

УДК 576.895.775:574.9/579.842.23

**РАЗНООБРАЗИЕ ПЕРЕНОСЧИКОВ ЧУМЫ:
БЛОХИ РОДА *NEOPSYLLA* WAGNER, 1903
(SIPHONAPTERA, HYSTRICHOPSYLLIDAE)**

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

^аЗоологический институт РАН,

^аУниверситетская наб., 1, Санкт-Петербург, 199034 Россия

^бИркутский научно-исследовательский противочумный институт Роспотребнадзора,

Иркутск, 664047 Россия

^сСеверо-Кавказский федеральный университет,

^dСтавропольский противочумный институт Роспотребнадзора,

Ставрополь, 355009 Россия

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

**e-mail: boris_kotti@mail.ru

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

Поступила в редакцию 03.05.2021 г.

После доработки 20.05.2021 г.

Принята к публикации 21.05.2021 г.

В обзоре проанализированы особенности распространения и паразито-хозяйственных связей видов блох Голарктическо-Индо-Малайского рода *Neopsylla* (Hystrichopsyllidae, Neopsyllinae). Рассмотрена роль отдельных представителей этого рода как переносчиков и хранителей возбудителя в природных очагах чумы Евразии. Показано, что 14 из 67 видов и подвидов блох рода *Neopsylla* отмечены как основные, второстепенные или случайные переносчики этой инфекции.

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

DOI: 10.31857/S0031184721030017

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

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

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

В мировой фауне в настоящее время насчитывается 48 видов и 19 подвигов блох рода *Neopsylla*. Таким образом, можно считать, что в мире имеется 67 форм видового и подвигового ранга, относящихся к этому роду блох. Преобладающее число видов и подвигов рода *Neopsylla* паразитирует на широком круге прокормителей, относящихся, главным образом, к отрядам грызунов, насекомоядных, хищных и зайцеобразных.

БЛОХИ РОДА *NEOPSYLLA* И ПОДСЕМЕЙСТВА NEOPSTLLINAE: ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ

Род *Neopsylla* принадлежит к подсем. Neopsyllinae – одному из девяти подсемейств сем. Hystrichopsyllidae. Подсем. Neopsyllinae насчитывает 124 видов и 35 подвигов блох, что по объему приблизительно равно подсем. Rhadinopsyllinae (оно насчитывает 108 видов и 14 подвигов) и значительно меньше более крупного подсем. Stenophthalminae (оно объединяет 238 видов и 181 подвидов).

Десять родов подсем. Neopsyllinae подразделяются на три трибы: Neopsyllini [(роды *Neopsylla* (67 видов и подвигов), *Rothschildiana* (два вида) и *Tamiophila* (один вид)], Paraneopsyllini [(роды *Genoneopsylla* (пять видов), *Paraneopsylla* (шесть видов)] и Phalacroscopsyllini [роды *Catallagia* (17 видов), *Delotelis* (два вида), *Epitedia* (семь видов), *Phalacroscopsylla* (шесть видов) и *Strepsylla* (восемь видов)].

Подсем. Neopsyllinae имеет голарктическо-индо-малайский ареал. Представители подсемейства паразитируют главным образом на наземных беличьих (Sciuridae), мышиных (Muridae) и хомяковых (Cricetidae). Кроме того, виды некоторых родов подсем. Neopsyllinae отмечены на землеройковых и на центральноамериканских мешотчатых прыгунах (Heteromyidae), сходных по образу жизни с тушканчиковыми.

Блохи подсем. Neopsyllinae характеризуются наличием своеобразного глазного ктенидия, состоящего из двух зубцов. Однако он отсутствует у представителей подсемейства – блох родов *Catallagia* и *Delotelis* из трибы Phalacroscopsyllini. У блох подсем. Neopsyllinae передний зубец глазного ктенидия налегает сверху на другой зубец и расположен по отношению к нему под косым углом. На щечной стенке головы блох этого подсемейства имеется два полных по числу щетинок ряда. Нижний, или глазной ряд представлен четырьмя, а не тремя, как обычно, щетинками. Уникальные состояния признаков строения подсем. Neopsyllinae отмечаются в строении среднегрудного сегмента

(имеются дополнительные гребни на фрагме среднегруди, а гребни на вершине аподемы мезостернита имеют своеобразную форму), 9-го стернита брюшка самцов (имеются аподема и дополнительные выросты на вертикальных ветвях) и эдеагуса (наличие двух пар склеритов крючков эдеагуса). Наибольшее разнообразие состояний признаков у блох подсем. Neopsyllinae обнаруживается в строении заднегрудного сегмента тела. Среди них имеются как плезиоморфные состояния (наличие 3-й грудной пластинки и особенности склеритов 2-й пары дыхалец), так и различные более специализированные черты строения. Так, уникальными являются особенности строения седла метастернита с сильно удлинненными кверху дорсальными отростками. У блох подсем. Neopsyllinae брюшные дыхальца каплевидной формы, межуסיковая бороздка присутствует как у самцов, так и у самок (у большинства других блох бороздка имеется только у самцов), эдеагус имеет хорошо выраженную шейку в основании аподемы. Однако последние из перечисленных особенностей являются гомоплазиями, т.е. сходные состояния присутствуют у блох из других семейств и инфраотрядов.

У блох родов *Neopsylla* третья щетинка глазного ряда укорочена. Аналогичное состояние отмечено у близкого к роду *Neopsylla* – неарктического рода *Epitedia*. Для блох *Neopsylla* характерны редукция гребня метанотума, а также наличие выростов на вершине внутренней трубки и утолщения в основании Y-склерита эдеагуса. Подобные состояния признаков отмечаются и у других блох, в частности у блох индо-малайского рода *Rothschildiana*, также близкого к роду *Neopsylla*. Тенденция к удлинению хоботка у представителей рода *Neopsylla* выражена только у блох *N. aliena* J. et R., 1911 и *N. anoma* Rothschild, 1912. Подобная особенность отмечается и у других паразитов цокоров – блох *Rhadinopsylla aspalacis* Ioff et Tiflov, 1946 и *Rh. ioffi* Wagner, 1930.

В состав трибы Neopsyllini также входит род *Tamioiphila*, который является эндемиком наиболее бедной по количеству таксонов фауны Восточноамериканской подобласти. Один вид этого рода имеет Канадско-Восточноамериканский ареал и объединяет блох – паразитов бурундуков рода *Tamias*, а также белок рода *Tamiasciurus*. Представители трибы Neopsyllini известны также и в Индо-Малайской области. Здесь, кроме семи видов рода *Neopsylla*, распространены виды рода *Rothschildiana*. Этот род является эндемиком Индо-Малайского области. Его виды являются паразитами мышиных родов *Rattus*, *Maxomys*, *Leopoldamys* и ряда других. Однако основу трибы Neopsyllini составляет наиболее характерный для фауны Палеарктики (42 вида) род *Neopsylla*, имеющий широкий голарктическо-индо-малайский ареал. В Неарктической области род *Neopsylla* представлен только одним видом с Канадско-Восточноамериканским ареалом – блохой *N. inopina* Rothschild, 1915.

Род *Neopsylla* в настоящее время насчитывает 48 видов и 19 подвидов. Следует отметить, что, кроме рода *Neopsylla*, голарктическо-индо-малайские ареалы имеют также два других рода блох. Один из них род *Doratopsylla* (Hystrihopsyllidae), блохи которого паразитируют на землеройковых (Soricidae), второй – род *Nycteridopsylla* (Isachnopsyllidae), объединяющий паразитов зимующих летучих мышей.

Количество видов рода *Neopsylla* убывает по направлению с востока на запад Палеарктики. Так, из 48 известных видов рода *Neopsylla* в Восточноазиатской подобласти представлено 30 (15 из них при этом эндемичные), в Центральноазиатской – 23 (шесть из них эндемичные), в Турано-Иранской – семь (только один из них эндемичный). В Сибирской провинции известно восемь видов рода *Neopsylla*, среди которых эндемичные отсутствуют. В фауне же Европейской провинции род *Neopsylla* известен только по двум видам. Данные виды политипические и включают от двух до шести подвидов. Один из них, паразит широкого круга грызунов (сусликов, хомяковых и полеvoчьих) – блоха *N. pleskei* Ioff, 1928, – имеет протяженный транспалеарктический ареал. Этот вид в настоящее время подразделяется на шесть подвидов. Еще один политипический вид, паразит сусликов – блоха *N. setosa*, – также характеризуется протяженным транспалеарктическим ареалом.

Можно предположить, что виды рода *Neopsylla* проникают в европейскую часть Палеарктики много позднее, чем, например, паразиты насекомых рода *Palaeopsylla*. Последний объединяет 55 видов и 11 подвидов, среди которых есть как палеарктические, так и индо-малайские. Однако особенностью их распространения является то, что значительное число видов рода *Palaeopsylla* приурочено, с одной стороны, к Европе и Средиземноморью, с другой – к Восточноазиатской подобласти. Такое распределение видов указывает на два центра видообразования, что, возможно, обусловлено изолирующими преградами в прошлом на территории центральной части Евразии.

Распространение блох из восточной части Палеарктики по североазиатскому пути характерно не только для некоторых видов рода *Neopsylla*, но и для представителей ряда других родов. Среди них можно указать, например, такие голарктические роды как *Ceratophyllus* и *Megabothris*. По другому, южноазиатскому пути – через Центральную, Среднюю и Переднюю Азию, кроме видов рода *Neopsylla*, шло освоение Евразии видами родов *Rhadinopsylla* и *Hystrihopsylla*.

Сибирско-центральноазиатский тип ареалов присущ паразитам полевок рода *Microtus* и *Alticola* – блохе *Neopsylla mana* Wagner, 1927. На азиатские (внесибирские) связи указывает распространение паразита слепушонки *N. bactriana* Ioff, 1953, представленного в Центральноазиатской и Турано-Иранской подобластях. Ирано-Центральноазиатский ареал свойствен обитателю зоны степи и пустынь блохе *N. teratura* Rothschild, 1913 – паразиту серого хомячка и других грызунов.

В фауне Индо-Малайской области род *Neopsylla* представлен семью видами (из них пять эндемичных), паразитирующими на крысах родов *Maxomys*, *Sundamys* и *Berylmys*. Палеарктическо-индо-малайский ареал имеет блоха мышинных *Neopsylla dispar* Jordan, 1932. Ареал, охватывающий Индокитайскую, Восточно- и Центральноазиатскую подобласти, свойствен другим паразитам мышинных – блохе *N. stevensi* Rothschild, 1915, а ареал, охватывающий Восточноазиатскую и Индийскую подобласти, – блохе *N. secura* Rothschild, 1915.

Блохи рода *Neopsylla* массово паразитируют круглый год на хомяковых, мышиных и полевоочьих (Дарская, 1970). Блохам этой группы свойственно непродолжительное время нахождения на теле хозяина, необходимое для насыщения крови. Блохи этой группы сохраняют связь с убежищем хозяина во все периоды жизни (Брюханова, Дарская, 1965; Жовтый, 1966; Ващенко, 1988). В целом, виды рода *Neopsylla* относятся к поликсенным паразитам, которые способны обитать на широком круге хозяев. Многие из них приурочены к определенному ландшафту, где они используют в качестве прокормителей различных млекопитающих, ведущих сходный образ жизни. Большинство видов рода *Neopsylla* обитает в ландшафтных зонах низменностей и предгорий, где они паразитируют преимущественно на грызунах – сусликах, песчанках, ряде видов полевков и мышей.

По нашим данным, блохи 48 видов и 19 подвидов рода *Neopsylla* найдены на 154 видах млекопитающих семи отрядов. Эти виды хозяев принадлежат к 57 родам из 16 семейств. Среди основных хозяев преобладают грызуны. В частности, виды рода обнаружены на 59 видах из 19 родов хомяковых. Кроме того, среди грызунов хозяевами блох рода *Neopsylla* отмечаются 30 видов из девяти родов мышиных (Muridae), 23 вида из семи родов беличьих (Sciuridae) и восемь видов из четырех родов тушканчиковых (Dipodidae). Хозяевами блох рода *Neopsylla* из других отрядов являются шесть видов пищух рода *Ochotona* (Ochotonidae) и одного вида зайцевых. Блохи рода *Neopsylla* также отмечены на пяти видах из трех родов землеройковых (Soricidae) и двух видов из одного родов кротовых (Talpidae). Кроме того, блохи рода *Neopsylla* были обнаружены на 10 видах птиц из девяти родов шести семейств из шести отрядов.

В фауне России представлено девять видов и три подвида рода *Neopsylla*. Наиболее протяженные ареалы – Транспалеарктические, или Европейско-Сибирско-Азиатские, имеют два политипических вида блох, которые были упомянуты выше. Один из них, *N. setosa*, имеет Европейско-Сибирско-Восточно-Центральноазиатско-Туранский тип ареала, второй, другой вид *N. pleskei* – Европейско-Сибирско-Восточно-Центральноазиатско-Турано-Иранский. Один из подвидов, *N. p. rossica*, характеризуется широким европейско-сибирским ареалом. Ареал другого подвида, *Neopsylla p. caucasica*, более узкий, приуроченный к Кавказу. Его можно отнести к Западнопалеарктическому, или Европейскому типу.

Азиатско-сибирские ареалы имеет ряд видов и подвидов фауны России. Один из видов, *N. p. orientalis*, характеризуется Сибирско-Восточно-Центральноазиатским ареалом. Центрально-восточнопалеарктические ареалы, или Сибирско-Восточно-Центральноазиатские, также имеют блохи *N. abagitui* Ioff, 1946, *N. bidentatiformis* (Wagner, 1893) и *N. galea* Ioff, 1946.

Кроме того, среди видов рода *Neopsylla* фауны России представлены виды с Азиатско-Сибирскими ареалами. Это блохи *N. mana* Wagner, 1927 и *N. democratica* Wagner, 1926 с Сибирско-Центральноазиатским ареалом и *N. acanthina* J. et R., 1923 с Сибирско-Восточноазиатским. Азиатский (внесибирским) ареал имеет *N. teratura* Rothschild, 1913. Этот ареал можно также обозначить как Центральноазиатско-Иранский.

Neopsylla abagaitui Ioff, 1946

Тип ареала: Центральнo-Восточнопалеарктический, или Сибирско-Восточноазиатско-Центральноазиатский. Ареал: лесостепи и степи на юге Сибири и в Северо-Восточном Китае. В России вид встречается в Туве, окрестностях Красноярска, в Забайкалье; в Монголии – в Котловине Больших Озер, Монгольском Алтае, горных системах Хангая и Хэнтэя; в Китае – в Маньчжурии и Внутренней Монголии (Иофф, Скалон, 1954; Гончаров и др., 1989; Вершинин, 1993; The Atlas ..., 2000).

Хозяева: 13 видов из 11 родов четырех семейств из двух отрядов. Среди них пищуховые рода *Ochotona* (1 вид) (Lagomorpha), а также хомяковые родов *Cricetulus* (2), *Ellobius* (1), *Eolagurus* (1), *Lasiopodomys* (1), *Meriones* (1), *Myospalax* (1) и *Pitymys* (1) (Cricetidae), тушканчиковые рода *Allactaga* (1) (Dipodidae) и беличьи *Marmota* (1) и *Spermophilus* (2) (Sciuridae).

Инфицированность возбудителем чумы: в России инфицированные блохи этого вида найдены в Забайкальском природном очаге чумы (Голубинский и др., 1987). Блоха *N. abagaitui* отмечена как спонтанно зараженная чумой в Монголии (Bolormaa et al., 2010). В Китае естественная зараженность чумой блох этого вида выявлена в Южно-Маньчжурском и Ганьсу-Ниньсянском природных очагах чумы, причем в последнем данный вид рассматривается как второстепенный переносчик (The Atlas ..., 2000).

N. bidentatiformis (Wagner, 1893)

Тип ареала: Центральнo-Восточнопалеарктический, или Сибирско-Восточноазиатско-Центральноазиатский. Ареал: один из часто отмечаемых паразитов грызунов степей и лесостепей на юге Сибири и Дальнего Востока. Известен в Туве, Прибайкалье, Забайкалье, Якутии, Приамурье и Приморье. Встречается по всей Монголии, а также на северо-востоке Китая (Иофф, Скалон, 1954; Гончаров и др., 1989; Вершинин, 1993).

Хозяева: широкий круг прокормителей – 35 видов из 18 родов шести семейств из трех отрядов, среди которых указывались хомяковые родов *Alticola* (3), *Cricetulus* (4), *Eolagurus* (1), *Lasiopodomys* (1), *Meriones* (2), *Microtus* (5), *Myospalax* (2), *Phodopus* (2); тушканчиковые родов *Allactaga* (1) и *Dipus* (1), мышинные родов *Apodemus* (2), *Mus* (1), *Rattus* (1); беличьи *Marmota* (2), *Spermophilus* (3) и *Tamias* (1). Кроме того, вид был также на пищухах (*Ochotona daurica* (Pallas, 1776) и *O. erythrotis* (Büchner, 1894)). Блохи этого вида были также собраны с куньих (*Mustela eversmanni* Lesson, 1827).

В разных частях ареала длиннохвостого суслика (*Urocitellus undulates* (Pallas, 1778)) доля этого вида среди блох, собранных со зверьков, сильно различается: в Юго-Восточной Туве и Хангае она составляет 0.1 %, в Якутии – 0.2 %, на юго-востоке Монгольского Алтая – 0.3 %, в Баргузинской долине – 1.1 %, в Западном Забайкалье – 1.4 %, в Прибайкалье – 3.2 %, в Амурской обл. – 8.5 % (Вержужский, 2012).

В Приморском крае этот вид абсолютно доминирует среди блох на массовых видах мелких млекопитающих, превышая ежегодно 50 % в общих сборах блох (Девятова и

др., 1966). В условиях юго-востока Забайкалья значительная часть ее населения использует в качестве основного прокормителя полевку Брандта (*Lasiopodomys brandtii* (Radde, 1861)). Является ярко выраженной “блохой гнезда” – на долю насекомых, находящихся в гнезде, в среднем за сезон приходится 99.0 % всех имаго. Максимальная численность в гнездах полевки регистрируется в октябре и ноябре (среднегодовые значения 47 и 55 имаго на гнездо). Размножение *N. bidentatiformis* протекает весь теплый период года – с апреля по октябрь. Длительность цикла развития колеблется от 30 дней у блох июньской генерации до 150 дней для особей, появившихся из куколок в апреле и октябре. Большая часть популяции успевает пройти два поколения за год (Вахрушева, 1979).

Инфицированность возбудителем чумы: в Китае блохи этого вида найдены естественно зараженными чумой в Южно-Маньчжурском природном очаге чумы и в очаге Ксилингольских равнин. В Эрлянском природном очаге этот вид, по мнению коллектива китайских специалистов, является второстепенным переносчиком чумы (The Atlas ..., 2000).

Блоху *N. bidentatiformis* относят к активным переносчикам чумы с высокой частотой блокообразования (Бибикова, Классовский, 1974; Ващенко, 1999). В условиях эксперимента в опытах по передаче чумы блохами в Приморском крае использовали три тысячи насекомых этого вида, в качестве прокормителей – массовые виды мелких мышевидных грызунов (Девятова и др., 1966). В пяти сериях опытов средний уровень блокообразования составил 11.6 %, достигнув в одном из опытов 37.5 %. Образование блоков преджелудка наблюдали с пятых по 24-е сутки. Показана высокая заражающая способность блокированных блох – при кормлении индивидуально с экспозицией от двух часов до суток и более погибло 44.2 % взятых в опыты массовых видов мелких млекопитающих – крысвидных хомячков, полевых мышей и восточных полевок. Отмечено, что блохи *N. bidentatiformis* активно нападают на человека и пьют его кровь (Девятова и др., 1966).

N. galea Ioff, 1946

Тип ареала: Центрально-Восточнопалеарктический, или Сибирско-Восточноазиатско-Центральноазиатский. Ареал: паразитирует на различных видах степных грызунов в Туве и Забайкалье; в Монголии – в Монгольском Алтае, Котловине Больших Озер и Хангае; в Северо-Восточном Китае (Гончаров и др., 1989; Вершинин, 1993; Котти, 2013).

Хозяева: 11 видов из шести родов двух семейств грызунов. В частности, это хомяковые родов *Cricetulus* (3), *Lasiopodomys* (1), *Meriones* (2), *Myospalax* (1) и *Phodopus* (2), а также беличьи рода *Spermophilus* (2).

Инфицированность возбудителем чумы: в России случаев обнаружения блох этого вида инфицированными чумой не зарегистрировано. В Китае, в Эрлянском природном очаге чумы с основным носителем – монгольской песчанкой, *N. galea* считается второстепенным переносчиком чумы (The Atlas ..., 2000).

N. hongyangensis Li Kueichen, Bai Xue-li et Chen Bai-fang, 1986

Тип ареала: Восточнопалеарктический, или Центральноазиатский. Ареал: встречается в Китае, в высокогорьях Тибета и Цинхая. Хозяева: паразитирует на ряде видов мелких млекопитающих, характерных для этих территорий. Известен с восточноазиатской мыши (*Apodemus peninsulae* (Thomas, 1907)).

Инфицированность возбудителем чумы: имелись находки спонтанно инфицированных чумой блох на Тибете (The Atlas ..., 2000).

N. inopina Rothschild, 1915

Тип ареала: Неарктический, или Канадско-Западноамериканский. Ареал: вид широко распространен в предгорьях и горах западной части США и Канады, встречается на широком спектре мелких млекопитающих Неарктики (Hopkins, Rothschild, 1962).

Хозяева: 11 видов из семи родов пяти семейств из двух отрядов, а также с одного вида птиц. Среди них отмечались хомяковые (*Clethrionomys gapperi* (Vigors, 1830) и *Peromyscus maniculatus* (Wagner, 1845)), мышинные (*Rattus norvegicus* (Berkentheut, 1769)), беличьи (*Cynomys ludovicianus* (Ord, 1815), *Marmota flaviventris* (Audubon et Bachman, 1841) и пять видов рода *Spermophilus*).

Блохи этого вида были также собраны с длиннохвостой ласки (*Mustela frenata* (Lichtenstein, 1831)) и с кроличьего сыча (*Athene cunicularia* (Molina, 1782) из сем. Strigidae (Strigiformes)).

При сборах 20041 блохи с 6542 луговых собачек (*Cynomys*) четырех видов в течение 2013–2016 г. на территории 12 западных штатов США было обнаружено абсолютное доминирование блох *Oropsylla* (*Opisocrostis*) *hirsuta* (Baker, 1895) (59 %) и *Pulex simulans* Baker, 1895 (23 %). Авторы исследования указывают, что блоха *N. inopina* на обследованной территории является паразитом сусликов, и в проведенных сборах с луговых собачек ее доля составила менее 2 % (Russel et al., 2018).

Инфицированность возбудителем чумы: естественная зараженность чумным микробом блох этого вида отмечена на территории многих западных штатов США (Pratt et al., 1993).

N. mana Wagner, 1927

Тип ареала: Центрально-Восточнопалеарктический, или Сибирско-Центральноазиатский. Ареал: паразит полевков и других мелких млекопитающих в степных и лесостепных, преимущественно горных, районах Средней и Центральной Азии, на юге Сибири и в Якутии. В Монголии обитает практически по всем горным и предгорным районам. В Китае встречена в Маньчжурии, Внутренней Монголии и Цинхае (Июфф, Скалон, 1954; Гончаров и др., 1989; Вершинин, 1993).

Хозяева: широкий круг прокормителей – 34 вида из 20 родов 10 семейств из трех отрядов, из которых большинство составляют грызуны (27 видов из 15 родов пяти семейств). Среди хозяев этого вида отмечались хомяковые родов *Alticola* (4), *Clethrionomys* (2), *Cricetulus* (4), *Lasiopodomys* (1), *Meriones* (2), *Microtus* (1), *Phodopus* (2),

Pitymys (1) и *Rhombomys* (1); мышинные (*Apodemus sylvaticus* (L., 1758)); тушканчиковые (*Allactaga sibirica* (Forster, 1778)), *Dipus sagitta* (Pallas, 1773) и одноцветная мышовка (*Sicista concolor* (Büchner, 1892)); беличьи родов *Marmota* (2) и *Spermophilus* (3). Кроме того, вид был отмечен на зайцеобразных (*Ochotona daurica* и *O. pallasi* (Gray, 1867)), а также на *Lepus tolai* (Pallas, 1778)). Блохи этого вида были также собраны с куных (*Mustela altaica* (Pallas, 1811) и *M. erminea* (L., 1758)) и псовых (*Vulpes vulpes* (L., 1758)). Блоха *N. mana* была собрана с каменки-плясуны (*Oenanthe isabellina* (Temminck, 1829) (Turdidae, Passeriformes)).

На длиннохвостом суслике доля этого вида среди блох, собранных со зверьков, сильно различается в разных частях ареала этого прокормителя: в Якутии этот показатель составляет 0.2 %, в Юго-Восточной Туве – 0.7 %, на северо-западе Монгольского Алтая – 1.4 %, в Хангае – 1.6 %, на юго-востоке Монгольского Алтая – 1.9 %, в Юго-Западной Туве – 2.5 %, в Горном Алтае – 2.9 %, в Джунгарском Алатау – 6.7 % (Вержуцкий, 2012).

Блоха *N. mana* в Туве паразитирует преимущественно на длиннохвостом суслике, в большей степени накапливаясь в гнездах зверька (Тувинский ..., 2019). Встречается по всей территории Тувинского природного очага чумы, максимальная численность отмечена в зональных поясах горных степей и луговостепей на высоте 1900–2200 м над ур. м. В субальпийском высотном поясе встречается единично.

Блохи этого вида способны к активной форезии в период расселения сусликов и хорошо переносят длительное голодание без контакта с хозяином. Откладка яиц самками отмечается весь теплый период года, наиболее интенсивный выплод молодых имаго регистрируется в августе–сентябре. Сезонный ход численности одновершинный с пиком в конце лета – начале осени (Галацевич, 2018; Тувинский ..., 2019). Зимний период года основная часть населения вида проводит в гнездах летнего типа, без контакта с прокормителем. Так, в Юго-Западной Туве средняя численность имаго этой блохи в гнездах со спящим сусликом в холодный период года составила 1.4 ± 1.1 на гнездо ($n=14$), в гнездах летнего типа без хозяина – 18.3 ± 4.4 ($n=28$) (Вержуцкий, 2012). Численность значительно варьирует по годам. На длиннохвостом суслике индексы обилия колеблются в основном от 0.05 до 0.5; во входах нор – от 0.0005 до 0.002; в гнездах суслика – от 1.0 до 6.0 (Тувинский ..., 2019).

Инфицированность возбудителем чумы: описана эпизоотия чумы в популяции полевки Брандта осенью 1956 г. в Заг сомоне Баян-Хонгорского аймака Монголии (Шкилев и др., 1958). Согласно полученным данным, из группового посева из 38 блох *N. mana*, выбранных из гнезда полевки Брандта, изолирована культура чумы. Для Ханхегшинского природного очага чумы, расположенного в центральной части Убурхангайского аймака, где основным носителем является полевка Брандта, а основным переносчиком – блоха *N. pleskei* (Вержуцкий, Адъясурэн, 2019), некоторые авторы ранее включали в число основных переносчиков и вид *N. mana* (Ахнтуя и др., 1988). Блохи *N. mana* вовлекаются в эпизоотический процесс в качестве второстепенных переносчиков

в Китае, Боро-Хоринском и северном Восточно-Тяньшаньском природных очагах чумы (The Atlas ..., 2000).

В Горно-Алтайском природном очаге чумы за период с 1961 по 2013 г. от *N. mana* выделено четыре штамма возбудителя чумы (Горно-Алтайский ..., 2014). При проведении полевого эксперимента непосредственно на территории очага участок с активной эпизоотией (осенью 1972 г. здесь было получено 48 культур чумного микроба) площадью в 200 га был освобожден от грызунов, а их норы прикопаны. С 17 по 25 апреля 1973 г. на участке раскопано семь гнезд монгольской пищухи, у которых входы нор оставались закрытыми. Из них выбрано 427 блох, относящихся к шести видам, в том числе среди них было 18 блох *N. mana*. От двух блох этого вида изолировано две культуры чумного микроба. Таким образом, в полевых условиях доказана способность блох *N. mana* сохранять возбудитель чумы на протяжении 228 дней (срок наблюдения) без контакта с прокормителем (Ивженко и др., 1974).

В Тувинском природном очаге чумы за период с 1964 по 2017 г. от блох этого вида изолировано 25 культур чумного микроба (Тувинский ..., 2019). В экспериментах по передаче и сохранению возбудителя чумы использовано 468 блох *N. mana* (Воронова, Базанова, 2004; Базанова, 2009; Базанова, Вержуцкий, 2009). При питании на белой мыши на десятки сутки после заражения зарегистрирован единственный случай образования блока преджелудка. Блокированная блоха погибла в первые сутки, и передачи чумного микроба не отмечено (Воронова, Феоктистов, 1979). При использовании в качестве прокормителя длиннохвостого суслика блокировались 12.5 % взятых в опыт блох, передачу возбудителя интактным сусликам выявили в 25 % случаев. В условиях, приближенных к естественным, блохи этого вида сохраняли возбудителя до 380 дней (Воронова, 1984; Базанова, Хабаров, 1993).

N. meridiana Tiflov et Kolpakova, 1937

Тип ареала: Центральнопалеарктический, или Центральноеазиатско-Туранский. Ареал: высокогорный вид, паразит грызунов в горах Средней Азии (Тянь-Шань и Памиро-Алай (Иофф и др., 1965).

Хозяева: известен с семи видов хомяковых (*Alticola argentatus* (Severtzov, 1879), *Cricetulus migratorius* (Pallas, 1773), *Microtus gregalis* (Pallas, 1779), *Pitymys carruthersi* (Thomas, 1909) и *Neodon juldaschi* (Severtzov, 1879)).

Инфицированность возбудителем чумы: одна культура возбудителя чумы изолирована от блохи данного вида, выбранной из субстрата гнезда арчовой полевки в Гиссарском природном очаге чумы (Слудский и др., 2003).

N. pleskei ariana Ioff, 1946

Тип ареала: Западно-Центральнопалеарктический, или Европейско-Центральноеазиатско-Туранско-Иранский. Ареал: подвид встречается преимущественно в гнездах мелких грызунов в горных районах Алтая, Тянь-Шаня, Памиро-Алая, Джунгарии (Иофф и др., 1965; Котти, 2013).

Хозяева: 13 видов из 11 родов четырех семейств грызунов. Известен, в частности, с хомяковых (*Cricetulus migratorius*, *Ellobius fuscocapillus* (Blyth, 1843), *Eolagurus luteus* (Eversmann, 1840), *Pitymys afghanus* (Thomas, 1912), *Microtus gregalis*), тушканчиковых (*Allactaga williamsi* Thomas, 1897), мышиных (*Apodemus sylvaticus*, *Rattus norvegicus*, *R. rattoides* (Hodgson, 1845)), а также беличьих.

На Гиссарском хребте (Таджикистан) этот подвид массово паразитирует на арчовой полевке, в гнездах составляя в среднем 28 % от всех блох, на зверьках – 5 %. В абсолютных значениях индексы обилия на зверьках колеблются по годам от 0.07 до 0.1, в гнездах – от 1.4 до 3.6 (Слудский и др., 2003).

Инфицированность возбудителем чумы: предполагается участие в эпизоотическом процессе блохи *N. pleskei ariana* в качестве случайных или второстепенных переносчиков в странах Ближнего Востока, а также в Афгано-Пакистанском и Гиндукушском высокогорном очагах, где, вероятно, основным носителем выступает красный сурок, а также в Ирано-Афганском низкогорном очаге с основными носителями – песчанками (Каримова, Неронов, 2007). В Гиссарском природном очаге чумы блоха принимает достаточно активное участие в эпизоотическом процессе, являясь второстепенным переносчиком. От этого вида за период с 1970 по 1991 г. выделен 41 штамм чумного микроба, что составляет 6.9 % от всех изолятов, полученных от блох (Слудский и др., 2003).

N. pleskei armeniaca Ioff et Argyropulo, 1934

Тип ареала: Западнопалеарктический, или Европейский. Ареал: Закавказье – Малый Кавказ и Армянское нагорье. Подвид отмечен в Азербайджане, Армении и Восточной Грузии, встречается в гнездах многих мелких млекопитающих (Тифлов и др., 1977; Котти, 2013).

Хозяева: 14 видов из 11 родов семи семейств из трех отрядов, включая хомяковых (*Arvicola terrestris* (L., 1758), *Cricetulus migratorius*, *Meriones blackleri* Thomas, 1903, *M. erythraurus* (Gray, 1842), *Mesocricetus auratus* (Waterhouse, 1839), *Microtus arvalis* (Pallas, 1779) и *M. socialis* (Pallas, 1773)); тушканчиковых (*Allactaga elater* (Lichtenstein, 1825), *A. williamsi*); мышиных (*Mus musculus* L., 1758); беличьих (*Spermophilus citellus* (L., 1776)). Блохи этого вида были также собраны с кунных (*Meles meles* и *Vulpes vulpes*) и птиц – домового сыча (*Athene noctua* Scopoli, 1769 (Strigidae, Strigiformes)).

Инфицированность возбудителем чумы: выявлено вовлечение блохи в эпизоотический процесс в природных очагах чумы Армении и Азербайджана (Гончаров и др., 2013).

N. pleskei orientalis Ioff et Argiropulo, 1934

Тип ареала: Центрально-Восточнопалеарктический, или Сибирско-Восточноазиатско-Центральноазиатский. Ареал: вид встречается на мелких млекопитающих по всем степным районам Западного и Восточного Забайкалья, Хабаровском крае, Туве, Горном Алтае, Хэнтейском, Баян-Хонгорском, Завханском и Центральном аймаках Монголии, а также в Северном и Северо-Восточном Китае, захватывая Маньчжурию и большую

часть Внутренней Монголии (Вахрушева, 1979; Гончаров и др., 1989; Вершинин, 1993; The Atlas ..., 2000).

Хозяева: широкий круг прокормителей – 35 видов из 21 родов восьми семейств из трех отрядов, из которых 31 вид из 17 родов грызунов. В частности, это хомяковые родов *Alticola* (4), *Clethrionomys* (1), *Cricetulus* (5), *Eolagurus* (1), *Lasiopodomys* (1), *Meriones* (2), *Microtus* (2) и *Phodopus* (2); тушканчиковые родов *Alactagulus* (1), *Allactaga* (2) и *Dipus* (1); мышинные родов *Apodemus* (1), *Mus* (2) и *Rattus* (1); беличьи родов *Citellus* (1), *Marmota* (2) и *Spermophilus* (2). Кроме того, блоха *N. pleskei orientalis* была собрана с зайцевых (*Lepus tolai*) и пищуховых (*Ochotona daurica*). Блохи этого вида были также собраны с хищных *Mustela nivalis* (L., 1766) и *Vulpes corsac* (L., 1768).

В Юго-Восточном Забайкалье вид паразитирует, главным образом, на полевке Брандта и монгольской песчанке (*Meriones unguiculatus* (Milne-Edwards, 1867)), но встречен также еще на 28 видах млекопитающих и птиц (Тимофеева, 1958; Вахрушева, 1979). От общего числа блох, обнаруженных на разных прокормителях, от 98.5 до 99.8 % всей имагинальной части населения этого вида приходится на гнезда хозяев и только 0.2–1.5 % встречаются на зверьках и во входах их нор. В гнездах полевки Брандта максимальная численность этого вида регистрировалась в октябре–ноябре, достигая численности 550–700 имаго на гнездо. Блоха зимует в фазе куколки и имаго. Размножение протекает весь теплый период года, за это время развивается до двух поколений блохи (Вахрушева, 1979).

Инфицированность возбудителем чумы: в Тувинском природном очаге чумы, по данным отчетной документации Тувинской противочумной станции, единственная культура возбудителя чумы выделена от посева одного экземпляра этой блохи в июле 2006 г. в Каргинском мезоочаге. Блоха была найдена при сборах из входов нор длиннохвостого суслика.

В Забайкалье в 1946 г. изолирована культура возбудителя от группового посева блох, в котором находились *Frontopsylla luculenta* (J. et R., 1923) и *Neopsylla pleskei*. Данная культура патогена, вероятнее всего, связана именно с последним видом блох (Шкилева и др., 1958). Авторы обосновывают это тем, что осенью 1956 г. в Загсомоне Баян-Хонгорского аймака Монголии из группового посева 27 блох *N. pleskei*, выбранных из гнезда полевки Брандта, была также выделена культура чумы. От блох этого же вида, также добытых из гнезда полевки Брандта, изолировали возбудителя чумы и в Завханском аймаке (Баваасан, 1974). В целом, в Монголии среди 46 известных природных очагов чумы участие блохи *N. pleskei orientalis* в качестве основного переносчика доказано для девяти природных очагов смешанного типа (Вержущкий, Адъясурэн, 2019). При этом в пяти из них носителями патогена служат полевка Бранда и тарбаган, а в трех других также полевка Бранда и монгольская песчанка. Только в одном очаге Монголии – Ханхегшинском (Убурхангайский аймак), где эпизоотический процесс протекает в популяциях полевки Брандта, – единственным основным переносчиком чумы является блоха *N. pleskei*.

В Китае блохи этого подвида найдены естественно зараженными возбудителем чумы в очаге Ксилингольских равнин (основной носитель полевка Брандта), а также еще в двух других очагах: в Южно-Маньчжурском (основной носитель даурский суслик) и в Эрлянском (основной носитель монгольская песчанка). В последних двух природных очагах данный подвид рассматривается как один из основных переносчиков чумы (The Atlas ..., 2000).

В условиях экспериментов в Забайкальском природном очаге чумы передачу возбудителя чумы (семь серий опытов) блохами *N. pleskei orientalis* (использовано 1989 экз. насекомых) удавалось осуществить в сроки от 8 до 38 дней после заражающего кормления. Образование блока преджелудка регистрировали единично. При периодических подкормках блохи этого вида сохраняли возбудителя в течение 47 дней, при содержании без подкармливания – до 130 дней. Блохи данного вида способны нападать на человека и пить его кровь (Феоктистов и др., 1974; Вахрушева, 1979).

N. setosa setosa (Wagner, 1898)

Тип ареала: Транспалеарктический, или Европейско-Сибирско-Центральноазиатско-Туранский. Ареал: Восточная Европа, включая Предкавказье, Казахстан, Южная Сибирь, Средняя и Центральная Азия; на востоке – до Тянь-Шаня, Тарбагатая и Джунгарии. Встречен в Хакасии (Иофф и др., 1965; Тифлов и др., 1977; Гончаров и др., 1989).

Хозяева: широкий круг прокормителей – 22 вида из 17 родов 10 семейств, принадлежащих к двум отрядам млекопитающих и пяти отрядам птиц. Среди хозяев отмечаются хомяковые (*Alticola argentatus*, *Calomyscus bailwardi* Thomas, 1905, *Lagurus lagurus* (Pallas, 1773)), тушканчиковые (*Scirtopoda telum* (Lichtenstein, 1823)), мышинные (*Rattus norvegicus*) и беличьи (*Spermophilopsis leptodactylus* (Lichtenstein, 1823) и шесть видов рода *Spermophilus*). Блохи этого вида также собраны с куньих *Mustela eversmanni* и *Vormela peregusna* (Guldenstaedt, 1770). Известны находки блохи *N. s. setosa* с широкого круга видов птиц, среди которых указаны *Vanellus vanellus* (L., 1758) (Charadriidae, Charadriiformes), *Upupa epops* L., 1758 (Upupidae, Coraciiformes), *Aquila heliaca* Savigny, 1809 (Accipitridae, Falconiformes), *Milvus migrans* (Boddaert, 1783), *Spizaetus nipalensis* (Hodgson, 1836), *Tetrax tetrax* L., 1758 (Otidae, Gruiformes) и *Oenanthe isabellina* (Turdidae, Passeriformes).

Блоха *N. s. setosa* является типичной «блохой гнезда» и находится большую часть времени в субстрате гнезда прокормителя. Так, по данным Иоффа (1941), средняя зараженность блохами на одного малого суслика в Прикаспии по результатам многолетних исследований составила 1.0 блохи, в то же время на одно гнездо зверька приходилось 27.8 насекомых этого вида. Блоха *N. s. setosa* является ярко выраженным весенним видом. Он массово паразитирует на малом суслике в апреле и мае, в другие сезоны численность резко сокращается (Иофф, 1941). Так, в Прикаспии и Предкавказье за период с 1973 по 2015 г., при среднемноголетнем индексе обилия блох этого вида

в гнездах суслика в 11.6, в апреле–мае численность *N. s. setosa* в выводковых гнездах зверька достигала 222.8 особи на гнездо, в гнездах одиночных зверьков – 74.4 (Малый суслик ..., 2016). Размножение протекает в течение всего теплого времени года, в зимовку блохи уходят в фазы куколки и имаго (Иофф, 1941; Никульшин, 1979). Имеются данные, что в период спячки хозяев уже размножающиеся блохи данного вида способны продолжать яйцекладку, хотя и существенно медленнее, чем в периоды активной жизни прокормителей (Брюханова, Дарская, 1965). По обширным материалам, изложенным в диссертационной работе Брюхановой (1973), метаморфоз у этого вида сильно растянут, и блоха *N. s. setosa* дает одну генерацию за год. Продолжительность жизни в условиях экспериментов значительно варьировала. В серии опытов среди неразмножающихся самок, взятых молодыми, 33.7 % блох *N. s. setosa* дожили до 90–106 дней; среди уже размножавшихся в эти сроки выжило 53.1 %. До 209–214-го дня дожили 28.6 % размножавшихся ранее самок. Смертность самцов в разных опытах была в 2–4 раза выше, чем самок (Брюханова, Дарская, 1965). В литературе приводится случай, когда из 72 блох этого вида, взятых в опыт, через 150 дней живыми остались 97.2%, а одна самка прожила до 1725 дня (Тифлов, Иофф, 1932).

Инфицированность возбудителем чумы: блоха *N. s. setosa*, паразитируя на малом суслике, является, наряду с *Citellophilus tesquorum* (Wagner, 1898), одним из двух основных переносчиков чумы в Прикаспийском степном, Терско-Сунженском низкогорном, Дагестанском равнинно-предгорном, Волго-Уральском степном и Зауральском степном природных очагах чумы. В Прикаспийском песчаном очаге, где основными носителями считаются полуденная и гребенщикова песчанки, но в эпизоотии активно вовлекается малый суслик, этот вид, а также *C. tesquorum* и *Nosopsyllus laeviceps* считаются основными переносчиками (Wagner, 1909). В очагах чумы, расположенных в остальной части ареала, *Neopsylla setosa* в зависимости от численности выполняет роль второстепенного или случайного переносчика (Природные ..., 2004; Кадастр..., 2016).

По существующим представлениям, основанным на результатах многочисленных экспериментов, данный вид относится к высокоактивным переносчикам чумы (Бибикова, Классовский, 1974; Ващенко, 1988, 1999). Чумной микроб при 37 °С в организме блох *N. setosa* сохраняется 28 дней, при 27 °С – 62 дня; при содержании насекомых в диапазоне температур от 0 до 15 °С – до 180 дней (Иофф, 1941). По другим данным (Евсеева, Фирсов, 1932), блохи *N. setosa* в условиях искусственной норы сохраняли возбудитель чумы до 222 дней.

N. setosa spinea Rothschild, 1915

Тип ареала: Транспалеарктический, или Европейско-Сибирско-Туранский. Ареал: Центральная и Южная Европа, Малая Азия, Малый Кавказ и Армянское нагорье. Этот подвид обнаружен в Чехословакии, Румынии, Болгарии, Турции и Армении (Тифлов и др., 1977; Котти, 2013).

Хозяева: *Spermophilus citellus*.

Инфицированность возбудителем чумы: зарегистрирована спонтанная зараженность чумой этой блохи в Армении (Гончаров и др., 2013).

N. specialis specialis Jordan, 1932

Тип ареала: Восточнопалеарктический, или Восточноазиатский. Ареал: Маньчжурия (Китай).

Хозяева: девять видов из семи родов трех семейств из трех отрядов млекопитающих, среди которых мышинные родов *Apodemus* (3), *Mus* (1), *Niviventer* (1), *Phaulomys* и *Rattus* (2); насекомоядные (*Crocidura attenuata* Milne-Edwards, 1872) и тупайи (*Tupaia glis* (Diard, 1820) (Tupaiaidae, Scandentia)).

Инфицированность возбудителем чумы: вид является единственным основным переносчиком чумы в северо-западном высокогорном очаге Юньнани с основными носителями *Apodemus chevrieri* (Milne-Edwards, 1868) и *Eothenomys miletus* (Thomas, 1914) (The Atlas ..., 2000).

N. teratura teratura Rothschild, 1913

Тип ареала: Центральнопалеарктический, или Центральнoазиатско-Иранский. Ареал: паразитирует на хомячках и многих других мелких млекопитающих в горных и равнинных районах Передней и Средней Азии, в Казахстане, Южной Сибири, Джунгарии и Западной Монголии (Иофф и др., 1965; Гончаров и др., 1989; Котти, 2013). Известен из Тянь-Шаня, Восточного Памира, Устюрта, Северо-Восточных Муюнкумов, Бетпакадалы, Центрального Казахстана, Прибалхашья, Приалакуля, Джунгарского Алатау и Джунгарии.

Хозяева: 15 видов из 12 родов пяти семейств двух отрядов, среди которых хомяковые (*Arvicola terrestris*, *Cricetulus curtatus* (G. Allen, 1925), *C. migratorius*, *Ellobius talpinus* (Pallas, 1770), *Eolagurus luteus*, *Lagurus lagurus*, *Meriones tamariscinus* (Pallas, 1773), *Pitymys juldaschi*), тушканчиковые (*Allactaga sibirica*), мышинные (*Apodemus sylvaticus*) и беличьи (*Marmota himalayana* (Hodgson, 1841), *Spermophilus erythrogenys* и *S. undulatus*), а также куны (*Mustela eversmanni* и *M. nivalis*).

Инфицированность возбудителем чумы: спонтанная зараженность чумой выявлена в Китае и Киргизии (Гончаров и др., 2013). В Киргизии, в Таласском природном очаге чумы, является массовым видом на сером хомячке, составляя 43.7 % в сборах, зарегистрирована естественная зараженность этой блохи возбудителем чумы (Шварц, Якунин, 1985).

БЛОХИ РОДА *NEOPSYLLA* КАК ПЕРЕНОСЧИКИ И ХРАНИТЕЛИ ЧУМНОЙ ИНФЕКЦИИ В ПРИРОДНЫХ ОЧАГАХ ЧУМЫ

Среди 45 природных очагов чумы, известных на территории стран СССР (Природные ..., 2004; Кадастр ..., 2016), в 22 очагах (48.9 %), в циркуляции возбудителя чумы в той или иной степени принимают участие блохи рода *Neopsylla*.

В очагах разного типа роль представителей этого рода в поддержании энзоотии чумы различна. Среди восьми очагов сусликового типа (Прикаспийский степной, Терско-Сунженский низкогорный, Дагестанский равнинно-предгорный, Волго-Уральский степной, Зауральский степной, Центрально-Кавказский и Тувинский) в первых пяти роль одного из двух основных переносчиков наряду с *Citellophilus tesquorum* играет *Neopsylla setosa*. Одним из трех основных переносчиков этот вид считается также в Прикаспийском песчаном очаге. В Гиссарском высокогорном очаге, где основным носителем является арчовая полевка, среди трех видов – основных переносчиков – присутствует *Neopsylla pleskei*. В остальных очагах сусликового, сурочьего, песчаночьего, полевочьего и смешанного типов блохи рода *Neopsylla* могут выступать в качестве дополнительных, второстепенных или случайных переносчиков возбудителя чумы.

На территории стран бывшего СССР насчитывается 25 природных очагов чумы, где основными носителями являются песчанки. Среди них только в одном (Прикаспийском песчаном), где определенную роль в эпизоотическом процессе играет малый суслик, в число трех основных переносчиков входит *Neopsylla setosa*. Еще в трех очагах этого типа (Волго-Уральском песчаном, Урало-Эмбинском пустынном и Каракумском пустынном), где присутствует малый суслик, данный вид блох рассматривается как второстепенный или случайный переносчик. В остальных природных очагах песчаночьего типа (число которых 21) блохи рода *Neopsylla* из-за крайне низкой их численности существенной роли в энзоотии чумы, по-видимому, не играют. Так, в сборах эктопаразитов с больших и краснохвостых песчанок в Туркмении в 1953–1955 г., среди 102 492 экз. блох найдена лишь одна блоха рода *Neopsylla* – *N. setosa* (Микулин и др., 1960). При раскопках нор большой песчанки в Приаральских Каракумах в 1963 и 1965 г. был собран 31621 экз. блох, среди которых представители рода *Neopsylla* полностью отсутствовали (Наумов и др., 1972).

Из описанных пяти природных очагов полевочьего типа только в одном (Гиссарский высокогорный), где основным носителем является арчовая полевка (*Neodon juldaschi* (Severtzov, 1879)), в число трех основных переносчиков входит и блоха *N. pleskei*. В трех очагах, расположенных в Закавказье, этот вид рассматривается как случайный переносчик. В Восточно-Кавказском высокогорном очаге полевочьего типа участие блох *Neopsylla* в эпизоотическом процессе не зарегистрировано.

И, наконец, в двух природных очагах чумы, отнесенных в вышеупомянутых сводках к очагам смешанного типа (Горно-Алтайский и Джунгарский высокогорные очаги), один из видов блох рассматриваемого рода (*N. mana*) считается случайным или дополнительным переносчиком.

В странах Ближнего Востока и Передней Азии описаны семь природных очагов чумы (Каримова, Неронов, 2007). В пяти из них основными носителями являются песчанки, в Афгано-Пакистанском и Гиндукушском высокогорном очагах, основным носителем, вероятно, выступает красный сурок. Предполагается, что в последних двух очагах, а также в Ирано-Афганском низкогорном очаге в качестве случайных или

второстепенных переносчиков могут участвовать в эпизоотическом процессе блохи *N. pleskei ariana*, а в Курдистанском горно-степном очаге – *N. teratura*.

Дифференциация зоны природной очаговости чумы в Китае на самостоятельные очаги пока продолжает оставаться дискуссионной. Исследователями чаще выделяется от 9 до 11 крупных образований этого типа (Николаев, 1968; The Atlas ..., 2000; Каримова, Неронов, 2007; Никитин и др., 2009). Однако следует учитывать, что некоторые из выявленных очагов, в силу значительных размеров, пространственной разобщенности, различных физико-географических условий, спектра вовлекаемых в эпизоотии носителей и переносчиков, а также генотипических особенностей циркулирующих штаммов, состоят, как минимум, из нескольких самостоятельных очагов чумы. Так, в одной из наиболее полных сводок по генотипированию чумного микроба в разных природных очагах Китая (Yanjun et al., 2008) приводится информация по 19 очагам чумы. Учитывая, что энзоотичная по чуме территория очага F (очаг Yunnan-Guangdong-Fuji провинций) располагается тремя отдельными и значительно удаленными друг от друга кластерами, логично их считать за самостоятельные очаги. Это, соответственно, Юньнаньский, Гуандунский и Фудзяньский очаги. Таким образом, можно предполагать, что в Китае находится, по меньшей мере, 21 природный очаг чумы.

Согласно имеющимся данным, в северо-западном высокогорном очаге провинции Юньнань блоха *Neopsylla s. specialis* является основным переносчиком, а *Apodemus chevrieri* и *Eothenomys miletus* – основными носителями возбудителя чумы. Еще в двух очагах представители этого рода активно участвуют в эпизоотическом процессе, входя в число основных переносчиков инфекции. Это Эрлянский, или очаг чумы Плато Внутренней Монголии, где основным носитель – *Meriones unguiculatus* (Milne-Edwards, 1867), основные переносчики – *Nosopsyllus laeviceps*, *Xenopsylla conformis* (Wagner, 1903) и *Neopsylla pleskei orientalis*, а также очаг Ксилингольских равнин с основным носителем полевкой *Microtus brandtsi* (Radde, 1861) и основными переносчиками *Amphipsylla primaris* J. et R., 1915, *Neopsylla pleskei orientalis* и *Frontopsylla luculenta*. В Эрлянском очаге в качестве второстепенных переносчиков чумы приводятся *Neopsylla bidentatiformis* и *N. galea*. В очаге Ксилингольских равнин второстепенным переносчиком считается *N. bidentatiformis*.

В группе тибетско-цинхайских очагов чумы (очаг Цинхай-Ганьсу-Тибетского плато; Южно-Тибетский, или очаг чумы хребта Gangdisi; очаг горной системы Quilian; очаги Куньлуньский западный и Куньлуньский восточный), где основным носителем выступает сурок *Marmota himalayana*, инфицированность чумным микробом блох рода *Neopsylla* доказана только для первого из них, где *Neopsylla hongyangensis* считается случайным переносчиком. Впрочем, изученность большинства из очагов упомянутой группы достаточно слабая.

Среди четырех горных очагов Тянь-Шаня, расположенных на территории Китая, в Южно-Тяньшаньском и Северо-Таримском основным носителем выступает *Marmota baibacina*, в Боро-Хоринском и северном Восточно-Тяньшаньском очаге в этой роли

выступают серый (*Marmota baibacina* Kastschenko, 1899) и длиннохвостый сурки. Основными переносчиками в двух первых очагах выступают *Oropsylla (Oropsylla) silantiewi* (Wagner, 1898), в двух последних – *Oropsylla silantiewi* и *Citellophilus tesquorum*. Блохи из рода *Neopsylla* вовлекаются в эпизоотический процесс в Боро-Хоринском и северном Восточно-Тяньшаньском очаге (*Neopsylla mana* здесь является второстепенным переносчиком).

Хулун-Баирский природный очаг чумы, являющийся трансграничным с Монголией (Хойт-Херленский очаг) и Россией (Забайкальский очаг), с 1926 г. неактивен (Никитин и др., 2009). Учитывая единый генезис и биоценотическое сходство с Забайкальским природным очагом, можно предположить, что и в этом очаге виды *N. pleskei orientalis* и *N. bidentatiformis* являются второстепенными, а *N. abagaitui* – случайным переносчиком.

В Южно-Маньчжурском природном очаге чумы (Сунгари-Ляохский равнинный) основным носителем является даурский суслик, основным переносчиком – блоха *Citellophilus tesquorum*. Инфицированными в природе в этом очаге выявлены три вида рода *Neopsylla* – *N. bidentatiformis*, *N. pleskei orientalis* и *N. abagaitui*, рассматриваемые в разных публикациях как второстепенные или случайные переносчики.

В Ганьсу-Ниньсянском очаге (очаге Лессового плато) основным носителем считается алашанский суслик (*Spermophilus alashanicus* (Büchner, 1888)), основным переносчиком – *Citellophilus tesquorum mongolicus* (J. et R., 1911). Блоха *Neopsylla abagaitui* в нем считается второстепенным переносчиком.

Таким образом, из 21 природного очага чумы Китая блохи рода *Neopsylla* принимают то или иное участие в циркуляции возбудителя чумы в девяти (42.9 %) очагах, при этом в трех из них блохи этого рода являются основными переносчиками инфекции.

В большинстве природных очагов чумы в Монголии основным носителем выступает тарбаган (Bolormaa et al., 2010; Вержуцкий, Адъясурэн, 2019). Блохи рода *Neopsylla* относятся к экологической группе “блох гнезда” (Жовтый, 1966), т.е. основная часть имаго в любой момент времени находится в убежище своего хозяина. На тарбагане при раскопке 256 гнезд сурка в 1968–2008 г. в Баян-Хонгорском аймаке (Бямбаа и др., 2017) из субстратов было выбрано 13239 блох (индекс обилия 51.7), из них 12 466 (94.3 %) приходились на *Oropsylla silantiewi* и лишь две особи (0.02 %) определены как *Neopsylla pleskei*, что, несомненно, указывает на случайность вовлечения представителей этого рода в эпизоотии, связанные с тарбаганом.

Из 16 видов блох, относимых к переносчикам чумы в Монголии (Никитин и др., 2007), авторами упоминаются два вида из рода *Neopsylla*: *N. pleskei* и *N. mana*. Следует отметить, что в цитируемой публикации нет упоминаний о существовании в этой стране самостоятельных природных очагов чумы, где основным носителем является полевка Брандта, а в число основных переносчиков входят несколько видов блох *Neopsylla*. В работе Bolormaa с соавт. (2010) указывается, что в Монголии в естественных условиях чумой инфицированы блохи 28 видов, среди них 61.5 % выделенных культур

приходилось на блоху *Oropsylla silantiewi*. При этом естественная зараженность чумой была выявлена у трех видов рода *Neopsylla*: *N. pleskei*, *N. mana* и *N. abagaitui*.

Среди выделенных на территории Монголии 46 природных очагов чумы (Вержущий, Адьясурэн, 2019) блохи рода *Neopsylla* выступают в качестве основных переносчиков в Замын-Удском (основной носитель монгольская песчанка), Тамцаг-Булагском (вероятно, совмещенный очаг с монгольской песчанкой и полевкой Брандта) и еще в шести очагах совмещенного типа (основные носители тарбаган и полевка Брандта): Богдо-Хан-Ульском, Бага-Гедерын-Ульском, Баян-Ундэрсском, Ханхегшинском, Заг-Байдрагинском и Яру-Богдынском. Во всех перечисленных очагах одним из основных переносчиков является блоха *Neopsylla pleskei orientalis*. Блохи *N. mana* и *N. abagaitui* отмечены как случайные переносчики в отдельных очагах. Первый вид выявлен на южном Хангае, где в 1958 г. от блох этого вида, выбранных из субстрата гнезда полевки Брандта, изолировано четыре штамма чумного микроба (Васильев, 1966). Второй вид sporadически обнаруживается инфицированным в очагах Восточной Монголии, при эпизоотиях среди полевок Брандта.

В сводке по природным очагам чумы Палеарктики среди блох, обнаруженных инфицированными чумой в природе, к роду *Neopsylla* в этом регионе отнесены 11 видов и подвидов (Каримова, Неронов, 2007). В мировой фауне естественная зараженность наблюдалась у 13 видов и подвидов, согласно Гончарову и др. (2013), или у 11 видов, согласно другим взглядам на видовую таксономию этого рода (Dubynskiy, Yeszhanov, 2016). Проведенная нами систематизация доступных данных позволяет считать, что в эпизоотический процесс в природных очагах чумы мира вовлекаются 14 видов и подвидов блох рода *Neopsylla*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Среди 67 видов и подвидов блох рода *Neopsylla* мировой фауны в той или иной степени связаны с участием в эпизоотическом процессе 14. Среди них три формы (*N. pleskei*, *N. setosa* и *N. specialis*) имеют значение основного переносчика или одного из основных переносчиков. Первый вид связан с очагами чумы, где основными носителями являются полевка Брандта, монгольская песчанка, даурский суслик и арчовая полевка. Это один очаг в Средней Азии, девять очагов чумы из 46 в Монголии, три очага чумы из 21 в Китае. Второй вид, *N. setosa*, целиком связан с сусликами. В семи очагах чумы, среди 45 выделяемых на территории бывшего СССР, этот вид является основным переносчиком чумы. Третий вид, *N. specialis*, выполняет роль основного переносчика в специфическом очаге Центрального Китая, с основными носителями – юньнаньской красной полевкой и полевой мышью Шеврие. В остальных случаях роль блох этого рода в энзоотии чумы сводится к случайным заражениям либо их участие в эпизоотическом процессе незначительно. Тем не менее нарастающая трансформация природных очагов чумы, хорошо заметная в Центрально-Азиатском регионе (Балахонов

и др., 2010, 2014; Адъясурэн и др., 2014; Корзун и др., 2017; Вержуцкий, 2018), усиление векторной способности блох (Вержуцкий и др., 2018) позволяют предположить, что степень участия блох этого рода в циркуляции возбудителя чумы будет повышаться.

БЛАГОДАРНОСТИ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Адъясурэн З., Цэрэнноров Д., Мягмар Ж., Ганхуяг Ц., Отгонбаяр Д., Баяр Ц., Вержуцкий Д.Б., Ганболд Д., Балахонов С.В. 2014. Современная ситуация в природных очагах чумы Монголии. Дальневосточный журн. инфекц. патологии 25: 22–25. [Adjyasuren Z., Tserennorov D., Myagmar Zh., Ganhuyag C., Otgonbayar D., Bayar C., Verzhutsky D.B., Ganbold D., Balahonov S.V. 2014. Sovremennaya situatsiya v prirodnyh ochagah chumy Mongolii. Dal'nevostochnyy zhurn. infekc. patologii 25: 22–25. (in Russian)].
- Ахнтуяа Ц., Цэдэн-Иш Д., Цэнжав С., Батболд Ж., Жамъянсүрэн П. 1988. Результаты эпизоотологического обследования на чуму окрестностей г. Арвайхээр. Природная очаговость чумы в Монгольской Народной Республике: Мат. сов.-монг. симпозиума. Иркутск, 36–37. [Ahntuyaa C., Tsenden-Ish D., Tsenzhav S., Batbold Zh., Zhamjansuren P. 1988. Rezul'taty epizootologicheskogo obsledovaniya na chumu okrestnostej g. Arvajheer. Prirodnaya ochagovost' chumy v Mongol'skoj Narodnoj Respublike: Mat. sov.-mong. simpoziuma. Irkutsk, 36–37. (in Russian)].
- Баваасан А. 1974. Эпизоотологическое значение блох грызунов и зайцеобразных в чумных очагах Монголии. Доклады Иркутского противочумн. ин-та, 10: 200–202. [Bavaasan A. 1974. Epizootologicheskoe znachenie bloh gryzunov i zajceobraznyh v chumnyh ochagah Mongolii. Doklady Irkutskogo protivochumn. in-ta 10: 200–202. (in Russian)].
- 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. [Bazanova L.P. 2009. Vzaimootnosheniya chumnogo mikroba (*Yersinia pestis*) i bloh (Siphonaptera) (na primere sibirskih prirodnyh ochagov chumy). Avtoref. dis. ... dokt. biol. nauk. Ulan-Ude, 46 s. (in Russian)].
- Базанова Л.П., Вержуцкий Д.Б. 2009. Эпизоотологическое значение блох (Siphonaptera) в Тувинском природном очаге чумы (обзор). Байкальский зоол. журн. 3: 13–22. [Bazanova L.P., Verzhutsky D.B. 2009. Epizootologicheskoe znachenie bloh (Siphonaptera) v Tuvinskom prirodnom ochage chumy (obzor). Bajkal'skij zool. zhurn. 3: 13–22. (in Russian)].
- Базанова Л.П., Хабаров А.В. 1993. Эпизоотологическая оценка блохи *Neopsylla mana* Wagn. в Тувинском природном очаге чумы по результатам экспериментов. Проблемы природно-очаговых и зоонозных инфекций в Сибири и на Дальнем Востоке: Мат. научно-практ. конф. Чита, 11–13. [Bazanova L.P., Khabarov A.V. 1993. Epizootologicheskaya ocenka blohi *Neopsylla mana* Wagn. v Tuvinskom prirodnom ochage chumy po rezul'tatam eksperimentov. Problemy prirodno-ochagovyh i zoonoznyh infekcij v Sibiri i na Dal'nem Vostoke: Mat. nauchno-prakt. konf. Chita, 11–13. (in Russian)].
- Балахонов С.В., Вержуцкий Д.Б., Иннокентьева Т.И. 2010. Эпидемиологическая оценка современного состояния природных очагов чумы в Сибири. Эпидемиология и вакцинопрофилактика 2: 34–37. [Balahonov S.V., Verzhutsky D.B., Innokent'eva T.I. 2010. Epidemiologicheskaya ocenka sovremennogo sostoyaniya prirodnyh ochagov chumy v Sibiri. Epidemiologiya i vakcinoprofilaktika 2: 34–37. (in Russian)].

- Балахонов С.В., Корзун В.М., Вержуцкий Д.Б., Чипанин Е.В., Михайлов Е.П., Денисов А.В., Глушков Э.А., Акимова И.С. 2014. Особенности эпизоотической активности горных природных очагов чумы Сибири в XXI веке. Здоровье населения и среда обитания, 12(261): 48–50. [Balahonov S.V., Korzun V.M., Verzhutsky D.B., Chipanin E.V., Mihajlov E.P., Denisov A.V., Glushkov E.A., Akimova I.S. 2014. Osobennosti epizooticheskoy aktivnosti gornyh prirodnyh ochagov chumy Sibiri v XXI veke. Zdorov'e naseleniya i sreda obitaniya 12 (261): 48–50. (in Russian)].
- Бибикова В.А., Классовский Л.Н. 1974. Передача чумы блохами. М., Медицина, 188 с. [Bibikova V.A., Klassovskij L.N. 1974. Peredacha chumy blohami. M., Medicina, 188 s. (in Russian)].
- Брюханова Л.В. 1973. К изучению биологии и экологии блох малого суслика в Предкавказье. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 20 с. [Bryuhanova L.V. 1973. K izucheniyu biologii i ekologii bloh malogo suslika v Predkavkaz'e. Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Saratov, 20 s. (in Russian)].
- Брюханова Л.В., Дарская Н.Ф. 1965. Наблюдения за *Ceratophyllus tesquorum* и *Neopsylla setosa* – блохами сусликов во время спячки их хозяев. Фауна и экология грызунов. 7: 145–176. [Bryuhanova L.V., Darskaya N.F. 1965. Nablyudeniya za *Ceratophyllus tesquorum* i *Neopsylla setosa* – blohami suslikov vo vremya spyachki ih hozyaev. Fauna i ekologiya gryzunov. 7: 145–176. (in Russian)].
- Бямбаа Ч., Бурнээ М., Нямпурэв П., Батцэнгэл Ц., Цагаанчулун Д., Даваадаш Д. 2017. Монгол тарваганы ичээ, нухний бүтэц тууний буурэгний зүйлийн бүрэлдэхуун. Зоонозын халдварт овчний шинжилгээ, судалгаа. Эрдэнэбулган, Буман Усэг, 104–110. (на монг. яз.). [Byambaa CH., Burnee M., Nyampurev P., Batcengel C., Cagaanchulun D., Davaadash D. 2017. Mongol tarvagany ichее, nuhnij butecb tuuniij buuregnij zuilijn bureldekhуun. Zoonozyn haldvart ovchnij shinzhilgee, sudalgaa. Erdenebulgan: Buman Useg, 104–110. (in Mongolian).]
- Васильев Г.И. 1966. Об эктопаразитах и их хозяевах в связи с эпизоотией чумы в Баян-Хонгорском аймаке (МНР). Известия Иркутского противочумн. ин-та 26: 277–281. [Vasil'ev G.I. 1966. Ob ektoparazitah hozyaevah v svyazi s epizootiey chumy v Bayan-Hongorskom ajmake (MNR). Izvestiya Irkutskogo protivochumn. In-ta 26: 277–281. (in Russian)].
- Вахрушева З.П. 1979. Очерк популяционной экологии блох полевки Брандта в Забайкальском природном очаге чумы. Дис. ... канд. биол. наук. Чита, 232 с. [Vahrusheva Z.P. 1979. Ocherk populyacionnoj ekologii bloh polevki Brandta v Zabajkal'skom prirodnom ochage chumy. Dis. ... kand. biol. nauk. Chita, 232 s. (in Russian)].
- Вашенюк В.С. 1988. Блохи – переносчики возбудителей болезней человека и животных. Л., Наука, 163 с. [Vashchenok V.S. 1988. Blohi – perenoschiki vzbuditelej boleznej cheloveka i zhivotnyh. L., Nauka, 163 s. (in Russian)].
- Вашенюк В.С. 1999. Роль блох (Siphonaptera) в эпизоотологии чумы. Паразитология 33 (3): 198–206. [Vashchenok V.S. 1999. Rol' bloh (Siphonaptera) v epizootologii chumy. Parazitologiya 33 (3): 198–206. (in Russian)].
- Вержуцкий Д.Б. 2012. Пространственная организация населения хозяина и его эктопаразитов. Saarbrücken, Palmarium Academic Publishing, 360 с. [Verzhutsky D.B. 2012. Prostranstvennaya organizaciya naseleniya hozyaina i ego ektoparazitov. Saarbrücken, Palmarium Academic Publishing, 360 s. (in Russian)].
- Вержуцкий Д.Б. 2018. Активизация природных очагов чумы в Центральной Азии: беспочвенные опасения или реальная угроза. Природа Внутренней Азии. 1 (6): 7–17. [Verzhutsky D.B. 2018. Aktivizaciya prirodnyh ochagov chumy v Central'noj Azii: bespochvennye opaseniya ili real'naya ugroza. Priroda Vnutrennej Azii 1 (6): 7–17. (in Russian)].
- Вержуцкий Д.Б., Адъясурэн З. 2019. Природные очаги чумы в Монголии: аннотированный список. Байкальский зоол. журн. 2(25): 92–103. [Verzhutsky D.B., Adjasuren Z. 2019. Prirodnye ochagi chumy v Mongolii: annotirovannyj spisok. Bajkal'skij zool. zhurn. 2 (25): 92–103. (in Russian)].
- Вержуцкий Д.Б., Базанова Л.П., Токмакова Е.Г. 2018. Изменение векторной активности блох (Siphonaptera) в Сибирских природных очагах чумы. Паразитология 52 (2): 449–462. [Verzhutsky D.B., Bazanova L.P., Tokmakova E.G. 2018. Izmenenie vektornoj aktivnosti bloh (Siphonaptera) v Sibirskih prirodnyh ochagah chumy. Parazitologiya 52 (2): 449–462. (in Russian)].
- Вершинин Е.А. 1993. Экологические особенности блох даурского суслика в Забайкальском природном очаге чумы. Дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 243 с. [Vershinin E.A. 1993. Ekologicheskie osobennosti bloh daurskogo suslika v Zabajkal'skom prirodnom ochage chumy. Dis. ... kand. biol. nauk. Irkutsk, 243 s. (in Russian)].

- Воронова Г.А. 1984. Взаимоотношения возбудителя чумы с блохами грызунов и зайцеобразных в Тувинском природном очаге чумы. Автореф. дис. ... канд. мед. наук. Саратов, 14 с. [Voronova G.A. 1984. Vzaimootnosheniya vozbuditelya chumy s blohami gryzunov i zajceobraznyh v Tuvinskom prirodnom ochage chumy. Avtoref. dis. ... kand. med. nauk. Saratov, 14 s. (in Russian)].
- Воронова Г.А., Базанова Л.П. 2004. Значение блох (Siphonaptera) разных видов в поддержании эпизоотий чумы в сибирских природных очагах. Бюллетень ВСНЦ СО РАМН 2 (1): 58–65. [Voronova G.A., Bazanova L.P. 2004. Znachenie bloh (Siphonaptera) raznyh vidov v podderzhanii epizootij chumy v sibirskih prirodnyh ochagah. Byulleten' VSNC SO RAMN 2 (1): 58–65. (in Russian)].
- Воронова Г.А., Феоктистов А.З. 1979. Блохи грызунов и зайцеобразных Тувы как переносчики чумы. Проблемы особо опасных инфекций 4: 50–53. [Voronova G.A., Feoktistov A.Z. 1979. Blohi gryzunov i zajceobraznyh Tuvy kak perenoschiki chumy. Problemy osobo opasnyh infekcij 4: 50–53. (in Russian)].
- 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. [Galacevich N.F. 2018. Dinamika taksocenoza bloh dlinnohvostogo suslika v Yugo-Zapadnoj Tuvе i ee vliyanie na epizooticheskuyu aktivnost' Karginskogo mezoochaga chumy. Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Irkutsk, 20 s. (in Russian)].
- Голубинский Е.П., Жовтый И.Ф., Лемешева Л.Б. 1987. О чуме в Сибири. Иркутск, изд-во Иркутск. ун-та, 244 с. [Golubinskij E.P., Zhovtyj I.F., Lemesheva L.B. 1987. O chume v Sibiri. Irkutsk, izd-vo Irkutsk. un-ta, 244 s. (in Russian)].
- Гончаров А.И., 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 vozbuditелем chumy v estestvennyh usloviyah. Stavropol', RIO IDNK, 34 s. (in Russian)].
- Горно-Алтайский природный очаг чумы. Ретроспективный анализ, Эпизоотологический мониторинг, современное состояние / под ред. С.В. Балахонова, В.М. Корзуна. – 2014. Новосибирск, Наука-Центр, 272 с. [Gorno-Altajskij prirodnyj ochag chumy. Retrospektivnyj analiz, Epizootologicheskij monitoring, sovremennoe sostoyanie / pod red. S.V. Balahonova, V.M. Korzuna. – 2014. Novosibirsk, Nauka-Centr, 272 s. (in Russian)].
- Дарская Н.Ф. 1970. Опыт экологического сравнения некоторых блох фауны СССР. Зоол. журн., Т. 49, вып. 5: 729–745. [Darskaya N.F. 1970. Ecological comparisons of some fleas of the USSR fauna. Zoologicheskij Zhurnal 49: 729–745 (in Russian)].
- Девятова А.П., Кизилова М.Д., Москаленко В.В. 1966. К изучению роли *Neopsylla bidentatiformis* (Wagn., 1893) в передаче чумы некоторым видам грызунов в эксперименте. Доклады Иркутского противочумн. ин-та 7: 241–243. [Devyatova A.P., Kizilova M.D., Moskalenko V.V. 1966. K izucheniyu roli *Neopsylla bidentatiformis* (Wagn., 1893) v peredache chumy nekotorym vidam gryzunov v eksperimente. Doklady Irkutskogo protivochumn. in-ta 7: 241–243. (in Russian)].
- Евсеева В.Е., Фирсов И.П. 1932. Блохи как хранители чумного вируса в зимнее время. Вестник микробиол., эпидемиол. и паразитол. 11 (4): 281–283. [Evseeva V.E., Firsov I.P. 1932. Blohi kak hraniteli chumnogo virusa v zimnee vremya. Vestnik mikrobiol., epidemiol. i parazitool. 11 (4): 281–283. (in Russian)].
- Жовтый И.Ф. 1966. Очерк экологии блох грызунов Сибири и Дальнего Востока в связи с их эпидемиологическим значением. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Томск 57 с. [Zhovtyj I.F. 1966. Ocherk ekologii bloh gryzunov Sibiri i Dal'nego Vostoka v svyazi s ih epidemiologicheskim znacheniem. Avtoref. dis. ... dokt. biol. nauk. Tomsk 57 s. (in Russian)].
- Ивженко Н.И., Климов В.Т., Бондаренко А.А., Елистратова Н.П., Лазарев Б.В., Феоктистов А.З. 1974. Сохранение возбудителя чумы в зимующих блохах в Горно-Алтайском природном очаге. Доклады Иркутского противочумн. ин-та 10: 208–209. [Ivzhenko N.I., Klimov V.T., Bondarenko A.A., Elistratova N.P., Lazarev B.V., Feoktistov A.Z. 1974. Sohranenie vozbuditelya chumy v zimuyushchih blohah v Gorno-Altajskom prirodnom ochage. Doklady Irkutskogo protivochumn. in-ta 10: 208–209. (in Russian)].

- Иофф И.Г. 1941. Вопросы экологии блох в связи с их эпидемиологическим значением. Пятигорск, Ордзхоникдзевское краевое изд-во, 116 с. [Ioff I.G. 1941. Voprosy ekologii bloh v svyazi s ih epidemiologicheskim znacheniem. Pyatigorsk, Ordzhonikidzevskoe kraevoe izd-vo, 116 s. (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)].
- Иофф И.Г., Скалон О.И. 1954. Определитель блох Восточной Сибири, Дальнего Востока и прилегающих районов. М., Медгиз, 276 с. [Ioff I.G., Skalon O.I. 1954. Opredelitel' bloh Vostochnoj Sibiri, Dal'nego Vostoka i prilgayushchih rajonov. M., Medgiz, 276 s. (in Russian)].
- Кадастр эпидемических и эпизоотических проявлений чумы на территории Российской Федерации и стран Ближнего Зарубежья (с 1876 по 2016 год). 2016. Саратов, Амирит, 248 с. [Kadastr epidemicheskikh i epizooticheskikh proyavlenij chumy 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 chumy Palearktiki. M., Nauka, 199 s. (in Russian)].
- Корзун В.М., Балахонов С.В., Денисов А.В., Чипанин Е.В., Косилко С.А., Рождественский Е.Н., Михайлов Е.П., Мищенко А.И., Базарова Г.Х., Ярыгина М.Б. 2017. Интродукция возбудителя чумы основного подвида в поселения серого сурка в Юго-Восточном Алтае. Мед. паразитология и паразитарные болезни 4: 20–29. [Korzun V.M., Balahonov S.V., Denisov A.V., Chipanin E.V., Kosilko S.A., Rozhdestvenskiy E.N., Mihajlov E.P., Mishchenko A.I., Bazarova G.H., Yarygina M.B. 2017. Introdukcija vzbuditelya chumy osnovnogo podvida v poseleniya serogo surka v Yugo-Vostochnom Altae. Med. parazitologiya i parazitarnye bolezni 4: 20–29. (in Russian)].
- Котти Б.К. 2013. Каталог блох (Siphonaptera) фауны России и сопредельных стран. Ставрополь, Альфа-Принт, 156 с. [Kotti B.K. 2013. Katalog bloh (Siphonaptera) fauny Rossii i sopredel'nyh stran. Stavropol', Al'fa-Print, 156 s. (in Russian)].
- Малый суслик (*Spermophilus pygmaeus* Pallas, 1778, Rodentia) в Прикаспии и Предкавказье. 2016. Под ред. Н.В. Попова. Саратов, Амирит, 236 с. [Malyj suslik (*Spermophilus pygmaeus* Pallas, 1778, Rodentia) v Prikaspii i Predkavkaz'e. 2016. Pod red. N.V. Popova. Saratov, Amirit, 236 s. (in Russian)].
- Медведев С.Г., Котти Б.К., Вержущий Д.Б. 2019. Разнообразие блох (Siphonaptera) – переносчиков возбудителей чумы: паразит сусликов – блоха *Citellophilus tesquorum* (Wagner, 1898). Паразитология 53 (3): 179–197. [Medvedev S.G., Kotti B.K., Verzhutsky D.B. 2019. Diversity of Fleas (Siphonaptera), Vectors of Plague Pathogens: the Flea *Citellophilus tesquorum* (Wagner, 1898), a Parasite of Ground Squirrels of the Genus *Spermophilus*. Entomological Review 99 (5): 565–579.]
- Медведев С.Г., Вержущий Д.Б. 2019. Разнообразие блох – переносчиков возбудителей чумы: паразит сусликов – блоха *Oropsylla silantiewi* (Wagner, 1898) (Siphonaptera, Ceratophyllidae). Паразитология 53 (4): 267–282. [Medvedev S.G., Verzhutsky D.B. 2020. Diversity of Fleas, Vectors of Plague Pathogens: the Flea *Oropsylla silantiewi* (Wagner, 1898) (Siphonaptera, Ceratophyllidae). Entomological Review 100 (1): 45–57.]
- Медведев С.Г., Вержущий Д.Б., Котти Б.К. 2020. Разнообразие переносчиков возбудителя чумы: полигостальные паразиты – блохи рода *Rhadinopsylla* Jordan et Rothschild, 1911 (Siphonaptera: Hystrichopsyllidae). Паразитология 54 (3): 205–231. [Medvedev S.G., Verzhutsky D.B., Kotti B.K. 2020. Diversity of Vectors of Plague Pathogens: Polyhostal Parasites, Fleas of the Genus *Rhadinopsylla* Jordan et Rothschild, 1911 (Siphonaptera, Hystrichopsyllidae). Entomological Review 100 (9): 1218–1235.]
- Микулин М.А., Загннбородова Е.Н., Зайцева В.И., Бахаева А.В. 1960. Зараженность блох песчанок чумой во время эпизоотии в 1953–1955 гг. в Западной Туркмении. Вопросы природной очаговости и эпизоотологии чумы в Туркмении. Ашхабад, 22–49. [Mikulin M.A., Zagniborodova E.N., Zajceva V.I., Bahaeva A.V. 1960. Zarazhennost' bloh peschanok chumoj vo vremya epizootii v 1953–1955 gg. v Zapadnoj Turkmenii. Voprosy prirodnoj ochagovosti i epizootologii chumy v Turkmenii. Ashkhabad, 22–49. (in Russian)].
- Наумов Н.П., Лобачев В.С., Дмитриев П.П., Смирин В.М. 1972. Природный очаг чумы в Приаральских Каракумах. М., МГУ, 406 с. [Naumov N.P., Lobachev V.S., Dmitriev P.P., Smirin V.M. 1972. Prirodnyj ochag chumy v Priaral'skikh Karakumah. M., MGU, 406 s. (in Russian)].

- Никитин А.Я., Марамович А.С., Базанова Л.П., Окунев Л.П., Косилко С.А., Иннокентьева Т.И., Воронова Г.А. 2009. Эпизоотологическая характеристика природных очагов чумы Китая (обзор литературы). Медицинская паразитология и паразитарные болезни. 1: 51–58. [Nikitin A.YA., Maramovich A.S., Bazanova L.P., Okunev L.P., Kosilko S.A., Innokent'eva T.I., Voronova G.A. 2009. Epizootologicheskaya harakteristika prirodnyh ochagov chumy Kitaya (obzor literatury). Medicinskaya parazitologiya i parazitarnye bolezni. 1: 51–58 (in Russian)].
- Никитин А.Я., Марамович А.С., Косилко С.А., Иннокентьева Т.И., Базанова Л.П., Балахонов С.В., Воронова Г.А., Окунев Л.П. 2007. Эпизоотологическая характеристика природных очагов чумы Монголии в связи с разработкой мер защиты от завоза и распространения инфекции на территорию России. Проблемы особо опасных инфекций 94: 28–33. [Nikitin A.YA., Maramovich A.S., Kosilko S.A., Innokent'eva T.I., Bazanova L.P., Balahonov S.V., Voronova G.A., Okunev L.P. 2007. Epizootologicheskaya harakteristika prirodnyh ochagov chumy Mongolii v svyazi s razrabotkoj mer zashchity ot zavoza i rasprostraneniya infekcii na territoriyu Rossii. Problemy osobo opasnyh infekcij 94: 28–33. (in Russian)].
- Николаев Н.И. 1968. Чума. М., Медицина, 240 с. [Nikolaev N.I. 1968. Chuma. M., Medicina, 240 s. (in Russian)].
- Никольшин С.В. 1979. Основные черты экологии блох горного суслика – носителя чумы в природном очаге на Центральном Кавказе. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 20 с. [Nikul'shin S.V. 1979. Osnovnye cherty ekologii bloh gornogo suslika – nositelya chumy v prirodnom ochage na Central'nom Kavkaze. Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Saratov, 20 s. (in Russian)].
- Природные очаги чумы Кавказа, Прикаспия, Средней Азии и Сибири. 2004. Под ред. Г.Г. Онищенко, В.В. Кутырева. М., Медицина, 192 с. [Prirodnye ochagi chumy Kavkaza, Prikaspiya, Srednej Azii i Sibiri. 2004. Pod red. G.G. Onishchenko, V.V. Kutyreva. M., Medicina, 192 s. (in Russian)].
- Слудский А.А., Дерлядко К.И., Головкин Э.Н., Агеев В.С. 2003. Гиссарский природный очаг чумы. Саратов, Саратовский ун-т, 248 с. [Sludskij A.A., Derlyadko K.I., Golovko E.N., Ageev V.S. 2003. Gissarskij prirodnyj ochag chumy. Saratov, Saratovskij un-t, 248 s. (in Russian)].
- Тимофеева А.А. 1958. Видовой состав и сезонные изменения численности блох монгольской песчанки (*Meriones unguiculatus*) в степной части Юго-Восточного Забайкалья. Известия Иркутского противочумн. ин-та 17: 53–57. [Timofeeva A.A. 1958. Vidovoj sostav i sezonnyie izmeneniya chislennosti bloh mongol'skoj peschanki (*Meriones unguiculatus*) v stepnoj chasti YUGo-Vostochnogo Zabajkal'ya. Izvestiya Irkutskogo protivochumn. in-ta 17: 53–57. (in Russian)].
- Тифлов В.Е., Иоффе И.Г. 1932. Наблюдения над биологией блох. Вестник микробиол., эпидемиол. и паразитол. 11 (2): 95–117. [Tiflov V.E., Ioff I.G. 1932. Nablyudeniya nad biologiej bloh. Vestnik mikrobiol., epidemiol. i parazitol. 11 (2): 95–117. (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)].
- Тувинский природный очаг чумы. 2019. Под ред. С.В. Балахонова и Д.Б. Вержущкого. Иркутск, изд-во Иркутск. госун-та, 286 с. [Tuvinskij prirodnyj ochag chumy. 2019. Pod red. S.V. Balahonova i D.B. Verzhutskogo. Irkutsk, izd-vo Irkutsk. gosun-ta, 286 s. (in Russian)].
- Феоктистов А.З., Даниленко А.Ф., Юзвик Л.Н., Шведко Л.П. 1974. Эффективность массовых видов блох Забайкалья как переносчиков чумы. Доклады Иркутского противочумн. ин-та 10: 206–208. [Feoktistov A.Z., Danilenko A.F., Yuzvik L.N., Shvedko L.P. 1974. Effektivnost' massovyh vidov bloh Zabajkal'ya kak perenoschikov chumy. Doklady Irkutskogo protivochumn. in-ta 10: 206–208. (in Russian)].
- Шварц А.В., Якунин Б.М. 1985. Эпизоотологическая характеристика некоторых видов блох Таласского природного очага чумы. Актуальные вопросы эпиднадзора в природных очагах чумы. Ставрополь, 119–120. [Shvarc A.V., Yakunin B.M. 1985. Epizootologicheskaya harakteristika nekotoryh vidov bloh Talasskogo prirodnogo ochaga chumy. Aktual'nye voprosy epidnadzora v prirodnyh ochagah chumy. Stavropol', 119–120. (in Russian)].
- Шкилев В.В., Грязнов Е.А., Сычевский П.Т. 1958. О чумной эпизоотии среди полевок Брандта в МНР. Известия Иркутского противочумн. ин-та 19: 50–59. [Shkilev V.V., Gryaznov E.A., Sychevskij P.T. 1958. O chumnoj epizootii sredi polevok Brandta v MNR. Izvestiya Irkutskogo protivochumn. in-ta 19: 50–59. (in Russian)].

- Bolormaa G., Undraa B., Baigalmaa M., Otgonbaatar D. 2010. Plague in Mongolia. Vector-Borne and Zoonotic Diseases 10 (1): 69–75.
- Dubyanskiy V.M., Yeszhanov A.B. 2016. Ecology of *Yersinia pestis* and the Epidemiology of Plague. In: *Yersinia pestis: Retrospective and Perspective*. Ed. Ruifu Yang, Andrey Anisimov. Advances in Experimental Medicine and Biology 918: 101–170.
- Hopkins G.H.E., Rothschild M. 1962. An illustrated catalogue of the Rothschild collection of fleas (Siphonaptera) in the British Museum (Natural History). Vol. III Hystrichopsyllidae (Acadestiinae, Anomiopsyllinae, Hystrichopsyllinae, Neopsyllinae, Rhadinopsyllinae and Stenoponiinae). Genus *Neopsylla*. Cambridge, Great Britain at the University Press, 161–220.
- Pratt H.D., Maupin G.O., Gage K.L. 1993. Fleas of Public Health Importance and Their Control. Athlanta, US Dept. of Health and Human Services, 61 pp.
- Russel R.E., Abbott R.C., Tripp D.W., Rocke T.E. 2018. Local factors associated with on-host flea distributions on prairie dog colonies. Ecology and Evolution 8 (17): 8951–8972.
- The Atlas of Plague and Its Environment in the People's Republic of China. 2000. Beijing, Science Press, 221 pp.
- YanJun L., Erhei D., Yujun C., Min L., Yujiang Zh., Mingshou W., Dongsheng Zh., Zhaobiao G., Xiang D., Baizhong C., Zhizhen Q., Zuyun W., Hu W., Xingqi D., Zhizhong S., Zhunhui Zh., Yaiun S., Raifu Y. 2008. Different Region Analysis for Genotyping *Yersinia pestis* Isolates from China. PLOS One 3 (5): 10 p.

DIVERSITY OF PLAGUE VECTORS:
FLEAS OF THE GENUS *NEOPSYLLA* WAGNER, 1903
(SIPHONAPTERA, HYSTRICHOPSYLLIDAE)

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

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

SUMMARY

Taxonomic diversity and peculiarities of distribution and host-parasite relations of fleas of the Holarctic-Indo-Malay genus *Neopsylla* (Hystrichopsyllidae, Neopsyllinae) are analyzed in the present review. The role of separate representatives of this genus as pathogen vectors and reservoirs in natural plague foci of Eurasia is observed. It is demonstrated that 14 out of 67 flea species of the genus *Neopsylla* are marked as main, secondary, or occasional vectors of this infection.