ioff, 1950). Ареал – центрально-палеарктическо-туранский, туранский: Западный Тянь-Шань. Основной хозяин – сурок Мензбира (*Marmota menzbieri* Kashkarov, 1925).

6. *Citellophilus relicticola* (Fedina, 1946). Ареал – центральнопалеарктическо-туранский, туранский: Центральный и Западный Тянь-Шань, Синыцзянь. Основной хозяин – тянь-шаньский [*Spermophilus relictus* (Kashkarov, 1923)] и рыжеватый [*S. major* (Pallas, 1779)] суслики.

7. *Citellophilus simplex* (Wagner, 1902). Ареал – западно-палеарктический, европейско-восточномедиземноморский: Восточная Европа и Малая Азия. Основной хозяин – европейский и крапчатый [*Spermophilus suslicus* (Guldenstaedt, 1770)] суслики.

Citellophilus simplex simplex. Ареал – западно-палеарктический, европейско-восточномедиземноморский: Восточная Европа и Малая Азия.

Citellophilus simplex rosickyi Cyprich, 1989. Ареал – западнопалеарктический, европейский: Центральная Европа.

8. *Citellophilus sungaris* (Jordan, 1929). Является самостоятельным видом по Льюису (Lewis, 1990) и подвидом *Citellophilus tesquorum* согласно некоторым другим авторам. Ареал – центрально-восточно-палеарктический, Сибирско-Восточноазиатско-Центральноазиатский: Прибайкалье, Забайкалье, Якутия, Приамурье, Северо-Восточный Китай, Юго-Восточный Алтай, восточная часть Котловины Больших озер и Монгольского Алтая, Гобийский район (кроме восточной части), равнины Восточной Монголии. Основной хозяин – даурский и длиннохвостый суслики.

Citellophilus sungaris lobatschevi (Cyprich, Kiefer et Krumpál, 1985). Ареал – восточно-палеарктический, центральноазиатский: Монголия. Хозяева – длиннохвостый и краснощекий [*S. erythrogeus* (Brandt, 1843)] суслики.

9. *Citellophilus tesquorum* (Wagner, 1898). Ареал – транспалеарктический, европейско-сибирско-центрально-восточноазиатский: Южная Европа, Кавказ, Казахстан, Средняя и Центральная Азия, Южная Сибирь. Паразит сусликов различных видов рода *Spermophilus*.

Citellophilus tesquorum tesquorum. Ареал – западно-палеарктический, европейский: юго-восточная часть Украины и Ростовской области до низовий Донца и Дона. Основной хозяин – малый суслик.

Citellophilus tesquorum altaicus (Ioff, 1936). Льюис (Lewis, 1990) считает *C. t. altaicus* отдельным видом. Ареал – восточнопалеарктический, сибирско-восточноазиатский: Зайсанская Котловина, Джунгария, южные склоны Джунгарского Алатау, Алтай, Западный Саян, Хакассия, Тува, западная часть Котловины Больших озер, Северного

Хангая, Монгольского и Гобийского Алтая. Основной хозяин – длиннохвостый и краснощекий суслик.

Citellophilus tesquorum ciscaucasicus (Ioff, 1936). Ареал – западно-палеарктический, Европейский: между Донцом и Волгой, в Восточном Предкавказье. Основной хозяин – малый суслик.

Citellophilus tesquorum dzetysuensis (Mikulin, 1951). Ареал – восточно-палеарктический, центрально-азиатский: северные (в восточной части и южные) склоны Джунгарского Алатау. Основной хозяин – длиннохвостый суслик.

Citellophilus tesquorum elbrusensis Goncharov, 2011. Ареал – западно-палеарктический, европейский: центральная часть Большого Кавказа. Основной хозяин – горный суслик [*S. musicus* (Menetries, 1832)].

Citellophilus tesquorum mongolicus (J. et R., 1911). Ареал – восточнопалеарктический, центральноазиатский: Северный Китай, Манчжурия. Основной хозяин – даурский суслик [*Spermophilus dauricus* (Brandt, 1844)].

Citellophilus tesquorum transvolgensis (Ioff, 1936). Ареал – транспалеарктический, европейско-сибирский: Заволжье, Казахстан и южная часть Западной Сибири. Основной хозяин – малый суслик.

Citellophilus tesquorum transcaucasicus (Ioff et Argyropulo, 1934). Ареал – западно-палеарктический, европейский: Малый Кавказ (Северо-Западная Армения и Северо-Восточная Турция). Основной хозяин – малоазийский суслик [*Spermophilus xanthoprymnus* (Bennett, 1835)].

10. *Citellophilus trispinus* (Wagner et Ioff, 1926). Ареал – центрально-палеарктический, туранско-иранский: равнины Казахстана, Средней, Центральной и Передней Азии. Основной хозяин – желтый суслик.

Citellophilus trispinus trispinus (Wagner et Ioff, 1926). Ареал – центрально-палеарктический, туранско-иранский: Казахстан (кроме восточной части), Средняя, Центральная и Передняя Азия. Основной хозяин – желтый суслик

Citellophilus trispinus balkhaschensis (Mikulin, 1958). Ареал – центрально-палеарктический, туранский: Казахстан (восточная часть), Синьцзян. Основной хозяин – желтый суслик.

11. *Citellophilus ullus* (Mikulin, 1957). Ареал – центрально-палеарктический, туранский: Казахстан, Средняя и Центральная Азия. Основной хозяин – краснощекий суслик.

Блоха *Citellophilus tesquorum*

Как указывалось, основным переносчиком и хранителем возбудителя чумы в ряде очагов инфекции на территории России является политипический вид *Citellophilus tesquorum*. Он имеет ареал транспалеарктического типа, который в целом может быть охарактеризован как европейско-сибирско-центральноазиатский. Данный вид принадлежит к обширной среди блох группе олигоксенных видов, паразитирующих на близких в систематическом отношении видах хозяев. Олигоксенные паразиты могут встречаться и на хозяевах из других таксономических групп, однако определяющей для

них является связь с хозяевами определенной таксономической группы. К этой группе относятся также паразиты песчанок рода *Meriones* Illiger, 1811 – блохи *Xenopsylla conformis* (Wagner, 1903) и *Nosopsyllus laeviceps* (Wagner, 1909). Основными хозяевами блохи *Citellophilus tesquorum* являются суслики рода *Spermophilus* (Медведев, 2002).

В пределах Старого Света встречается 14 видов сусликов, из которых 13 относится к роду *Spermophilus* (алашанский, беренгийский, большой, горный, даурский, длиннохвостый, европейский, желтый, крапчатый, краснощекий, малоазийский, малый, реликтовый) и 1 вид – к роду *Spermophilopsis* (тонкопалый) (Громов, Ербаева, 1995; Wilson, Reeder, 2005). *Citellophilus tesquorum* либо доминирует, либо входит в число 2–3 содоминантов в сообществах блох у всех перечисленных видов сусликов, за немногими исключениями. Так, некоторые подвиды блох, свойственные обособленным территориям или отдельным видам сусликов, рассматриваются в настоящее время как самостоятельные виды, например *C. jenissejensis* (форма, обитающая на длиннохвостом суслике, на юге Красноярского края и в Хакасии) или *C. relicticola* (вид, обитающий на Тянь-Шане и связанный с реликтовым сусликом).

В границах ареала евразийских сусликов известно 11 очагов чумы, где суслики считаются основными носителями инфекции. Общая площадь этих очагов составляет чуть менее 500 тыс. км² (табл. 4). С малым сусликом функционально связаны 5 очагов: Прикаспийский северо-западный степной, Терско-Сунженский низкогорный, Дагестанский равнинно-предгорный, Волго-Уральский степной и Зауральский степной. Первые 3 находятся полностью на территории Российской Федерации, четвертый – значительной частью заходит в Казахстан, пятый расположен в Казахстане. В двух очагах основным носителем является даурский суслик: Забайкальский степной (на территории РФ, Монголии и Китая) и Южно-Маньчжурский (находится на северо-востоке Китая). В Тувинском горном (РФ) и Восточно-Тяньшаньском Северном (КНР) очагах основным носителем является длиннохвостый суслик. В Центрально-Кавказском высокогорном очаге (РФ) в качестве основного носителя чумы выступает горный суслик, в очаге чумы Лессового Плато (в стыке провинций Ганьсу и Нинся в КНР) – алашанский суслик. В других природных очагах чумы Евразии суслики вовлекаются в эпизоотии лишь спорадически – как правило, при высокой активности эпизоотического процесса (The Atlas..., 2000; Природные..., 2004; Каримова, Неронов, 2007, Атлас..., 2012; Dubyanskiy, Yeszhanov, 2016).

Среди перечисленных природных очагов чумы, где основными носителями являются суслики, а единственным или одним из основных переносчиков служит *C. tesquorum*, 2 очага – Тувинский (РФ) и Ганьсу-Нинсянский (КНР) отличаются высокой эпизоотической активностью по настоящее время.

В Зауральском степном очаге (Казахстан) в последние годы регистрируются эпизоотии с невысокой или средней активностью. В Забайкальском степном очаге чумной микроб не обнаруживается с 1971 г., Прикаспийский Северо-Западный степной очаг не проявляет себя с 1991 г., Южно-Маньчжурский – с 1996 г., Терско-Сунженский неактивен с 2001 г., Волго-Уральский степной – с 2002 г., Дагестанский равнинно-предгорный – с 2004 г., Центрально-Кавказский высокогорный – с 2008 г. Следует отметить, что в большинстве очагов, где перестали выделяться культуры возбудителя чумы, периодически обнаруживают антитела к чумному микробу в крови животных или ДНК

Таблица 4. Значение блохи *Citellophilus tesquorum* в природных очагах чумы Евразии сусликового типа (суслики рода *Spermophilus* и сурки рода *Marmota*) (по: The Atlas..., 2000; Природные..., 2004; Каримова, Неронов, 2007, Атлас..., 2012; Dubyanskiy, Yeszhanov, 2016)

| Очаг, страна, год первого выделения микроба | Площадь очага, км ² | Основные носители | Основные переносчики | Доля изолятов от блохи <i>Citellophilus tesquorum</i> , % |
|---|--------------------------------|---|---|---|
| Прикаспийский Северо-Западный, степной, РФ (1913) | 65500 | <i>Spermophilus pygmaeus</i> | <i>Citellophilus tesquorum</i> , <i>Neopsylla setosa</i> | > 64 |
| Терско-Сунженский низкогорный, РФ, 1970 | 2480 | <i>S. pygmaeus</i> | <i>C. tesquorum</i> | 82.5 |
| Дагестанский равнинно-предгорный, РФ, 1951 | 11150 | <i>S. pygmaeus</i> | <i>N. setosa</i> , <i>C. tesquorum</i> | 39.3 (<i>N. setosa</i> – 58.9) |
| Волго-Уральский степной, РФ и Казахстан, 1912 | 99100 | <i>S. pygmaeus</i> | <i>C. tesquorum</i> , <i>N. setosa</i> | 78.1 |
| Зауральский степной, Казахстан, 1913 | 67400 | <i>S. pygmaeus</i> | <i>C. tesquorum</i> , <i>N. setosa</i> | 71.8 |
| Забайкальский степной, РФ, Монголия и КНР, 1911 | 34000** | <i>S. dauricus</i> , <i>Marmota sibirica</i> | <i>C. tesquorum</i> , <i>O. silantievi</i> | 78.0 |
| Тувинский горный, РФ, 1964 | 10826 | <i>S. undulatus</i> | <i>C. tesquorum</i> , <i>R. li</i> | 69.4 |
| Центрально-Кавказский высокогорный, РФ, 1971 | 4600 | <i>S. musicus</i> | <i>C. tesquorum</i> | 83.3 |
| Южно-Маньчжурский, КНР, 1928 | ~150000 | <i>S. dauricus</i> | <i>C. tesquorum</i> | 78.9 |
| Ганьсу-Нинсянский, КНР, 1956 | 2160 | <i>S. alashanicus</i> | <i>C. tesquorum</i> , <i>N. abagaitui</i> | 57.9 |
| Восточно-Тяньшаньский Северный, КНР, 1955 | ~15000 | <i>S. undulatus</i> , <i>M. baibacina</i> | <i>C. tesquorum</i> , <i>O. silantievi</i> | 83.3*** |

* Доля изолятов чумного микроба, полученных от *C. tesquorum*, по отношению ко всем культурам возбудителя, выделенным от блох.

** С учетом монгольской и китайской частей очага.

*** Среди культур, изолированных от блох длиннохвостого суслика.

возбудителя в живых объектах, что свидетельствует о сохранении патогена в местных биоценозах.

При систематизации результатов проведенных ранее экспериментальных работ авторы (Бибикова, Класовский, 1974) пришли к выводу о низкой способности блохи *C. tesquorum* к формированию блока преджелудка. Ващенко (1988) отнес подвид *C. t. ciscaucasicus* к активным переносчикам возбудителя чумы, а *C. t. altaicus* – к малоактивным. В более поздней работе тот же автор указывает, что в очагах чумы, где основными носителями являются малый и горный суслики, «передача инфекции осуществляется высокоактивным переносчиком *Neopsylla setosa* и несколько уступающим ему в этом отношении *Citellophilus tesquorum*» (Ващенко, 1999, с. 199). Необходимо уточнить, что в отношении Центрально-Кавказского очага чумы – единственного, где основным носителем является горный суслик – роль *N. setosa*, как переносчика чумы, относительно велика только в восточной части очага, которой ограничено его распространение. От *N. setosa* получено 2.4 % культур микроба, выделенных от блох, в отличие от *C. tesquorum*, от которого изолировано 83.3 % штаммов (Природные..., 2004).

Следует учитывать, что на блокообразование и эффективность передачи возбудителя влияет много разных факторов – температура и влажность среды, продолжительность кормления, частота подкормок инфицированных блох, фенологический период, в который проводится эксперимент, специфичность используемых лабораторных животных. При экспериментальных работах в сибирских очагах чумы показано, что блохи этого вида при подкормках на сусликах легко инфицируются и эффективно передают возбудитель чумы другим зверькам (Воронова, 1984; Базанова, Маевский, 1996). Выявлено наличие значительных сезонных изменений частоты блокирования (Воронова, 1978; Базанова, 2009). В июле–начале августа, в период активизации эпизоотического процесса в очаге, частота образования блока преджелудка у этого вида достигала максимума и составляла 10.6 %. Срок от заражения блохи до появления первого блока в это время сокращался до трех суток.

В организме *C. tesquorum* чумной микроб сохраняется длительное время. Ранее (Евсеева, Фирсов, 1932) регистрировали сохранение возбудителя чумы в условиях искусственной норы на срок до 102 дней.

При проведении зимних раскопок гнезд длиннохвостого суслика в Тувинском природном очаге чумы удалось дважды получить изоляты чумного микроба от блох, выбранных из субстратов. В обоих случаях это были *C. tesquorum* (Вержущкий и др., 2003). В этой же работе упоминается, что среди культур возбудителя чумы, выделенных в весенний период, подавляющее большинство получено тоже от блох этого вида.

В экспериментах, проведенных в Тувинском очаге в условиях, близких к естественным, показана способность блох, инфицированных возбудителем чумы, переживать зимний период без контакта с прокормителем и передавать инфекцию на следующий год другим зверькам. Более половины (50.0–64.3 %) насекомых сохраняют возбудитель чумы 10–11 месяцев, а около 30 % блох – 13–15 месяцев. Отдельные особи, в основном самки, могут быть носителями чумного микроба до 22 месяцев, который затем может передаваться здоровым сусликам (Базанова, 2009). Формирование блока в преджелудке блохи *C. tesquorum* регистрируется и в очень отдаленные после инфицирования сроки – на 282–411-е сутки (Базанова, Маевский, 1996; Воронова, Базано-

ва, 2004). Отмечены значимые различия блох из разных популяций в эффективности передачи инфекции (Базанова и др., 2000; Базанова, 2009). Анализ результатов многолетних работ по изучению эффективности блох как переносчиков чумы показал, что у *C. tesquorum* за последние десятилетия резко вырос уровень блокообразования. Данное явление отмечено во всех трех сибирских природных очагах чумы (Вержущкий и др., 2018).

Жизненный цикл этого вида в значительной мере определяется особенностями жизнедеятельности его основных прокормителей. На большей части ареала *C. tesquorum* имеет 1 генерацию за сезон. Вышедшие из анабиоза имаго, а также появившиеся из куколок молодые особи весной приступают к размножению. Летом происходит смена поколений и нарастает волна вылода новых молодых насекомых. С середины августа подавляющее большинство *C. tesquorum* прекращает питаться и остается в нежилых гнездах летнего типа (Вержущкий и др., 2009). Недавно выявлено, что у этого вида в Тувинском природном очаге чумы в настоящее время развивается два поколения за год (Галацевич, 2018). Автор связывает это с улучшением условий существования преимагинальных стадий развития *C. tesquorum* в связи с изменениями климата в Центральной Азии.

Большинство видов сусликов в неблагоприятные периоды времени впадает на более или менее продолжительные периоды в спячку. Длиннохвостый суслик и блохи *C. tesquorum* перезимовывают раздельно, в связи с этим чумной микроб около 8 месяцев в году находится в блохах без контакта с основным носителем (Вержущкий и др., 2003).

У большинства видов наземных беличьих в период беременности и выкармливания молодняка отмечено формирование своеобразных временных группировок – агрегаций самок (Michener, 1983; King, 1989). Для длиннохвостого суслика показано, что формирование агрегаций самок на небольших участках местности приводит к локальной концентрации гнезд выводкового типа и чрезвычайно высокой численности имаго *C. tesquorum* на таких участках, примерно в 20 раз превышающей фоновую. Выявлено, что участки, где в мае–июне формируются агрегации самок суслика и накапливается аномально высокая численность блох (до нескольких тысяч особей на гектар), становятся оптимальными станциями для сохранения, накопления и распространения чумного микроба (Вержущкий, 1999).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В Неарктической области очаги чумы расположены преимущественно в Западно-американской подобласти, в Неотропической области – в Бразильской и Андийской подобластях, в Афротропической области – в Мадагаскарской подобласти, на западе Восточноафриканской и юге Капской. В Палеарктической области – это Туранская провинция Турано-Иранской подобласти, Центральноазиатская и юго-восток Восточноазиатской подобластей. В Индо-Малайской области очаги ограничены западом Индийской подобласти, а также западом и востоком Индокитайской подобласти.

Проведенный анализ показывает значительное таксономическое разнообразие носителей и переносчиков чумы. Виды блох, из которых в естественных условиях был выделен возбудитель чумы, принадлежат к 40 % от общего числа родов, известных

в мировой фауне, и к более чем половине семейств. Данные цифры указывают на широкое распространение чумного микроба по биоценотическим цепям, что может обусловить формирование новых очагов под воздействием, например, климатических изменений. Однако лишь небольшое число видов блох и их хозяев в определенных условиях обеспечивают устойчивую циркуляцию возбудителя, как в период эпизоотий, так и в межэпизоотические периоды. При этом одним из наиболее важных и доминирующих переносчиков среди блох является *Citellophilus tesquorum*. Следует отметить, что причины выявленных особенностей в жизнедеятельности блохи *C. tesquorum* еще не вполне понятны. Возможно, что некоторые важные вопросы могут быть решены при использовании молекулярно-генетических методов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена на базе коллекции Зоологического института РАН (ЗИН РАН) (УФК ЗИН рег. № 2-2.20) при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 19-04-00759).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас распространения особо опасных инфекций в Республике Казахстан. 2012. Под ред. Л.А. Бурделова. Алматы, 232 с.
- Базанова Л.П. 2009. Взаимоотношения чумного микроба (*Yersinia pestis*) и блох (Siphonaptera) (на примере сибирских природных очагов чумы). Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Улан-Удэ, 46 с.
- Базанова Л.П., Вержуцкий Д.Б., Хабаров А.В. 2000. Межпопуляционные различия во взаимоотношениях с возбудителем чумы двух массовых видов блох длиннохвостого суслика из Тувы. В сб.: Карантинные и зоонозные инфекции в Казахстане. Алматы, 2: 48–52.
- Базанова Л.П., Маевский М.П. 1996. Длительность сохранения чумного микроба в организме блохи *Citellophilus tesquorum altaicus*. Медицинская паразитология и паразитарные болезни **1**: 45–48.
- Балаханов С.В., Корзун В.М., Вержуцкий Д.Б., Чипанин Е. В., Михайлов Е.П., Денисов А.В., Глушков Э.А., Акимов И.С. 2014. Особенности эпизоотической активности горных природных очагов чумы Сибири в XXI веке. Здоровье населения и среда обитания **12** (261): 48–50.
- Бибикова В.А., Классовский Л.Н. 1974. Передача чумы блохами. М., Медицина, 188 с.
- Вашенко В.С. 1988. Блохи – переносчики возбудителей болезней человека и животных. Л., Наука, 163 с.
- Вашенко В.С. 1999. Роль блох (Siphonaptera) в эпизоотологии чумы. Паразитология **33** (3): 198–206.
- Вержуцкий Д.Б. 1999. Эпизоотологическая роль популяционной организации населения блох длиннохвостого суслика в Тувинском природном очаге чумы. Паразитология **33** (3): 242–249.
- Вержуцкий Д.Б. 2018. Активизация природных очагов чумы в Центральной Азии: беспочвенные опасения или реальная угроза. Природа Внутренней Азии **1** (6): 7–17.
- Вержуцкий Д.Б., Ткаченко В.А., Попов В.В., Колосов В.М. 2003. О сохранении возбудителя чумы в Тувинском природном очаге. Журнал инфекционной патологии **10** (4): 31–32.
- Вержуцкий Д.Б., Чумакова Н.А., Галацевич Н.Ф., Ковалева Н.И. 2009. К экологии блохи *Citellophilus tesquorum* Wagn., 1898 в Юго-Западной Туве. Байкальский зоологический журнал **1**: 17–22.
- Воронова Г.А. 1978. *Ceratophyllus tesquorum altaicus* Ioff, 1936, как основной переносчик и хранитель чумного микроба в Тувинском природном очаге. В сб.: Эпидемиология и профилактика ООИ в МНР и СССР. Улан-Батор, с. 152–155.
- Воронова Г.А. 1984. Взаимоотношения возбудителя чумы с блохами грызунов и зайцеобразных в Тувинском природном очаге чумы. Автореф. дис. ... канд. мед. наук. Саратов, 14 с.
- Воронова Г.А., Базанова Л.П. 2004. Значение блох (Siphonaptera) разных видов в поддержании эпизоотий чумы в сибирских природных очагах. Бюллетень ВСНЦ СО РАМН **2** (1): 58–65.
- Галацевич Н.Ф. 2018. Динамика таксоценоза блох длиннохвостого суслика в Юго-Западной Туве и ее влияние на эпизоотическую активность Каргинского мезоочага чумы. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 20 с.
- Гончаров А.И., Плотникова Е. П. 2010. Распределение по зоогеографическим областям родов и видов блох семейств Pulicidae, из представителей которых в естественных условиях выделен возбудитель чумы

(Insecta, Siphonaptera). Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований **11**: 25–26.

- 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, 34 с.
- Громов И.М., Баранова Г.И. 1981. Каталог млекопитающих СССР. Л., Наука, 456 с.
- Громов И.М., Ербаева М.А. 1995. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. СПб., ЗИН РАН, 472 с.
- Евсеева В.Е., Фирсов И.П. 1932. Блохи как хранители чумного вируса в зимнее время. Вестник микробиологии, эпидемиологии и паразитологии **11** (4): 281–283.
- Каримова Т.Ю., Неронов В.М. 2007. Природные очаги чумы Палеарктики. М., Наука, 199 с.
- Каримова Т.Ю., Неронов В.М., Попов В.П. 2010. Развитие взглядов на природную очаговость чумы. Зоологический журнал **89** (1): 71–78.
- Котти Б.К. 2018. Каталог блох (Siphonaptera) фауны России и сопредельных стран. 2-е изд. Ставрополь, Изд-во СКФУ, 128 с.
- Медведев С.Г. 1998. Фауна и паразито-хозяйинные связи блох (Siphonaptera) Палеарктики. Энтомологическое обозрение **77** (2): 295–314.
- Медведев С.Г. 2000. Фауна и паразито-хозяйинные связи блох (Siphonaptera) различных зоогеографических областей мира. II. Энтомологическое обозрение **79** (4): 812–830.
- Медведев С.Г. 2002. Особенности распространения и паразито-хозяйинных связей блох (Siphonaptera). I. Энтомологическое обозрение **81** (3): 737–753.
- Медведев С.Г. 2013а. Таксономический состав и особенности фауны блох (Siphonaptera) России. Энтомологическое обозрение **92** (1): 85–101.
- Медведев С.Г. 2013б. Палеарктические центры таксономического разнообразия отряда блох (Siphonaptera). Энтомологическое обозрение **92** (3): 684–702.
- Онищенко Г.Г., Кутырев В.В. 2004. Природные очаги чумы Кавказа, Прикаспия, Средней Азии и Сибири. М., Медицина, 192 с.
- Павлинов И.Я., Яхонтов Е.Л., Агаджанян А.К. 1995. Млекопитающие Евразии. I. Rodentia: систематико-географический справочник. М., Изд-во МГУ, 240 с.
- Природные очаги чумы Кавказа, Прикаспия, Средней Азии и Сибири. 2004. Под ред. Г. Г. Онищенко, В. В. Кутырева. М., Медицина, 192 с.
- Ралль Ю.М. 1965. Природная очаговость и эпизоотология чумы. М., Медицина, 363 с.
- Bertherat E. 2016. Plague around the world, 2010–2015. Weekly Epidemiological Record **91** (8): 89–104.
- 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.
- King J.W. 1989. Spacing of female kin in Columbian ground squirrels (*Spermophilus columbianus*). Canadian Journal of Zoology **67**: 91–95.
- Lewis R.E. 1990. The Ceratophyllidae: currently accepted valid taxa (Insecta: Siphonaptera). Koenigstein, Koeltz scientific books, 267 pp.
- Lewis R.E. 2003. Siphonaptera. 15th ed. 62 pp.
- Michener G.R. 1983. Kin identification, matriarchies and the evolution of sociality in ground-dwelling sciurids. In: Eisenberg F., Kleiman D.G. (eds) *Advances in the study of mammalian behavior*, pp. 528–572.
- The atlas of plague and its environment in the People's Republic of China. 2000. Beijing, Science Press, 221 pp.
- Traub R.E., Rothschild M., Haddow J.F. 1983. The Ceratophyllidae: key to the genera and host relationships, with notes on their evolution, zoogeography and medical importance. Cambridge University Press, 288 pp.
- Wilson D.E., Reeder D.M. 2005. Mammal species of the World: a taxonomic and geographic reference. 3rd ed. Baltimore, Johns Hopkins University Press, 743 pp.

DIVERSITY OF FLEAS (SIPHONAPTERA), VECTORS OF PLAGUE
PATHOGENS: THE FLEA *CITELLOPHILUS TESQUORUM* (WAGNER, 1898),
PARASITE OF GROUND SQUIRRELS OF THE GENUS *SPERMOPHILUS*

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

Key words: fleas, Siphonaptera, species vectors of plague pathogen, taxonomic diversity, *Citellophilus tesquorum*.

SUMMARY

Plague foci cover significant territories of all the continents, excluding Australia and Antarctica. They are distributed in eleven subregions of five zoogeographical provinces. Plague pathogen vectors include representatives of 346 out of 5937 species (about 6 %), 144 out of 1258 genera, 33 out of 156 families (about 20 %), and 9 out of 28 of orders (about 30 %) of mammals. Representatives of three rodent families (Cricetidae, Muridae, and Sciuridae) manifest the largest fraction of plague vector species (34 %).

Nowadays, 257 flea species were recorded as species infected with plague pathogen, constituting 12 % out of 2162 all the known flea species. Species infected with plague pathogen in nature belong to 95 and 12 out of 240 genera and 18 flea families, respectively. This number constitutes 40 % of the number of flea genera of the world fauna. These numbers point to the wide distribution of the plague pathogen along biocenotic chains, stipulating the formation of new foci due to, for example, and climatic changes.

At the same time, only significantly smaller number of fleas and their hosts in certain environmental conditions provide a stable circulation of the pathogen, as well as during epizootics, and during inter-epizootic periods. One of this species is represented by the flea *Citellophilus tesquorum* (Wagner, 1898), a parasite of ground squirrels of the genus *Spermophilus*.

This species is characterized by strongly developed ability to form the bacterial «plug» in the proventriculus and the long survival of the plague pathogen in the organism of the imago. Fleas of this species effectively transmit plague pathogen to warm-blooded hosts, retaining this ability even after a long separate overwintering. *C. tesquorum* can reach very high population density in small areas where ground squirrel females aggregate during pregnancy and milking of their offspring.