

УДК 576.895.775 : 574.9/579.842.23

**РАЗНООБРАЗИЕ БЛОХ – ПЕРЕНОСЧИКОВ
ВОЗБУДИТЕЛЕЙ ЧУМЫ: ПАРАЗИТ СУСЛИКОВ – БЛОХА
OROPSYLLA SILANTIEWI (WAGNER, 1898)
(SIPHONAPTERA, CERATOPHYLLIDAE)**

© 2019 г. С. Г. Медведев^{а, *}, Д. Б. Вержущий^{б, **}

^а Зоологический институт РАН,

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

^б Иркутский научно-исследовательский противочумный институт Роспотребнадзора,

Трилисера 78, Иркутск 664047, Россия

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

** e-mail: verzh58@rambler.ru

Поступила в редакцию 25.05.2019 г.

После доработки 12.06.2019 г.

Принята к публикации 12.06.2019 г.

Проанализированы таксономическое разнообразие, характер распространения и паразито-хозяйственных связей видов рода *Oropsylla*, блохи которого являются переносчиками возбудителя чумы в очагах Евразии и Северной Америки. Обобщены данные по численности, экологическим особенностями и эпизоотологическому значению паразита сурков – блохи *Oropsylla silantiewi* (Wagner, 1898) – разных природных очагах чумы Палеарктики.

Ключевые слова: блохи, Siphonaptera, виды-переносчики возбудителя чумы, род *Oropsylla*, таксономическое разнообразие, *Oropsylla silantiewi* (Wagner, 1898).

DOI: 10.1134/S003118471904001X

Данная работа является второй в цикле статей (первая из них – Медведев и др., 2019), посвященных обобщению данных о тех видах блох, из которых в естественных условиях различных регионов мира выделяли возбудитель чумы. Чума остается одной из наиболее опасных инфекций, с которыми когда-либо сталкивалось человечество (Каримова, Неронов, 2007; Abbott, Rocke, 2012). Высокие эпидемиологические риски в отношении чумы сохраняются и в настоящее время (Каримова и др., 2010; Балахонов и др., 2014; Bertherat, 2016; Вержущий, 2018).

В предлагаемой публикации рассматриваются таксономическое разнообразие рода *Oropsylla*, особенности ареалов и паразито-хозяйственных связей его видов, взаимоотношения отдельных видов с чумным микробом. Особое внимание уделено распространению и эпизоотологическому значению наиболее массового паразита сурков Палеарктики – блохе *O. silantiewi* (Wagner, 1898), являющейся основным переносчиком инфекции во многих очагах чумы Старого Света.

В основу настоящей работы положены материалы литературных источников и данные информационно-аналитической (ИАС) PARHOST1 Зоологического института РАН.

Для описания ареалов видов рода *Oropsylla* используются несколько последовательно уточняющих друг друга понятий: например – «Ареал – Неарктический, канадско-восточно-американский: горные области (от Аляски и Канады до Новой Англии и до Мичигана и Пенсильвании на юге)». Здесь первые 2 части описания ареала образованы из названий зоогеографических макровыделов, далее применяются понятия физической географии. Заключительная часть состоит из названий политико-административных регионов страны, на территории которой был обнаружен данный вид. При таком описании ареала, с одной стороны, термины и названия политико-административной и физической географии не смешиваются; с другой, – взаимно дополняются, что важно для анализа распространения группы видов целом (Медведев, 2009).

Блохи рода *Oropsylla*

Исходя из классификации Ф. Смита (Traub et al., 1983), род *Oropsylla* насчитывает 26 видов и 26 подвидов, принадлежащих к 5 под родам. Кроме номинативного под рода *Oropsylla* (включает 6 видов), им выделялись под роды *Diamanus* (1 вид), *Hubbardipsylla* (2 вида) и *Opisocrostis* (4 вида), а также под род *Thrassis* (13 видов). Согласно другой классификации (Lewis, 1990, 2003) последний таксон рассматривается как самостоятельный род. Согласно реконструкции филогении сем. *Ceratophyllidae* на основе молекулярно-генетических данных (Zhu et al., 2015) род *Oropsylla* наиболее сходен с упомянутым родом *Thrassis*. При этом оба таксона близки, согласно этим же данным, к представителям подсем. *Dactylopsyllinae*, которое объединяет роды *Foxella* и *Dactylopsylla*. По ряду признаков строения имаго блохи рода *Oropsylla* наиболее сходны с блохами палеарктического рода *Rostropsylla*.

Блохи рода *Oropsylla* паразитируют на 81 виде млекопитающих из 22 родов из семейств хомяковых (Cricetidae) и беличьих (Sciuridae) (табл. 1). Кроме того, среди их случайных хозяев отмечались некоторые виды зайцеобразных (отряд Lagomorpha) и хищных (отряд Carnivora), а также птиц из 4 отрядов. Основными хозяевами блох рода *Oropsylla* являются 11 видов сурков рода *Marmota* и 24 вида сусликов рода *Spermophilus*. Оба эти рода грызунов, как и сам род *Oropsylla*, имеют голарктическое распространение.

При этом, кроме рода *Oropsylla*, еще 17 родов из разных семейств блох имеют ареалы аналогичного типа, что указывает на тесные фаунистические связи Евразии и Северной Америки (Медведев, 1998). В частности, голарктические ареалы берингского типа имеют блохи – паразиты: 1) хомяковых, мышинных и полевоchieх [блохи родов *Stenoponia*, *Rhadinopsylla* и *Catallagia* (Hystrichopsyllidae), *Peromyscopsylla* (Leptopsyllidae), *Amphipsylla*, *Megabothris* и *Amalaraeus* (Ceratophyllidae)]; 2) беличьих [блохи родов *Oropsylla* и *Tarsopsylla* (Ceratophyllidae)]; 3) пищуховых [блохи родов *Amphalius* и *Margopsylla* (Ceratophyllidae), *Ctenophyllus* и *Geusibia* (Leptopsyllidae)]; 4) насекомоядных [блохи рода *Nearctopsylla* (Hystrichopsyllidae)] и 5) хищных [блохи рода *Chaetopsylla* (Vermipsyllidae)]. Кроме того, ареалы голарктического типа имеют паразиты: 6) птиц из монотипного рода *Ornithophaga*; 7) зайцевых – из рода *Odontopsyllus* (Leptopsyllidae) и 8) моевок (род *Rissa*) – из рода *Mioctenopsylla* (Ceratophyllidae).

Ниже мы будем придерживаться классификации, согласно которой роды *Oropsylla* и *Thrassis* являются самостоятельными таксонами.

1. *Oropsylla (O.) alaskensis alaskensis* Baker, 1904. Ареал – голарктический, сибирско-канадский: Средняя и Восточная Сибирь, Дальний Восток (север), Северная Америка (север). Блохи были отмечены на 18 видах 9 родов беличьих и хомяковых. Основные хозяева – длиннохвостый суслик (*Spermophilus undulatus* (Pallas, 1778)) и *S. mongolicus* (Milne-Edwards, 1867).

1). *O. (O.) alaskensis qinghaiensis* Wang, Zhou, Liu, 1997. Ареал – центральноазиатский: Тибетское нагорье. Блохи этого вида известны с гималайского сурка (*Marmota himalayana* (Hodgson, 1841)).

2. *O. (O.) arctomys* (Baker, 1904). Ареал – неарктический, канадско-восточноамериканский: горные области (от Аляски и Канады до Новой Англии, на юге до Мичигана и Пенсильвании). Блохи этого вида были отмечены на 7 видах из 3 родов. Основной хозяин – лесной сурок (*Marmota monax* (L., 1758)).

3. *O. (O.) eatoni* Hubbard, 1954. Ареал – неарктический, западноамериканский: Тихоокеанское побережье. Блохи известны с олимпийского сурка (*Marmota olympus* (Merriam, 1898)).

4. *O. (O.) idahoensis* (Baker, 1904). Ареал – неарктический, канадско-западноамериканский: горные области (от Аляски и Канады до Калифорнии и Нью-Мексико на юге). Блохи этого вида были отмечены на 20 видах из 8 родов. Основные хозяева – суслики рода *Spermophilus*.

5. *O. (O.) ilovaiskii* Wagner et Ioff, 1926. Данный вид рядом авторов включается в *O. (O.) idahoensis* (Гончаров, 1978; Гончаров и др., 1989) или рассматривается как самостоятельный подвид (Котти, 2018). Ареал – палеарктический, европейско-туранский: Русская равнина, Кавказ, Передняя Азия, Казахстан и Алтай. Блохи этого вида были отмечены на 8 видах из 3 родов. Основные хозяева – желтый суслик (*Spermophilus fulvus* (Lichtenstein, 1823)), малый (*S. pygmaeus* (Pallas, 1778)) и крапчатый суслики (*S. suslicus* (Guldenstaedt, 1770)). Кроме того, в качестве хозяев указывались краснощёкий (*S. erythrogegnys* Brandt, 1843), большой (*S. major* (Pallas, 1778)) и горные суслики (*S. musicus* (Menetrie, 1832)).

6. *O. (O.) rupestris* (Jordan, 1929). Ареал – неарктический, канадско-западноамериканский: горные области (Британская Колумбия, Манитоба и Северная Дакота, на юге – до Колорадо). Блохи этого вида были отмечены на 8 видах из 4 родов. Основные хозяева – суслики Уинта (*Urocitellus armatus* (Kennicott, 1863)), колумбийский (*S. columbianus* (Ord, 1815)), Франклина (*S. franklinii* (Sabine, 1822)) и Ричардсона (*S. richardsoni* (Sabine, 1822)).

7. *O. (O.) silantiewi* (Wagner, 1898). Ареал – голарктический, европейско-восточно-турано-центрально-восточноазиатский, канадский: Евразия – Восточная Европа, Сибирь, Дальний Восток, Казахстан, Передняя, Средняя и Центральная Азия, Гималаи; Северная Америка – Аляска. Блохи этого вида были отмечены на 26 видах из 8 родов. Основные хозяева – сурки рода *Marmota*. Отмечен на сурках 8 видов: монгольский сурок (*Marmota sibirica* (Radde, 1862)), серый сурок (*M. baibacina* (Kastschenko, 1899)), байбак (*M. bobak* (Muller, 1776)), а также аляскинский (*M. broweri* Hall et Gilmore, 1934), седой (*M. caligata* (Eschscholtz, 1829)), длиннохвостый (красный) (*M. caudata* (Geoffroy, 1842)), гималайский и альпийский (*M. marmota* (L., 1758)) сурки.

Таблица 1. Количество видов белличих (Sciuridae) и хомяковых (Cricetidae), на которых обнаружены блохи рода *Oropsylla* (Ceratophyllidae) в Неарктической и Палеарктической областях

Роды хозяев	Неарктическая область													Палеарктическая область				Всего
	<i>O. (Dipodomys) montana</i>	<i>O. (Hubbardrpsylla) oregonensis</i>	<i>O. (H.) washingtonensis</i>	<i>O. (Opisocrotus) brimeri</i>	<i>O. (O.) hirsuta</i>	<i>O. (O.) labis</i>	<i>O. (O.) tuberculata tuberculata</i>	<i>O. (O.) tuberculata cymomuris</i>	<i>O. (Oropsylla) arctomys</i>	<i>O. (O.) eatoni</i>	<i>Oropsylla (O.) idahoensis</i>	<i>Oropsylla (O.) rupertis</i>	<i>O. (Oropsylla) alaskensis</i>	<i>O. (O.) silantiewi</i>	<i>O. (Dipodomys) montana mandartina</i>	<i>O. (O.) alaskensis ginghamensis</i>	<i>O. (O.) ilovaiskii</i>	
1. <i>Ammospermophilus</i>						1												1
2. <i>Cynomys</i>	3				4	3	2	4				2	1					5
3. <i>Eutamias</i>						1	1					1						2
4. <i>Marmota</i>	1			1	1	1	1	1	3	1	1	1		7				11
5. <i>Spermophilopsis</i>													3			1		1
6. <i>Spermophilus</i>	5	3	2	4	3	5	10	3	3		5		6	3		6	1	24
7. <i>Tamias</i>	2			2														5
8. <i>Tamiasciurus</i>	1																	1

Белличьи – сем. Sciuridae

Кроме того, блоха *Oropsylla (O.) silantiewi* известна с 5 видов сусликов. Это, в частности, европейский (*Spermophilus citellus* (L., 1776)), даурский (*S. dauricus* (Brandt, 1843)), краснощёкий, большой и длиннохвостый суслики.

8. *O. (Diamanus) montana montana* (Baker, 1895). Ареал – неарктический: западно-американский: горные области (от Колорадо до Нью-Мексико). Блохи были отмечены на 24 видах из 9 родов. Основные хозяева – суслик Уинта, калифорнийский (*S. beecheyi* (Richardson, 1829)), золотистый (*S. lateralis* (Say, 1823)) и скалистый (*S. variegatus* Erxleben, 1777) суслики. Блохи *O. (Diamanus) montana* также отмечены на желтобрюхом сурке (*Marmota flaviventris* (Audubon et Bachman, 1841)).

2). *O. (Diamanus) montana mandarina* Jordan et Rothschild, 1911. Ареал – палеарктический, центральноазиатский: Северный Китай (провинция Шэньси). Блохи отмечены на даурском суслике.

9. *O. (Hubbardipsylla) oregonensis* (Good et Prince, 1939). Ареал – неарктический, западно-американский: горные области (Калифорния, Орегон и Айдахо). Насекомые данного вида были отмечены на колумбийском суслике и суслике Белдинга (*S. beldingi* (Merriam, 1888)).

10. *O. (H.) washingtonensis* (Good et Prince, 1939). Ареал – неарктический, западно-американский: Скалистые горы (Вашингтон и Орегон). Блохи были также встречены на колумбийский суслике и суслике Белдинга.

11. *O. (Opisocrostitis) bruneri* (Baker, 1895). Ареал – неарктический, западно-восточноамериканский: горные области (от юго-запада Канады до Среднего Запада США). Блохи отмечены на 9 видах из 6 родов. Основные хозяева – колумбийский суслик, суслик Франклина, тринадцатиполосный суслик (*S. tridecemlineatus* (Mitchill, 1821)) и лесной сурок.

12. *O. (O.) hirsute* (Baker, 1895). Ареал – неарктический, западно-восточноамериканский: горные области (от границы с Канадой до Нуэво-Леон и Мексики). Блохи этого вида были отмечены на 11 видах из 5 родов. Основной хозяин – суслики Уинта и золотистый, луговые собачки – чернохвостая (*Cynomys ludovicianus* (Ord, 1815)) и Ганнисона (*C. gunnisoni* (Baird 1855)) и желтобрюхий сурок.

13. *O. (O.) labis* (Jordan et Rothschild, 1922). Ареал – неарктический, западноамериканский: горные области (от штатов Вашингтон и Альберты, и на юге – Юты и Колорадо). Блохи этого вида были отмечены на 8 видах из 4 родов. Основные хозяева – суслики Уинта, колумбийский и Франклина, а также желтобрюхий сурок.

14. *O. (O.) tapina* Peus, 1977. Ареал – палеарктический, восточно-средиземноморский: Малая Азия (Северо-Восточная Турция, провинция Конья). При первом описании вида в качестве хозяина указан суслик рода *Citellus* (Peus, 1977). На препарате типового экземпляра имеется более точное указание – европейский суслик (*Citellus* (= *Spermophilus*) *citellus*) (Lewis, 1990). Однако в этой части ареала европейский суслик обитает только в европейской части Турции. Можно предположить, что хозяином блохи *O. tapina* является малоазиатский суслик (*Spermophilus xanthoprimum* (Bennett, 1835)), который в Северо-Восточной Турции достаточно обычен, а местами и многочислен.

15. *O. (O.) tuberculata tuberculata* (Baker, 1904). Ареал – неарктический, западноамериканский: горные области (от Британской Колумбии и Калифорнии до Юты и Небраски на юге). Представители этого вида были отмечены на 11 видах из 4 родов.

Основные хозяева – суслики: Уинта, калифорнийский, колумбийский, тринадцатиполосный, скалистый, Франклина и Белдинга; желтобрюхий сурок, луговые собачки – чернохвостая и Ганнисона.

3). *O. (O.) tuberculata cynomuris* Jellison, 1939. Ареал – неарктический, западноамериканский: горные области (от Монтаны до Юты и Нью Мексико на юге, и до Небраски на востоке). Блохи этого вида были отмечены на 8 видах из 3 родов. Основные хозяева – суслики Уинта, тринадцатиполосный и скалистый; желтобрюхий сурок, луговые собачки – чернохвостая и Ганнисона.

Таким образом, 11 из 15 видов и 1 подвид рода *Oropsylla* распространены в горных и степных областях западной части Неарктики, а 2 вида имеют голарктическое распространение. Еще 2 вида и 2 подвида приурочены к Палеарктике, где также обитают в степных и горных областях.

Эпидемиологическое значение блох рода *Oropsylla*

Ареалы 6 из 13 неарктических видов блох рода *Oropsylla* находятся за пределами природных очагов чумы. Однако 7 других видов этого же рода отмечались как переносчики возбудителя в природных условиях. Это, в частности, блохи *O. idahoensis*, *O. rupestris*, *O. montana*, *O. bruneri*, *O. hirsuta*, *O. labis* и *O. tuberculata* (Lewis, 2002; Wilder et al., 2008; Antonation et al., 2014). Из них лишь 1 вид (*O. rupestris*) вовлекается в эпизоотический процесс случайно, а остальные 6 видов являются активными переносчиками возбудителя в большинстве природных очагов чумы на североамериканском континенте. Так, блохи *O. hirsuta* и *O. tuberculata* отмечены как основные переносчики в очагах, где основными носителями возбудителя чумы являются луговые собачки (чернохвостая и Ганнисона) и суслики (Ричардсона и Белдинга); блоха *O. idahoensis* – суслики Ричардсона и золотистый; блоха *O. montana* – желтобрюхий сурок, а также калифорнийский, колумбийский, золотистый и скалистый суслики; блоха *O. labis* – суслики Ричардсона и золотистый; блоха *O. bruneri* – тринадцатиполосный суслик. Регионы Северной Америки, где данные виды блох обитают на территории природных очагов, приведены в табл. 2. Как показывает анализ этих данных, виды рода *Oropsylla* участвуют в качестве как основных, так дополнительных переносчиков в большинстве очагов чумы Нового Света.

Ранее на территории СССР были выявлены 42 природных очага чумы. Их общая площадь равнялась 1 898 900 км² (Природные..., 2004). В настоящее время на территории бывшего СССР предполагается наличие 45 природных очагов общей площадью 2 092 409 км². Из них по основным носителям выделяют: 25 очагов песчаночьевого типа (общей площадью 1 724 676 км²), 8 – сусликового (251 986 км²), 5 – сурочьевого (38 500 км²) и 5 – полевочьего (50 150 км²). Кроме того, известны очаги смешанных типов: 1 пищухово-сурочий (11 597 км²) и 1 полевочьено-сусликово-сурочий (15 500 км²) (Кадастр..., 2016). Блоха *Oropsylla silantiewi* является основным переносчиком чумного микроба только в очагах сурочьевого типа. В большинстве других очагов чумы вовлечение блох *O. alaskensis* и *O. ilovaiskii* в эпизоотии чумы отмечается редко и в таких случаях эти виды могут быть отнесены к случайным переносчикам возбудителя.

В Старом Свете известны 5 высокогорных очагов сурочьевого типа: Сары-Джазский, Верхненарынский, Аксайский, Алайский и Таласский (Кадастр..., 2016). В первых трех очагах основным носителем является серый сурок (*M. baibacina* Kasch., 1899),

а основными переносчиками считаются блохи *O. silantiewi*, *Rhadinopsylla li ventricosa* Ioff et Tiflov, 1946 и *Citellophilus lebedewi* (Wagner, 1933). В Алайском высокогорном очаге основной носитель – красный сурок, а основные переносчики – блохи *C. lebedewi*, *O. silantiewi* и *R. li ventricosa*. Более сложная, полигостальная, биоценотическая структура свойственна Таласскому высокогорному очагу. Здесь в роли основных носителей выступают красный сурок, серебристая полевка (*Alticola argentatus* (Severtzov, 1879)) и лесная мышь (*Apodemus uralensis* (Pallas, 1811)), а в качестве основных переносчиков – блохи *C. lebedewi*, *Callopsylla caspia* (Ioff et Argyropulo, 1934) (Ceratophyllidae) и *Pulex irritans* L., 1758 (Pulicidae).

На территории Алтайского высокогорного природного очага с 1964 г. в поселениях монгольской пищухи (*Ochotona pallasi* (Gray, 1867)) обнаруживалась циркуляция возбудителя чумы алтайского подвида (*Yersinia pestis altaica*). Хранение и передачу возбудителя чумы осуществлял ряд видов блох, паразитирующих преимущественно на этом зверьке. В 2012 г. было впервые зарегистрировано появление на этой территории высоковирулентного варианта возбудителя чумы основного подвида *Yersinia pestis pestis*. Чумной микроб этого типа, очевидно, проник сюда из соседней Монголии (Балахонов и др., 2013) и широко распространился по поселениям серого сурка. Было установлено, что возбудители чумы обоих подвидов занимают различные экологические ниши и никак не пересекаются. Таким образом, можно констатировать, что на данной территории в настоящее время параллельно существуют 2 природных очага чумы – Алтайский пищуховый и Алтайский сурочий. В последнем основным переносчиком возбудителя является блоха *O. silantiewi*. Следовательно, из шести природных очагов чумы сурочьего типа, расположенных на территории бывшего СССР, в пяти природных очагах основным переносчиком является блоха *O. silantiewi*.

Своеобразная ситуация отмечается в природных очагах чумы в сопредельной Монголии. Эта страна занимает 156 416 км², при этом территория, энзоотичная по чуме, составляет более 60 % от ее площади (около 900 тыс. км²) (Жамба и др., 1978). В 17 из 21 аймаков Монголии регистрируют эпизоотические или эпидемические проявления чумной инфекции. Пространственная структура природных очагов и особенности жизнедеятельности возбудителя чумы этого региона достаточно хорошо изучены. На этой территории выделяются 46 отдельных природных очагов чумы, из которых 32 проявляют активность в настоящее время. В пределах остальных 14 очагов обследование либо не проводится, либо ведется нерегулярно и в крайне ограниченных объемах. В связи с этим нет оснований относить их к полностью угасшим. Из 46 известных на территории Монголии природных очагов чумы (табл. 3) в 39 основными носителями являются тарбаган и серый сурок, а основным переносчиком – блоха *O. silantiewi*. В 28 очагах из 39 блоха *O. silantiewi* является единственным основным переносчиком инфекции. В семи очагах основное значение в поддержании эпизоотии имеют длиннохвостый или даурский суслики, а в сохранении и циркуляции возбудителя – тандем блох *O. silantiewi* – *Citellophilus tesquorum*. Трем очагам (с участием полевки Брандта) присущ тандем блох *O. silantiewi* – *Neopsylla pleskei* Ioff, 1928. В двух очагах основным носителем является монгольская пищуха, а основными переносчиками – блохи *O. silantiewi* и *Paradoxopsyllus scorodumovi* Scalon, 1935. Можно предположить, что в действительности большинство таких «смешанных» очагов представлены отдельными очагами. Различные носители и переносчики в последних могут обуславливать циркуляцию возбудителей чумы различных подвидов.

Таблица 2. Основные носители и переносчики возбудителя чумы в природных очагах на территории Неарктики

№	Основной носитель	Блохи – основные или дополнительные переносчики	Регионы
1	<i>Marmota flaviventris</i> – желтобрюхий суслик	<i>Thraxsis asamanis</i> , <i>T. howelli</i> , <i>Oropsylla montana</i>	Вайоминг, Айдахо, Монтана, Южная Дакота, Юта, Невада, Нью-Мексико. Британская Колумбия (Канада)
2	<i>Synotus ludovicianus</i> – чернохвостая луговая собачка	<i>O. hirsuta</i> , <i>O. tuberculata</i>	Восточное Колорадо, Западный Техас, Оклахома, Канзас. Саскачеван (Канада)
3	<i>S. gymexoni</i> – луговая собачка Ганнисона	<i>O. hirsuta</i> , <i>O. tuberculata</i>	Аризона, Нью-Мексико, Юта, Колорадо
4	<i>Spermophilus richardsoni</i> – суслик Ричардсона	<i>O. labis</i> , <i>O. idahoensis</i> , <i>O. tuberculata</i> , <i>Thraxsis bacchi</i>	Вайоминг, Северо-Западное Колорадо, Северо-Восточная Юта. Восточная Альберта и Западный Саскачеван (Канада)
5	<i>Spermophilus beldingi</i> – суслик Белдинга	<i>Thraxsis francisi</i> , <i>T. pandorae</i> , <i>T. petiolatus</i> , <i>O. tuberculata</i>	Калифорния, Орегон, Северная Невада, северо-восток Айдахо
6	<i>S. beecheyi</i> – калифорнийский суслик	<i>O. montana</i> , <i>Hoplopsyllus anomalus</i>	Калифорния, Орегон, Западная Невада
7	<i>Spermophilus lateralis</i> – золотистый суслик	<i>O. idahoensis</i> , <i>O. montana</i> , <i>O. labis</i>	Аризона, Калифорния, Колорадо, Айдахо, Монтана, Невада, Нью-Мексико, Орегон. Альберта и Саскачеван (Канада). Северная Мексика.
8	<i>S. columbianus</i> – колумбийский суслик	<i>O. idahoensis</i> , <i>O. montana</i> , <i>T. acamanthis</i> , <i>T. pandorae</i>	Вашингтон, Айдахо, Монтана
9	<i>S. variegatus</i> – скалистый суслик	<i>O. montana</i> , <i>H. anomalus</i>	Аризона, Нью-Мексико, Южная Юта, Южное Колорадо, Западный Техас. Санора (Мексика)
12	<i>S. tridecemlineatus</i> – полосатый суслик	<i>Oropsylla bruneri</i>	Монтана, Северная и Южная Дакота, Вайоминг, Юта, Колорадо, Канзас, Нью-Мексико, Техас. Альберта, Саскачеван (Канада).
10	<i>Urocyonellus armatus</i>	<i>T. pandorae</i> , <i>T. francisi</i>	Айдахо, Юта, Вайоминг
11	<i>Urocyonellus townsendi</i> (Bachman, 1839)	<i>T. francisi</i>	Невада, Юта, Восточный Орегон, Южное Айдахо
13	<i>Neotoma</i> sp. (6-8 видов)	<i>Ochropeas sexdentatus</i> , <i>O. neotomae</i>	Юго-Запад США от Техаса до Калифорнии, север Мексики.
14	<i>Microtus californicus</i>	<i>Malariaeus telchinus</i>	Калифорния

Таблица 3. Основные носители и переносчики возбудителя чумы в природных очагах Монголии

Шифр очага	Основные носители	Название очага	Основные переносчики	Аймак
Mn01	<i>Marmota baibacina</i>	Тавын-Богдо-Ульский	<i>O. silantiewi</i>	Баян-Ульгийский и РФ
Mn02	<i>Ochotona pricei</i> , <i>M. baibacina</i>	Сайлюгемский	<i>Paradoxophylus scorodumovi</i> , <i>O. silantiewi</i>	Баян-Ульгийский и РФ
Mn03	<i>M. sibirica</i> , <i>Spermophilus undulatus</i> , <i>O. pricei</i>	Хархира-Тургенский	<i>O. silantiewi</i> , <i>Citellophilus tesquorum</i> , <i>P. scorodumovi</i>	Убса-Нурский
Mn04	<i>M. baibacina</i> , <i>S. undulatus</i>	Ценгел-Хайрханский	<i>O. silantiewi</i> , <i>C. tesquorum</i>	Баян-Ульгийский
Mn05	<i>O. pricei</i>	Бухен-Ульский	<i>P. dashidorzhii</i>	Баян-Ульгийский
Mn06	<i>M. baibacina</i>	Ээрлэг-Буянт-Ульский	<i>O. silantiewi</i>	Баян-Ульгийский
Mn07	<i>M. baibacina</i> , <i>M. sibirica</i> , <i>S. undulatus</i>	Хух-Сэрх-Мунх-Хайраканский	<i>O. silantiewi</i> , <i>C. tesquorum</i>	Баян-Ульгийский, Кобдосский
Mn08	<i>M. sibirica</i>	Улан-Сундуйский	<i>O. silantiewi</i>	Кобдосский
Mn09	<i>M. sibirica</i>	Сугайский	<i>O. silantiewi</i>	Кобдосский, Гоби-Алтайский
Mn10	<i>M. sibirica</i>	Хасагдский	<i>O. silantiewi</i>	Гоби-Алтайский
Mn11	<i>M. sibirica</i>	Тайширский	<i>O. silantiewi</i>	Гоби-Алтайский
Mn12	<i>M. sibirica</i>	Бурхан-Будайский	<i>O. silantiewi</i>	Гоби-Алтайский
Mn13	<i>M. sibirica</i>	Аж-Богдинский	<i>O. silantiewi</i>	Гоби-Алтайский
Mn14	<i>M. sibirica</i>	Гичгэнский	<i>O. silantiewi</i>	Гоби-Алтайский, Баян-Хонгорский
Mn15	<i>O. pricei</i>	Гурван-Сайханский	<i>P. dashidorzhii</i>	Южногобийский
Mn16	<i>Rhombomys opimus</i>	Южно-Гобийский	<i>Xenopsylla scirjabini</i>	Южногобийский
Mn17	<i>M. sibirica</i>	Хан-Хухэйский	<i>O. silantiewi</i>	Убса-Нурский
Mn18	<i>M. sibirica</i>	Сонгино-Тулэвский	<i>O. silantiewi</i>	Завханский
Mn19	<i>M. sibirica</i> , <i>S. undulatus</i>	Яру-Богдынский	<i>O. silantiewi</i> , <i>C. tesquorum</i>	Завханский
Mn20	<i>M. sibirica</i>	Буянт-Гольский	<i>O. silantiewi</i>	Завханский
Mn21	<i>M. sibirica</i> , <i>S. undulatus</i>	Тэсийн-Шара-Гольский	<i>O. silantiewi</i> , <i>C. tesquorum</i>	Хубсугульский
Mn22	<i>M. sibirica</i> , <i>S. undulatus</i>	Булнайский	<i>O. silantiewi</i> , <i>C. tesquorum</i>	Завханский, Хубсугульский

Mn23	<i>M. sibirica</i>	Тэрхинский	<i>O. silantiewi</i>	Архангайский
Mn24	<i>M. sibirica</i>	Хануйн-Гольский	<i>O. silantiewi</i>	Архангайский
Mn25	<i>M. sibirica</i>	Чулуут-Тамирский	<i>O. silantiewi</i>	Архангайский
Mn26	<i>M. sibirica</i>	Шара-Усынский	<i>O. silantiewi</i>	Баян-Хонгорский
Mn27	<i>M. sibirica</i>	Хурэмаральский	<i>O. silantiewi</i>	Баян-Хонгорский
Mn28	<i>M. sibirica</i> , <i>Lasiopodomys brandti</i>	Заг-Байдрагинский	<i>O. silantiewi, N. pleskei</i>	Баян-Хонгорский
Mn29	<i>M. sibirica</i>	Даланский	<i>O. silantiewi</i>	Баян-Хонгорский
Mn30	<i>M. sibirica</i>	Туингольский	<i>O. silantiewi</i>	Баян-Хонгорский
Mn31	<i>M. sibirica</i>	Таац-Онгийский	<i>O. silantiewi</i>	Убур-Хангайский, Архангайский
Mn32	<i>L. brandti</i>	Ханхегшин-ский	<i>N. pleskei</i>	Убур-Хангайский
Mn33	<i>M. sibirica, L. brandti</i>	Баян-Ундэрэкий	<i>O. silantiewi, N. pleskei</i>	Убур-Хангайский, Центральный, Архангайский
Mn34	<i>M. sibirica</i>	Бага-Гэлэрэн-Ульский	<i>O. silantiewi</i>	Среднегобийский
Mn35	<i>M. sibirica</i>	Сэрвэн-Дзамар-Ульский	<i>O. silantiewi</i>	Центральный
Mn36	<i>M. sibirica</i>	Налгар-Улинский	<i>O. silantiewi</i>	Центральный
Mn37	<i>M. sibirica</i>	Богдо-Хан-Ульский	<i>O. silantiewi</i>	Центральный
Mn38	<i>M. sibirica</i>	Бага-Хэнтийский	<i>O. silantiewi</i>	Центральный
Mn39	<i>M. sibirica</i>	Мунгун-Морьтинский	<i>O. silantiewi</i>	Центральный
Mn40	<i>M. sibirica</i>	Хурхинский (Хэрлэнский)	<i>O. silantiewi</i>	Хэнтейский
Mn41	<i>M. sibirica</i>	Зун-Хэнтейский	<i>O. silantiewi</i>	Хэнтейский
Mn42	<i>M. sibirica, L. brandti</i>	Оцол-Дарханский	<i>O. silantiewi, N. pleskei</i>	Восточногобийский и Хэнтейский
Mn43	<i>M. sibirica, S. dauricus</i>	Хойт-Хэрлэнский	<i>O. silantiewi, C. tesquorum</i>	Восточный
Mn44	<i>S. dauricus, L. brandti</i>	Тамсаг-Булагский	<i>C. tesquorum, N. pleskei</i>	Восточный
Mn45	<i>S. dauricus, O. daurica, L. brandti</i>	Дариганский	<i>C. tesquorum, Neopsylla pleskei</i>	Сухбагорский
Mn46	<i>Meriones meridians</i>	Замын-Удский	<i>X. scryabini</i>	Восточногобийский

В Китае имеется 21 природный очаг чумы, а энзоотичная по этому заболеванию территория охватывает более 1.5 млн. км² (The Atlas..., 2000). В ряде очагов основными носителями возбудителя являются сурки. Например, обширную территорию Тибетского плато и прилегающих районов занимает единый активный очаг чумы, в котором основным носителем инфекции является гималайский сурок (*Marmota himalayana* Hodgson, 1841), а основным переносчиком являются блохи *Oropsylla silantiewi* и *Callopsylla dolabris* (Jordan et Rothschild, 1911). Регулярно отмечаемые здесь случаи заболевания людей обусловлены преимущественно традиционной для местного населения охотой на гималайского сурка. Не вызывает сомнений, что на этой обширной территории имеется не менее нескольких десятков самостоятельных очагов чумы, чье функционирование поддерживается упомянутыми двумя видами блох и их прокормителем – гималайским сурком. Кроме территории собственно Китая, очаги чумы, связанные с этим видом сурков, расположены в Непале и Северной Индии. Распространенный в этих регионах возбудитель чумы относится к номинативному подвиду, который способен ферментировать глицерин (Laforce et al., 1971; Краминский и др., 1975; Акиев, 1980; Кучерук, Бибииков, 1980).

В Северо-Восточном Китае на территории, прилегающей к стыку границ с Монголией и Россией, имеется еще один очаг чумы, в котором основным носителем является тарбаган, а основным переносчиком блоха *O. silantiewi*. Однако данный очаг неактивен с 1950-х годов по настоящее время.

В Восточном Тянь-Шане основными носителями чумного микроба являются серый сурок и длиннохвостый суслик, а его основными переносчиками – блохи *O. silantiewi*, *Rhadinopsylla li ventricosa* и *Citellophilus tesquorum* (Wagner, 1898). Восточно-Тянь-Шаньский очаг проявляет периодическую активность. Основным носителем инфекции в Памирском очаге, расположенном на крайнем западе Китая, является красный сурок, а основными переносчиками – блохи *Oropsylla silantiewi*, *Rhadinopsylla li ventricosa* и *Citellophilus lebedewi* (Wagner, 1933). В последние десятилетия Памирский очаг достаточно активен (The Atlas..., 2000).

Таким образом, в Китае 4 природных очага чумы из 21 поддерживаются сурками и блохой *O. silantiewi*. Дополнительными переносчиками в Тибете и на прилегающих территориях является блоха *Callopsylla dolabris*, в Восточном Тянь-Шане – *Rhadinopsylla li ventricosa* и *Citellophilus tesquorum*, на Памире – *Rhadinopsylla li ventricosa* и *Citellophilus lebedewi*. Следует заметить, что эпизоотическая активность в настоящее время отмечается в трех из этих четырех природных очагов чумы.

Блоха *Oropsylla silantiewi* как переносчик чумы

Основным хозяином блохи *O. silantiewi* являются сурки. И именно этот вид значительно преобладает в сборах среди блох, паразитирующих на палеарктических сурках. так, в Монголии на тарбаганах в степях аймака Дорнод было отмечено обитание 14 видов блох, в горах Хэнтея – 16, в Хангае – 12, в Монгольском и Гобийском Алтае – 17. Однако повсеместно и в разные сезоны года, на долю *O. silantiewi* приходится от 95.0 до 99.5 % общего запаса блох (Баваасан, 1978). По данным этого же автора, 94 % взрослых блох было приурочено к гнездовой части нор тарбагана. По данным, собранным за длительный период в Забайкалье, в гнездах тарбагана находится до 96 % имаго *O. silantiewi* (Жовтый, 1956).

В монографии В.В. и Н.И. Сунцовых (2006) приводятся сведения по численности и удельной доле *O. silantiewi* в таксоценозе блох тарбагана в Юго-Западной Туве. С 805 осмотренных сурков было снято 1335 блох, среди которых 1246 особи (93.3 %) принадлежали к рассматриваемому виду. Индекс обилия (ИО) блохи *O. silantiewi* равнялся, таким образом, 1.6. При разборе 36 раскопанных зимовочных гнезд тарбагана из них было выбрано 5114 блох, относящихся к 11 видам. Среди них обнаружено 4749 (92.9%) особей *O. silantiewi* (ИО 131.9).

Блохи *O. silantiewi* почти никогда не отмечаются во входах нор тарбагана. В 1955 г. в горах Хэнтея обследовались входы 770 нор. При этом здесь были обнаружены только 3 особи *O. silantiewi*. В Убас-Нурском аймаке в 1957 г. при осмотре 420 входов нор блохи этого вида отсутствовали (Жовтый, Емельянова, 1959).

В различные годы ИО *O. silantiewi* по данным очеса с хозяев составлял от 3.6 до 5.7, а по данным осмотра гнезд – от 93.1 до 125.8 (Баваасан, 1978). На зверьках же других видов, а также в их убежищах блоха *O. silantiewi* встречается только случайно и в единичных количествах (Жовтый, Емельянова, 1959).

Сезонный ход численности, по данным этих авторов, имеет 2 пика, приходящихся на весну и осень. Это хорошо подтверждается резким увеличением доли самцов в популяции, регистрируемым в периоды массового выплода молодых блох. Блоха *O. silantiewi* способна успешно размножаться в период спячки своих хозяев. При этом отмечались случаи питания личинками блох кровью спящих зверьков через места повреждения слизистых оболочек (Сунцов, Сунцова, 2006).

Значение блохи *O. silantiewi*, как основного переносчика возбудителя чумы в очагах сурочьего типа, признается широким кругом исследователей (Иофф, 1941; Ралль, 1965; Жовтый, 1966; Ващенко, 1988, 1999). Этот вид относят к группе с высокой частотой возникновения блока преджелудка (средний уровень 25.4 %), т. е. к высокоактивным переносчикам (Бибикова, Классовский, 1974). По данным, приведенным этими же исследователями, сроки блокообразования у блохи *O. silantiewi* сильно растянуты и достигают в отдельных случаях 7 месяцев.

Установлены особенности зависимости уровня блокообразования у *O. silantiewi* от температуры среды их содержания и частоты подкормок. При температуре 18–20 °С блокировалось 5.4% блох, взятых в опыт, содержание блох при 10 °С увеличивало этот показатель до 25.4% (Бибикова, Классовский, 1974). В цитируемой работе указывается, что при ежедневной подкормке и кормлении блох *O. silantiewi* через 7–8 дней частота блокообразования в первой группе составила 23.3%, во второй – 10.7%, а средний срок возникновения первого блока равнялся 7 и 20 дней, соответственно.

У блохи *O. silantiewi* в естественных условиях отмечены одни из наиболее высоких показателей естественной зараженности чумой. На Тянь-Шане при раскопке нор серого сурка инфицированные чумой блохи *O. silantiewi* составляли 22%. Они были обнаружены в шести гнездах из 78 (7.7%) (Айзин, Белобородова, 1961). Зараженность блох этого вида варьировала от 4.0 до 63.6% в отдельных гнездах. Н. Д. Емельяновой и М. И. Безруковой (устное сообщение) в Юго-Западной Монголии на хребте Тайшири было индивидуально исследовано 1187 блох *O. silantiewi*. Выделено 287 культур чумного микроба (Жовтый, Емельянова, 1959). Средняя зараженность блох за сезон составила 21.9% (с колебаниями по месяцам от 20.1 до 29.5%).

Согласно гипотезе, предложенной в ряде публикаций (Сунцов, Сунцова, 2006, 2008; Сунцов, 2014, 2018 и ряд других), обосновывается возможность недавнего происхождения возбудителя чумы из псевдотуберкулезного микроба. В этой концепции важное значение придается взаимодействию тандема видов: тарбаган – блоха *O. silantiewi*. По мнению авторов, экологические условия, возникающие во время спячки тарбагана, и некоторые особенности его поведения, а также личиночная гематофагия блохи *O. silantiewi*, создали предпосылки для быстрых эволюционных преобразований одного из клонов сапрофитного микроорганизма *Y. pseudotuberculosis* в новый вид – *Y. pestis*. *Y. pestis*, приобретая ряд новых адаптивных черт, освоила новую среду обитания в организмах носителя и переносчика данного микроба.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Виды блох, из которых был выделен в естественных условиях возбудитель чумы, принадлежат к 40% от общего числа родов и более чем к половине семейств, известных в мировой фауне (Медведев и др., 2019). Блохи рода *Oropsylla* представлены значительным числом видов, паразитирующих на различных хозяевах на обширной территории Евразии и Северной Америки. При этом один из представителей рода *Oropsylla* – паразит сурков, блоха *O. silantiewi* – принадлежит к небольшому числу видов, способных в определенных условиях обеспечивать устойчивую циркуляцию возбудителя, как в период эпизоотий, так и в межэпизоотические периоды. Блохе *O. silantiewi* присущи высокая частота возникновения блока преджелудка, способность размножаться в период спячки хозяев и достигать значительной численности с полным доминированием в гнездах сурков. Выявление конкретных генетических приспособлений, обуславливающих эти особенности, является задачей и важным этапом научного познания ближайшего десятилетия. Тесная связь блох рода *Oropsylla* и возбудителя чумы отмечается на территории значительной части Голарктики. В связи с этим, можно предположить, что для ее формирования потребовался значительный период времени в прошлом.

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

- Айзин Б.М., Белобородова З.С. 1961. К вопросу о значении сурочьей норы в эпизоотологии чумы в Среднеазиатском горном очаге. Труды Средне-Азиатского противочумного института 7: 55–59.
- Акиев А.К. 1980. Современное распространение и эпидемиологические особенности чумы в мире (1958–1978 гг.). Проблемы природной очаговости чумы: Тезисы докладов советско-монгольской научной конференции. Иркутск, 1: 11–13.
- Баваасан А. 1978. К экологии блох тарбагана. Эпидемиология и профилактика особо опасных инфекций в МНР и СССР. Материалы III Международной монголо-советской научной конференции. Улан-Батор: 135–138.
- Балахонов С.В., Корзун В.М., Вержуцкий Д.Б., Михайлов Е.П., Рождественский Е.Н., Денисов А.В. 2013. Первый случай выделения *Yersinia pestis* subsp. *pestis* в Алтайском горном природном очаге чумы. Сообщение 2. Вероятные пути и механизмы заноса возбудителя чумы основного подвида на территорию очага. Проблемы особо опасных инфекций 2: 5–10.
- 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 261 (12): 48–50.

- Бибикова В.А., Классовский Л.Н. 1974. Передача чумы блохами. М., Медицина, 188 с.
- Ващенко В.С. 1988. Блохи – переносчики возбудителей болезней человека и животных. Л., Наука, 163 с.
- Ващенко В.С. 1999. Роль блох (*Siphonaptera*) в эпизоотологии чумы. *Паразитология* **33** (3): 198–209.
- Вержущий Д.Б. 2018. Активизация природных очагов чумы в Центральной Азии: беспочвенные опасения или реальная угроза. *Природа Внутренней Азии* **1** (6): 7–17.
- Гончаров А.И. 1978. О систематическом положении блох рода *Oropsylla* фауны СССР. В кн.: Особо опасные инфекции на Кавказе. Тезисы докладов IV краевой научно-практической конференции по природной очаговости, эпидемиологии и профилактике особо опасных инфекционных болезней. Ставрополь: 191–193.
- Гончаров А.И., Ромашева Т.П., Котти Б.К., Баваасан А., Жигмэд С. 1989. Определитель блох Монгольской Народной Республики. Улан-Батор, 415 с.
- Жамба Г., Галбадрах Д., Саран М., Отгонсурэн Л., Пурэвжал Ч. 1978. К стратегии и тактике изучения природного очага чумы в МНР. Эпидемиология и профилактика особо опасных инфекций в МНР и СССР: Материалы Международной монголо-советской научной конференции. Улан-Батор: 65–68.
- Жовтый И.Ф. 1956. Сезонные изменения численности *Oropsylla silantiewi* Wagn. (Suctoria) в Забайкалье и их некоторые закономерности. Материалы научной конференции по паразитологии, эпидемиологии и другим вопросам природной очаговости чумы. Ставрополь: 18–19.
- Жовтый И.Ф. 1966. Очерк экологии блох грызунов Сибири и Дальнего Востока в связи с их эпидемиологическим значением: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Томск, 40 с.
- Жовтый И.Ф., Емельянова Н.Д. 1959. Переносчики чумной инфекции в Монгольской Народной Республике. Известия Иркутского противочумного института. Иркутск, **22**: 72–107.
- Июф И.Г. 1941. Вопросы экологии блох в связи с их эпидемиологическим значением. Пятигорск, Орджоникидзевское краевое издательство, 116 с.
- Кадастр эпидемических и эпизоотических проявлений чумы на территории Российской Федерации и стран Ближнего Зарубежья. 2016. Под ред. В.В. Кутырева и А.Ю. Поповой. Саратов, Амрит, 248 с.
- 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 издание. Ставрополь, изд-во СКФУ, 128 с.
- Краминский В.А., Налетова Л.Е., Банина А.Я. 1975. Чума в Юго-Восточной и Южной Азии. Международные и национальные аспекты эпиднадзора при чуме: Тезисы докладов международной советско-монгольской научной конференции. Иркутск, **1**: 82–84.
- Кучерук В.В., Бибиков Д.И. 1980. Сурки как хранители чумы: В кн.: Сурки. Биоценотическое и практическое значение. М., Наука: 111–164.
- Медведев С.Г. 1998. Фауна и паразито-хозяйственные связи блох (*Siphonaptera*) Палеарктики. Энтомологическое обозрение **77** (2): 295–314.
- Медведев С.Г. 2009. Фауна кровососущих насекомых Северо-Запада России. Характеристика ареалов. Энтомологическое обозрение **88** (1): 83–98.
- 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.
- 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.
- Сунцов В.В. 2014. Происхождение чумы: экологический сценарий. *Природа* **1** (1181): 3–14.
- Сунцов В.В. 2018. Исключительная роль специфической блохи сурков *Oropsylla silantiewi* (Ceratophyllidae: Siphonaptera) в видообразовании возбудителя чумы – микроба *Yersinia pestis*. *Паразитология* **52** (1): 3–18.
- Сунцов В.В., Сунцова Н.И. 2006. Чума. Происхождение и эволюция эпизоотической системы. М., Товарищество научных изданий КМК, 248 с.
- Сунцов В.В., Сунцова Н.И. 2008. Макро и микроэволюция в проблеме происхождения и мировой экспансии чумного микроба *Yersinia pestis*. Известия РАН **4**: 389–395.
- Abbott R.C., Rocke T.E. 2012. Plague. U.S. Geological Survey Circular 1372. 79 p.
- Antonation K.S., Shury T.K., Bollinger T.K., Olson A. et al. 2014. Sylvatic plague in a Canadian black-tailed prairie dog (*Cynomys ludovicianus*). *Journal of Wildlife Diseases* **50**: 699–702.
- Bertherat E. 2016. Plague around the world, 2010–2015. *Weekly Epidemiological Record* **91** (8): 89–104.

- Laforce F.M., Acharaya I.R., Stott G., Brachman P.S., Kaufman A.F., Clapp R.F., Shah N.K. 1971. Clinical and Epidemiological Observations on an Outbreak of Plague in Nepal. *Bulletin World Health Organization* **45**: 693–706.
- Lewis R.E. 1990. The Ceratophyllidae: Currently accepted valid taxa (Insecta: Siphonaptera). Koenigstein, Koeltz scientific books, 267 p.
- Lewis R.E. 2002. A review of the North American species of *Oropsylla* Wagner and Ioff, 1926 (Siphonaptera: Ceratophyllidae: Ceratophyllinae). *Journal Vector Ecology* **27**: 184–206.
- Lewis R.E. 2003. Siphonaptera. 15th Edition. 1-November-2003, 62 p.
- Peus F. 1977. Flohe aus Anatolien und anderen Landern des Nahen Ostens (Insecta, Siphonaptera). *Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft Wien* **20**: 111.
- 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, XV+288 p.
- The Atlas of Plague and Its Environment in the People's Republic of China. 2000. Beijing, Science Press, 221 p.
- 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, XV+288 p.
- Zhu Q., Hastriter M.W., Whiting M.F., Dittmar K. 2015. Molecular phylogenetics and evolution. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **90**: 129–139.
- Wilder A.P., Eisen R.J., Bearden S.W., Monteneri J.A., Tripp D.W., Brinkerhoff R.J., Gage K.L., Antolin M.F. 2008. Transmission efficiency of two flea species (*Oropsylla tuberculata cynomuris* and *Oropsylla hirsuta*) involved in plague epizootics among prairie dogs. *EcoHealth* **5**: 205–212.

DIVERSITY OF FLEAS, VECTORS OF PLAGUE PATHOGENS:
THE FLEA *OROPSYLLA SILANTIEWI* (WAGNER, 1898)
(SIPHONAPTERA, CERATOPHYLLIDAE)

S. G. Medvedev, D. B. Verzhutsky

Keywords: fleas, Siphonaptera, species vectors of plague pathogen, taxonomic diversity, *Oropsylla silantiewi*.

SUMMARY

The taxonomic diversity, the nature of distribution and parasite host relations of the genus *Oropsylla*, whose fleas are vectors and keepers of the plague pathogen in foci of Eurasia and North America, are analyzed. The data on the abundance, ecological peculiarities and epizootological significance of the marmot parasite – the flea *Oropsylla silantiewi* (Wagner, 1898) in different plague foci of Palearctic area are summarized.