

УДК 576.895.775:574.9/579.842.23

**РАЗНООБРАЗИЕ ПЕРЕНОСЧИКОВ ВОЗБУДИТЕЛЯ ЧУМЫ:
ПОЛИГОСТАЛЬНЫЕ ПАРАЗИТЫ —
БЛОХИ РОДА *RHADINOPSYLLA* JORDAN ET ROTHSCILD, 1911
(SIPHONAPTERA: HYSTRICHOPSYLLIDAE)**

© 2020 г. С. Г. Медведев^{a*}, Д. Б. Вержуцкий^{b**}, Б. К. Котти^{c***}

^aЗоологический институт РАН,

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

^bИркутский научно-исследовательский противочумный институт Роспотребнадзора,
Иркутск, 664033 Россия

^cСеверо-Кавказский федеральный университет,
Ставропольский противочумный институт Роспотребнадзора, Ставрополь, 355009 Россия

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

**e-mail: verzh58@rambler.ru

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

Поступила в редакцию 07.05.2020 г.

После доработки 10.05.2020 г.

Принята к публикации 12.05.2020 г.

В обзоре проанализированы таксономическое разнообразие, особенности распространения и паразито-хозяйинных связей видов блох голарктического рода *Rhadinopsylla* (Hystrichopsyllidae: Rhadinopsyllinae). Рассмотрена роль отдельных представителей этого рода как переносчиков и хранителей возбудителя в природных очагах чумы Евразии. Показано, что 18 из 70 видов и подвидов блох рода *Rhadinopsylla* отмечены как основные, второстепенные или случайные переносчики этой инфекции.

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

DOI: 10.31857/S1234567806030037

Естественная зараженность чумой установлена у 233 видов млекопитающих (Каримова и др., 2010) и у 257 видов блох (Медведев и др., 2019). При этом следует учитывать, что лишь относительно небольшая часть из них играет существенную роль в циркуляции и сохранении чумного микроба в природе. Большинство видов блох

в естественных условиях вовлекается в эпизоотии только случайно. В каждом природном очаге чумы главное значение в передаче и хранении возбудителя, как правило, имеют один вид или, реже, два вида блох.

Данная статья является очередной в серии публикаций, посвященных анализу сведений, касающихся особенностей распространения и паразито-хозяйинных связей видов блох – активных переносчиков возбудителя чумы. В предыдущих работах (Котти, Жильцова, 2019; Медведев и др., 2019; Медведев, Вержуцкий, 2019) рассмотрены видовой состав, распространение, биоценогические связи и эпизоотологическое значение представителей родов *Citellophilus* и *Oropsylla*. 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 *Rhadinopsylla*, ряд видов которого является переносчиками и хранителями чумной инфекции. В качестве основных задач поставлены оценка морфологического и таксономического 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.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для оценки степени вовлечения в эпизоотический процесс блох рода *Rhadinopsylla* были использованы сведения, приведенные в недавних по времени сводках (Гончаров и др., 2013; Кадастр эпидемических и эпизоотических..., 2016; Dubyanskiy, Eszhanov, 2016) и отдельных статьях, включая опубликованные в труднодоступных региональных изданиях. Информация о значении отдельных видов в передаче возбудителя чумы и сохранении чумного микроба в экспериментальных условиях почерпнута из ряда обобщающих публикаций (Бибикова, Класовский, 1974; Ващенко, 1988, 1999; Базанова, Вержуцкий, 2009).

Особенности ареалов и паразито-хозяйинных связей видов рода *Rhadinopsylla* проанализированы средствами электронных таблиц Excel информационно-аналитической системы (ИАС) PARHOST1 по мировой фауне блох, которая разрабатывается в Зоологическом институте РАН (ЗИН РАН) начиная с 2001 г. (Медведев, 1998, 2000, 2002, 2013а, б).

Блохи рода *Rhadinopsylla*: таксономический состав и морфологические особенности

Род *Rhadinopsylla* принадлежит к подсем. *Rhadinopsyllinae* – одному из 9 подсемейств сем. *Huysrichopsyllidae*. Различными авторами предпринимались попытки подразделить сем. *Huysrichopsyllidae* на несколько семейств. Например, согласно классификации Смита (Smit, 1982), собственно сем. *Huysrichopsyllidae* включает подсем. *Huysrichopsyllinae*, а также еще два других семейства блох – *Macropsyllidae* и *Coptopsyllidae*. Все же остальные 8 подсемейств объединены в сем. *Stenophthalmidae*.

Этой классификации позднее придерживался Льюис (Lewis, 1998), однако он исключил сем. Coptosyllidae из сем. Hystrichosyllidae. В предложенной классификации отряда блох (Медведев, 1998) сем. Hystrichosyllidae не подразделялось на отдельные семейства. На наш взгляд, сем. Hystrichosyllidae включает роды блох, которые сформировались на различных этапах филогенеза в течение Кайнозоя. При этом затруднительно указать однозначные синапории не только для всего этого таксона в целом, но и для отдельных групп его родов с тем, чтобы выделить их в самостоятельные семейства (Медведев, 2006)

Подсем. Rhadinopsyllinae насчитывает 108 видов и 14 подвидов блох, что по объему несколько меньше подсем. Neopsyllinae (оно насчитывает 124 вида и 35 подвидов) и значительно меньше наиболее крупного подсем. Stenophthalminae (оно объединяет 238 видов и 181 подвидов). Подсем. Rhadinopsyllinae имеет голярктическо-неотропический ареал.

Можно выделить три группы морфологических особенностей блох рода *Rhadinopsylla* и подсем. Rhadinopsyllinae в целом: это, в частности, только им присущие аутапоморфии, другие уникальные особенности сформировавшихся в процессе редукции структур, и значительное число гомоплазий, которые отмечены за пределами подсемейства, но которые, тем не менее, составляют уникальную для этих таксонов комбинацию признаков.

Так, аутапоморфией подсем. Rhadinopsyllinae и рода *Rhadinopsylla* является характерная «исчерченность» (стриатум) наружной поверхности метэпимера, образованной микрогребнями кутикулы. Свообразными являются определенные черты полового диморфизма в строении межсусиковой стенки блох ряда подродов рода *Rhadinopsylla*. У самцов из других семейств дорсальная стенка головы между вершинами усиковых ямок образует впачивание или желобок, тогда как у самок она простая или равномерно утолщенная. У самцов блох подродов *Micropsylla*, *Ralipsylla* и *Rhadinopsylla* межсусиковая стенка, напротив, простая, тогда как у самок здесь расположен наружный желобок.

От других представителей сем. Hystrichosyllidae блохи род *Rhadinopsylla* отличаются строением булавы антенн: ее первых три членика слились, а число рецепторных волосков сокращено (Медведев, 1982). В заднегрудном сегменте у блох подсем. Rhadinopsyllinae редуцирован метаплевральный узел, а метаплевральный гребень разделен на две отдельные части. Кроме того, у блох подсем. Rhadinopsyllinae отмечаются укороченные дугообразные склериты над 2-м грудным дыхальцем, а также частичная редукция ряда структур заднегрудного сегмента: 2-й грудной соединительной пластинки, седла метастернита (оно представлено только парными отростками) и внутреннего гребня коксы задней пары ног.

Семь родов подсем. Rhadinopsyllinae подразделяются на три трибы: Corypsyllini (роды *Corypsylla* (3 вида) и *Nearctopsylla* (17 видов и 2 подвида)), Rhadinopsyllini (*Paratyphloceras* (1 вид) и *Trichopsylloides* (1 вид)), *Rhadinopsylla* (69 видов и 12 подвидов) и *Stenischia* (15 видов) и Wenzellini (род *Wenzella* (2 вида)). Большая часть

представителей подсем. Rhadinopsyllinae – 72 вида и подвида распространена в Палеарктике. В фауне Неарктической области известно 27 видов и подвидов. Из Карибской подобласти Неотропической области известно два вида рода *Wenzella*, выделяемого в самостоятельную трибу. Род *Rhadinopsylla* является, таким образом, самым крупным по объему родом подсем. Rhadinopsyllinae.

Можно предположить, что виды подсем. Rhadinopsyllinae исходно были связаны с обитателями лесной подстилки – насекомоядными и грызунами. В дальнейшем его представители перешли к паразитизму на животных, ведущих подземный образ жизни (кроты, слепыши, цокоры и аплодонтии), а также на животных открытых пространств (суслики и песчанки). Один вид – *Rhadinopsylla japonica* Sakaguti et Jameson, 1956 – паразитирует на японской летяге (*Pteromys momonga* Temminck, 1845). Западноамериканские эндемики – монотипные роды *Paratyphloceras* и *Trichopsylloides* – являются паразитами реликтовой бобровой белки (*Aplodontia rufa* (Rafinesque, 1817)) (Медведев, 2006, 2007).

Блохи рода *Rhadinopsylla* массово паразитируют в холодное время года (с осени до весны) на хомяковых, мышинных и полевочьих. При этом активность имаго блох у представителей другой трибы подсемейства – *Corypsyllini* – также отмечается преимущественно в холодное время года. Судя по приуроченности большей части эндемичных подродов и родов подсем. Rhadinopsyllini, можно предположить, что основным центром происхождения данной группы являлись Центрально- и Восточноазиатская подобласти Палеарктики. Так, в трибе Rhadinopsyllini эндемиком Восточно- и Центральноазиатской подобластей является крупный род *Stenischia* (14 видов). Род *Rhadinopsylla* представлен здесь не только видами крупного подрода *Actenophthalmus*, но 2 видами подрода *Micropsylloides*, также эндемичного для Центрально- и Восточноазиатской подобластей. К Центральноазиатской подобласти явно тяготеет род *Nearctopsylla*, представленный здесь 4 видами (кроме того, от 1 до 2 видов этого рода распространены в Восточноазиатской подобласти).

Блохи рода *Rhadinopsylla*: зоогеографический анализ и паразито-хозяйные отношения

Больше половины (47 из 78) видов и подвидов рода *Rhadinopsylla* было описано в середине прошлого века с 1923 по 1971 год. Последний из новых видов этого рода – блоха *Rhadinopsylla (Sinorhadinopsylla) eotaenomus* Liu et al., 2007. Род *Rhadinopsylla* подразделяется на 6 подродов, из которых наиболее крупный – голарктический подрод *Actenophthalmus* (47 видов и 5 подвидов). Его девять видов, а также еще два вида и один подвид подрода *Micropsylla* являются эндемиками Неарктической области. Палеарктическими являются большая часть видов подрода *Actenophthalmus*, а также представители подродов *Rhadinopsylla* (10 видов), *Ralipsylla* (2 вида и 3 подвида), *Micropsylloides* (2 вида) и *Sinorhadinopsylla* (6 видов).

Виды голарктического рода *Rhadinopsylla* относят к экологической группе «блох гнезда», которым свойственно находиться на хозяине лишь непродолжительное время, необходимое для насасывания крови. Блохи этой группы сохраняют связь с убежищем хозяина во все периоды жизни (Жовтый, 1966; Ващенко, 1988). В целом, виды рода *Rhadinopsylla* относятся к полигостальным (поликсенным) паразитам, которые способны обитать на широком круге хозяев (табл. 1). Многие из них приурочены к определенному ландшафту, где они используют в качестве прокормителей различных млекопитающих, ведущих сходный образ жизни. Большинство видов рода *Rhadinopsylla* обитает в ландшафтных зонах изменностей и предгорий, где они паразитируют преимущественно на грызунах – сусликах, песчанках, ряде видов полевок и мышей. Своеобразными видами являются паразит палестинского слепыша (*Spalax ehrenbergi* (Nehring, 1898)) – блоха *Rhadinopsylla* (*Rh.*) *golana* Lewis et Burt, 1973. На обыкновенном слепыше (*S. microphthalmus* Gueldenstaedt, 1770) обнаружена, вероятно, *Rh. (Actenophthalmus) pilosa* (Ioff et Tiflov, 1946).

По нашим данным, блохи 62 видов и 11 подвидов рода *Rhadinopsylla* найдены на 181 виде млекопитающих из 5 отрядов. Эти виды хозяев принадлежат к 67 родам из 15 семейств. Среди основных хозяев преобладают грызуны. В частности, виды рода обнаружены на 97 видах из 26 родов хомяковых, среди которых значительное число принадлежит к родам *Microtus* (18 видов) и *Meriones* (12 видов). Кроме того, среди грызунов хозяевами блох рода *Rhadinopsylla* отмечаются 13 видов из 5 родов мышиных (Muridae), 29 видов из 10 родов беличьих (Sciuridae) и 6 видов из 4 родов тушканчиковых (Dipodidae). Хозяевами блох рода *Rhadinopsylla* из других отрядов являются 11 видов пищух рода *Ochotona* (Ochotonidae), а также 11 видов из 4 родов землеройковых (Soricidae) и 6 видов из 4 родов кротовых (Talpidae).

При этом 11 неарктических видов рода *Rhadinopsylla* были отмечены на 51 виде хозяев (они принадлежат к 25 родам из 8 семейств 5 отрядов), а 60 палеарктических видов и подвидов рода *Rhadinopsylla* были обнаружены на 164 видах млекопитающих (они относятся к 52 родам из 13 семейств 4 отрядов).

В фауне Палеарктики известны 51 вид и 9 подвидов рода *Rhadinopsylla*, при этом несколько меньшая их часть распространена в ее западной части, а большая – в восточной. В Европейско-Сибирской, Восточно- и Центральноазиатских подобластях род *Rhadinopsylla* представлен равным количеством видов – по 17–18 видов в каждой. Подроды рода *Rhadinopsylla* распространены в Палеарктике следующим образом. В Центрально- и Восточноазиатской подобластях представлены 2 вида подрода *Micropsylloides* (*Rh. jaonis* Jordan, 1929 и *Rh. flattispina* Wu Wenzhen, Lie Meili et Cai Liyun, 1991), в Центральноазиатской – 2 вида подрода *Ralipsylla* (*Rh. li* Argypulo, 1941 и *Rh. semenovi* Argypulo, 1946) и 5 видов *Sinorhadinopsylla*. Судя по характеру распространения видов и подродов, расселение представителей рода *Rhadinopsylla* происходило тремя путями: по североазиатскому пути из северо-восточной части Палеарктики, по Берингийскому мосту, а также по восточно-центральноазиатско-турано-иранскому.

Таблица 1. Количество видов 6 подродов рода *Rhadinopsylla*, отмеченных на видах млекопитающих (в скобках) в Палеарктической иNearктической областях

Table 1. The number of species in 6 subgenera of the genus *Rhadinopsylla*, recorded on mammal species (in parentheses) in Palaearctic and Nearctic regions

Род млекопитающих	Nearктическая область		Палеарктическая область					Количество видов блох и хозяев
	<i>Actenophthalmus</i>	<i>Micropsylla</i>	<i>Actenophthalmus</i>	<i>Micropsylloides</i>	<i>Ralipsylla</i>	<i>Rhadinopsylla</i>	<i>Sinorhadinopsylla</i>	
Отряд Carnivora – Хищные								
Сем. Canidae – Псовые								
<i>Vulpes</i>			2(2)		1(2)	1(1)		4(2)
Сем. Mustelidae – Куньи								
<i>Martes</i>	1(1)		1(1)		1(1)			3(2)
<i>Meles</i>					1(1)			1(1)
<i>Mustela</i>	3(3)		5(6)		1(2)	2(1)		11(8)
<i>Spilogale</i>		1(1)						1(1)
<i>Vormela</i>						2(1)		2(1)
Отряд Lagomorpha – Зайцеобразные								
Сем. Leporidae – Зайцевые								
<i>Lepus</i>						1(1)		1(1)
Сем. Ochotonidae – Пищуховые								
<i>Ochotona</i>	1(1)		8(8)		1(2)			10(9)
Отряд Rodentia – Грызуны								
Сем. Geomyidae – Гоферовые								
<i>Thomomys</i>	1(1)	1(2)						1(3)
Сем. Heteromyidae – Мешотчатые прыгуны								
<i>Chaetodipus</i>		1(1)						1(1)
<i>Dipodomys</i>		1(2)						1(2)
Сем. Cricetidae – Хомяковые								
<i>Alticola</i>			6(5)		1(3)			7(5)
<i>Arvicola</i>			3(2)			2(2)		5(2)
<i>Myodes</i>	2(2)		16(4)		1(2)			19(5)
<i>Cricetulus</i>			10(5)	2(3)	2(3)	4(1)		18(5)

<i>Dinaromys</i>			1(1)				1(1)
<i>Ellobius</i>			1(1)		2(1)	1(1)	4(1)
<i>Eolagurus</i>			2(1)		1(1)		3(1)
<i>Eothenomys</i>			3(2)				3(2)
<i>Gerbillus</i>						3(4)	3(4)
<i>Lasiopodomys</i>			5(2)		1(1)		6(2)
<i>Lemmiscus</i>	1(1)	1(1)					2(2)
<i>Meriones</i>			7(3)		2(2)	5(10)	14(11)
<i>Mesocricetus</i>			1(1)			2(1)	3(1)
<i>Microtus</i>	3(2)	1(4)	19(11)	1(1)	1(2)	6(3)	31(17)
<i>Myospalax</i>			3(4)	1(3)	1(1)		5(4)
<i>Neotoma</i>	3(4)	1(2)					4(5)
<i>Onychomys</i>	2(1)	1(1)					3(1)
<i>Pachyuromys</i>						1(1)	1(1)
<i>Peromyscus</i>	2(3)	2(2)					4(4)
<i>Phenacomys</i>	1(1)						1(1)
<i>Phodopus</i>			5(2)				5(2)
<i>Phyllotis</i>	1(1)						1(1)
<i>Pitymys</i>			5(4)		1(1)		6(4)
<i>Psammomys</i>						1(1)	1(1)
<i>Reithrodontomys</i>		1(1)					1(1)
<i>Rhombomys</i>					1(1)	3(1)	4(1)
Сем. Dipodidae – Тушканчиковые							
<i>Allactaga</i>			2(1)		1(1)	3(2)	6(2)
<i>Dipus</i>			2(1)		1(1)		3(1)
<i>Jaculus</i>						1(1)	1(1)
Сем. Muridae – Мышиные							
<i>Apodemus</i>			15(7)		2(1)	5(2)	22(7)
<i>Micromys</i>			1(1)				(1)
<i>Mus</i>		1(2)	4(1)		1(1)	3(2)	9(3)
<i>Niviventer</i>			1(1)				1(1)
<i>Rattus</i>		1(1)	8(1)			1(1)	10(1)
Сем. Sciuridae – Беличьи							
<i>Petaurista</i>			1(1)				1(1)
<i>Pteromys</i>			1(2)				1(2)

Таблица 1. Продолжение

Table 1. Continuation

Род млекопитающих	Неарктическая область		Палеарктическая область					Количество видов блох и хозяев
	<i>Astenophthalmus</i>	<i>Micropsylla</i>	<i>Astenophthalmus</i>	<i>Micropsylloides</i>	<i>Ralipsylla</i>	<i>Rhadinopsylla</i>	<i>Sinorhadinopsylla</i>	
<i>Ammospermophilus</i>	1(1)							1(1)
<i>Cynomys</i>	1(2)							1(2)
<i>Marmota</i>			2(2)		1(4)			3(4)
<i>Sciurus</i>			1(1)					1(1)
<i>Spermophilopsis</i>						1(1)		1(1)
<i>Spermophilus</i>	1(2)	1(3)	6(3)	1(1)	2(4)	2(2)		13(10)
<i>Tamias</i>	1(2)	1(1)	2(1)		1(1)			5(3)
<i>Tamiasciurus</i>	2(1)	1(2)						3(2)
<i>Tamiops</i>							1(1)	1(1)
Сем. Spalacidae – Слепышовые								
<i>Nannospalax</i>			2(1)			1(1)		3(1)
<i>Spalax</i>			2(1)					2(1)
Сем. Zapodidae – Полутушканчиковые								
<i>Sicista</i>			1(1)					1(1)
Отряд Eulipotyphla – Насекомоядные								
Сем. Soricidae – Землеройковые								
<i>Blarina</i>	2(1)							2(1)
<i>Crocidura</i>			1(1)					1(1)
<i>Neomys</i>			2(2)					2(2)
<i>Sorex</i>	1(1)	1(1)	5(6)					7(8)
Сем. Talpidae – Кротовые								
<i>Euroscaptor</i>				1(1)				1(1)
<i>Scaptochirus</i>				1(1)				1(1)
<i>Talpa</i>			6(3)					6(3)
<i>Urotrichus</i>			2(1)					2(1)
Всего видов блох (хозяев)	9(31)	1(27)	41(103)	2(10)	1(40)	10(41)	1(1)	62(181)

Значительная часть видов рода *Rhadinopsylla* характеризуется относительно узкими ареалами в границах 1–2 зоогеографических подобластей или провинций, среди которых можно выделить 8 основных типов (табл. 2). Из 51 вида около 20 распространены в Восточно- и Центральноазиатских подобластях, 15 видов – в Европейско-Средиземноморских, 8 – в Европейско-Сибирско-Азиатских, 3 вида — в Сибирско-Азиатских и 6 видов – в Турано-Иранской и Центральноазиатской подобластях.

В фаунеNearктики количество видов рода *Rhadinopsylla* возрастает от юга к северу области, что, возможно, также указывает о берингийском характере их распространения в прошлом. Канадский ареал имеют паразиты бурундуковых белок и лесных хомяков – блохи *Rhadinopsylla (Actenophthalmus) arborea* Smit, 1957, *Rh. (A.) difficilis* Smit, 1957, *Rh. (A.) linta* Smit, 1957 и *Rh. (A.) media* Smit, 1957. Еще один вид, *Rh. (Micropsylla) rauschi* Holland, 1979, паразитирует на белоногих хомячках (род *Peromyscus*). Восточноамериканский ареал известен у паразитов сусликов – блохи *Rhadinopsylla fraternal* (Baker, 1895). На листоухих хомячках (рода *Phyllotis*) и серых полевках паразитирует блоха *Rhadinopsylla orama* Smit, 1957 (Медведев, 2000).

В фауне России род *Rhadinopsylla* известен по 15 видам с 7 типами ареалов. В пределах всей территории распространен только один вид – *Rh. (Actenophthalmus) acuminata* Ioff et Tiflov, 1946. Шесть видов фауны России имеют центральноазиатско-туранские ареалы, а еще пять видов – центрально-восточноазиатские. Три вида обитают на территории России в ее центральной и восточной частях, а еще три – в восточной (Медведев, 2013а, б).

Таблица 2. Типы и подтипы ареалов 51 вида и 9 подвидов блох рода *Rhadinopsylla* фауны Палеарктики

Table 2. Types and subtypes of ranges of 51 flea species and 9 subspecies of the genus *Rhadinopsylla* of the Palaearctic fauna

Тип и подтипы ареалов	Виды блох
1. Транспалеарктические	
1.1. Европейско-Сибирские	
1.1.1. Европейско-Сибирский	<i>Rh. (Actenophthalmus) aspalacis</i>
1.2. Европейско-Сибирско-Азиатские	
1.2.1. Европейско-Сибирско-Восточноазиатские	<i>Rh. (A.) integella</i>
1.2.2. Европейско-Сибирско-Центральноазиатские	<i>Rh. (A.) altaica, Rh. (Ralipsylla) li</i>
2. Западно-Палеарктические	
2.1. Европейские	
2.1.2. Европейские	<i>Rh. (A.) acuminata, Rh. (A.) caucasica, Rh. (R.) li li, Rh. (A.) mesa, Rh. (A.) pentacantha, Rh. (A.) pilosa, Rh. (A.) strouhali</i>
2.2. Европейско-Азиатские (несибирские)	
2.2.1. Европейско-Туранско-Иранские	<i>Rh. (Rh.) ucrainica</i>
2.3. Европейско-Средиземноморские	
2.3.1. Европейско-Западноевропейские	<i>Rh. (A.) isacantha, Rh. (A.) mesoides</i>

Таблица 1. Продолжение

Table 1. Continuation

Типы и подтипы ареалов	Виды блох
2.4. Средиземноморские	
2.4.1. Восточносредиземноморские	<i>Rh. (A.) bureschi</i> , <i>Rh. (A.) dolomydis</i> , <i>Rh. (A.) hoogstraali</i> , <i>Rh. (A.) sobrina</i> , <i>Rh. (Rh.) golana</i> , <i>Rh. (Rh.) syriaca</i>
2.4.2. Западносредиземноморские	<i>Rh. (Rh.) beillardae</i> , <i>Rh. (Rh.) eivissensis</i>
2.4.2. Западно- Восточносредиземноморские	<i>Rh. (Rh.) masculana</i>
3. Западно-Центральнопалеарктические	
3.1. Европейско-Азиатские (несибирские)	
3.1.1. Европейско-Туранско- Центральноазиатские	<i>Rh. (Rh.) cedestis</i>
3.1.2. Европейско- Центральноазиатские	<i>Rh. (A.) ioffi</i>
4. Восточнопалеарктические	
4.1. Азиатские (несибирские)	
4.1.1. Восточноазиатские	<i>Rh. (A.) alphabetica</i> , <i>Rh. (A.) attenuata</i> , <i>Rh. (A.) biconcava</i> , <i>Rh. (A.) biloba</i> , <i>Rh. (A.) concava</i> , <i>Rh. (Micropsylloides) flattispina</i> , <i>Rh. (A.) japonica</i> , <i>Rh.</i> <i>(A.) ohnoi</i> , <i>Rh. (A.) rhigalea</i> , <i>Rh. (A.) stenofrontia</i> , <i>Rh.</i> <i>(A.) valenti</i> , <i>Rh. (A.) dahurica vicinoides</i>
4.1.2. Восточно- Центральноазиатские	<i>Rh. (A.) dives</i> , <i>Rh. (A.) insolita</i> , <i>Rh. (M.) jaonis</i> , <i>Rh. (A.) tenella</i>
4.1.3. Центральноазиатские	<i>Rh. (A.) accola</i> , <i>Rh. (A.) caicae</i> , <i>Rh. (A.) dahurica</i> <i>diclinica</i> , <i>Rh. (Sinorhadinopsylla) leii</i> , <i>Rh. (R.) li murium</i> , <i>Rh. (R.) semenovi</i> , <i>Rh. (A.) dahurica sila</i> , <i>Rh. (A.) dahurica tjanschan</i> , <i>Rh. (R.) li ventricosa</i> , <i>Rh. (A.) dahurica vicina</i>
5. Центрально-Восточнопалеарктические	
5.1. Азиатско-Сибирские	
5.1.1. Сибирско-Восточно- Центральноазиатские	<i>Rh. (A.) dahurica</i>
5.1. Сибирско-Центральноазиатские	<i>Rh. (A.) pseudodahurica</i>
6. Сибирские	
6.1. Сибирские	<i>Rh. (A.) rothschildi</i> , <i>Rh. (R.) li transbaikalica</i>
7. Центрально-Палеарктические	
7.1. Азиатские (несибирские)	
7.1.1. Центральноазиатско- Туранские	<i>Rh. (A.) angusta</i> , <i>Rh. (Rh.) bivirgis</i>
8. Центральнопалеарктическо-Туранские	
8.1. Азиатские (несибирские)	
8.1.1. Иранские	<i>Rh. (A.) alticolae</i> , <i>Rh. (A.) kullmanni</i>
8.1.2. Туранские	<i>Rh. (A.) altifrons</i> , <i>Rh. (Rh.) socia</i>

**Блохи рода *Rhadinopsylla*:
значение как переносчиков и хранителей чумной инфекции
в природных очагах чумы**

На территории стран бывшего СССР расположено 45 природных очагов чумы (Природные..., 2004; Кадастр..., 2016). Среди них естественная инфицированность возбудителем чумы у блох рода *Rhadinopsylla* к настоящему времени зарегистрирована на территории 22 очагов.

В Приараксинском низкогорном очаге основным носителем чумного микроба является песчанка Виноградова (*Meriones vinogradovi* Heptner, 1931), основными переносчиками – блохи *Xenopsylla conformis* (Wagner, 1903) и *Nosopsyllus iranus* Argyropulo, 1935, а одним из второстепенных переносчиков – блоха *Rhadinopsylla cedeatis* Rothschild, 1913. В Закавказском равнинно-предгорном очаге основной носитель – это ливийская песчанка (*Meriones libicus* (Lichtenstein, 1823)), основные переносчики – блохи *Xenopsylla conformis* и *Nosopsyllus laeviceps* (Wagner, 1909), а второстепенные – *Rhadinopsylla cedeatis* и *Rh. ucrainica* Wagner et Argyropulo, 1934. В Закавказском высокогорном очаге основным носителем считается обыкновенная полевка (*Microtus arvalis* (Pallas, 1778)), а основными переносчиками – блохи *Callopsylla caspia* (Ioff et Argyropulo, 1934) и *Nosopsyllus consimilis* (Wagner, 1898). В эпизоотический процесс здесь вовлекаются еще восемь видов блох, среди которых отмечена *Rhadinopsylla caucasica* Argyropulo, 1941.

В Дагестанском (Восточно-Кавказском) высокогорном очаге к основным носителям чумы относят обыкновенную полевку, к основным переносчикам – блоху *Callopsylla caspia* (Ioff et Argyropulo, 1934), как одному из второстепенных – *Rhadinopsylla caucasica*. В Центрально-Кавказском высокогорном очаге основной носитель – это горный суслик (*Spermophilus musicus* (Menetries, 1832)), основной переносчик – блоха *Citellophilus tesquorum ciscaucasicus* (Ioff, 1936). Блоха *Rhadinopsylla li li* в эпизоотии вовлекается спорадически.

В Прикаспийском песчаном очаге основным носителем является полуденная песчанка (*Meriones meridianus* (Pallas, 1773)), основным переносчиком считается *Nosopsyllus laeviceps* (Wagner, 1909). Кроме него, циркуляция возбудителя в очаге поддерживается рядом видов блох, среди которых отмечается и *Rhadinopsylla cedeatis*.

В Волго-Уральском песчаном очаге предполагают наличие двух видов основных носителей чумы – полуденную и гребенщикovou (*M. tamariscinus* (Pallas, 1773)) песчанок. К основным переносчикам относят блох *Xenopsylla conformis* и *Nosopsyllus laeviceps*, к второстепенным – *Rhadinopsylla bivirgata* Rothschild, 1913 и *Rh. cedeatis* Rothschild, 1913.

В семи пустынных среднеазиатских природных очагах Средней Азии и Казахстана (Урало-Эмбинском, Мангышлакском, Устюртском, Северо-Приаральском, Приарало-Каракумском, Каракумском и Таукумском) основной носитель чумы – это большая песчанка (*Rhombotus opimus* (Lichtenstein, 1823)). Основные переносчики (с вариация-

ми в доминировании тех или иных видов в отдельных очагах) – это блохи *Xenopsylla gerbilli caspica* Ioff, 1950, *X. g. gerbilli* (Wagner, 1903), *X. gerbilli iminax* Jordan, 1926, *X. hirtipes* Rothschild, 1913, *X. c. conformis* (Wagner, 1903), *X. skrjabini* Ioff, 1930, *X. nuttalli* Ioff, 1930 и *Nosopsyllus laeviceps*. Однако во всех этих очагах в числе второстепенных или случайных переносчиков указывается блоха *Rhadinopsylla cedestis*.

Биоценотическая структура Кызылкумского пустынного очага несколько сложнее, чем у семи отмеченных выше. Здесь, кроме большой песчанки, основными носителями полагают также ливийскую и полуденную песчанок, основными переносчиками – блох *Xenopsylla skrjabini*, *X. hirtipes*, *X. gerbilli caspica*, *X. g. gerbilli* и *X. g. minax*, а второстепенными переносчиками – *Rhadinopsylla cedestis* и *Rh. socia*. В Копетдагском пустынном очаге основные носители – это большая и ливийская песчанки, основные переносчики – блохи *Xenopsylla g. gerbilli*, *X. nuttalli* и *N. laeviceps*, а второстепенный переносчик – *Rhadinopsylla cedestis*.

В Гиссарском высокогорном очаге основным носителем считается памирская полевка (*Microtus juldaschi* (Severtzov, 1879)), основными переносчиками – блохи *Callopsylla caspia*, *Frontopsylla glabra* vara Mikulin, 1960, *Amphipsylla ph. phaiomydis* Ioff, 1946 и *Neopsylla pleskei ariana* Ioff, 1946. Также в циркуляции возбудителя принимает участие блоха *Rhadinopsylla altifrons* Labunets et Kafarskaya, 1961. В Тянь-Шаньском высокогорном очаге чумы основной носитель – это серый сурок (*Marmota baibacina* (Kastschenko, 1899)), основные переносчики – блохи *Citellophilus lebedewi princeps*, *Oropsylla silantiewi crassa* и *Rhadinopsylla li ventricosa*, а второстепенные – *Rh. angusta* и *Rh. dahurica*.

Циркуляция возбудителя чумы в Алайском природном очаге поддерживается популяциями красного сурка (*Marmota caudata* (Geoffroy, 1844)) и его массовых видов паразитов – блох *Oropsylla silantiewi crassa*, *Citellophilus lebedewi princeps* (Ioff, 1946) и *Rhadinopsylla li ventricosa* Ioff et Tiflov, 1946.

В Горно-Алтайском (Сайлюгемском) очаге ранее выделялся только алтайский подвид чумного микроба, основным носителем которого являлась монгольская пищуха (*Ochotona pallasi* (Gray, 1867)), а основными переносчиками – блохи *Paradoxopsyllus scorodumovi* Scalon, 1935, *Rhadinopsylla d. dahurica*, *Amphalius runatus* (J. et R., 1923), *Frontopsylla hetera* Wagner, 1933 и *Stenophyllus hirticrus* (J. et R., 1923). Начиная с 2012 г., в пределах территории этого очага регистрируется и основной подвид чумного микроба, который более тесно связан с серым сурком и блохой *Oropsylla silantiewi*. Зверьки и блохи других видов в этом очаге заражены значительно реже. Так, единичные культуры чумного микроба основного подвида были изолированы от блохи *Rhadinopsylla li transbaikalica* в 2017 г. (Корзун и др., 2017), а от блохи *Rh. dahurica* – в 2019 г. (В. М. Корзун – личное сообщение). В Тувинском горном очаге чумы основной носитель – это длиннохвостый суслик (*Urocitellus undulates* (Pallas, 1778)), основной переносчик – блоха *Citellophilus tesquorum*, дополнительный переносчик – *Rhadinopsylla li transbaikalica* (Галацевич, 2018).

В Забайкальском степном очаге чумы основными носителями являются тарбаган (*Marmota sibirica* (Radde, 1862)) и даурский суслик (*Spermophilus dauricus* (Brandt,

1843)), основными переносчиками – блохи *Oropsylla silantiewi* и *Citellophilus tesquorum* (Голубинский и др., 1987), второстепенным – *Rhadinopsylla rothschildi* (Вершинин, 1993).

По данным Айкимбаева и соавторов (1987), в семи из 13 автономных очагов чумы, выделяемых в составе общего Среднеазиатского пустынного очага чумы, спонтанная инфицированность чумным микробом зарегистрирована у двух представителей рода *Rhadinopsylla*. Так, блоха *Rh. cedeitis* отмечалась как переносчик в Урало-Эмбинском, Мангышлакском, Устюртском, Северо-Приаральском, Приаральско-Каракумском, Каракумском и Кызылкумском очагах, а блоха у *Rh. socia* – в Приаральско-Каракумском и Кызылкумском.

В сводке Каримовой и Неронова (2007) на территории Палеарктики выделены 58 природных очагов чумы. В 26 очагах доказано то или иное участие блох *Rhadinopsylla* в эпизоотическом процессе. В трех высокогорных очагах, Тянь-Шаньском, Алайском и Горно-Алтайском, виды этого рода отнесены к группе основных переносчиков чумы. В Тянь-Шаньском и Алайском – это блоха *Rh. li ventricosa*, в Горно-Алтайском – *Rh. dahurica*. Еще в 23 очагах представители этого рода считаются второстепенными или эпизодическими переносчиками.

В качестве второстепенных переносчиков блохи рода *Rhadinopsylla* вовлекаются в эпизоотический процесс еще в четырех очагах чумы (Каримова, Неронов, 2007). В Ирано-Афганском очаге основные носители чумного микроба – это персидская (*Meriones persicus* (Blanford, 1875)), ливийская и большая песчанки, а также желтый суслик (*Spermophilus fulvus* (Lichtenstein, 1823)). Основными же переносчиками, как и в других очагах песчаночьего типа, являются преимущественно блохи *Xenopsylla nuttalli*, *X. gerbilli* и *X. conformis*. Кроме того, спонтанно зараженными чумой в природе отмечены блоха *Nosopsyllus laeviceps*, а также *Neopsylla setosa*, паразитирующая на суслике. Блоха *Rhadinopsylla bivirgis* обнаружена инфицированной на этой территории чумным микробом осенью и зимой.

Еще три очага, где в эпизоотический процесс включаются блохи рода *Rhadinopsylla*, полностью или частично находятся на территории Китая. В природном очаге чумы Восточного Тянь-Шаня основными носителями считаются серый сурок и длиннохвостый суслик (*Urocitellus undulatus* (Pallas, 1778)), основными переносчиками – блохи *Oropsylla silantiewi* и *Citellophilus tesquorum*, а второстепенным переносчиком – *Rhadinopsylla li ventricosa* (Каримова, Неронов, 2007). В обширном Цинхай-Тибетском природном очаге чумы (включающем в себя, несомненно, более десяти самостоятельных природных очагов чумы) основным носителем является гималайский сурок (*Marmota himalayana* (Hodgson, 1841)), основными переносчиками – блохи *Callopsylla dolabris* (J. et R., 1911) и *Oropsylla silantiewi*, а второстепенными – ряд других видов, включая *Rhadinopsylla li ventricosa*. И, наконец, в очаге чумы Внутренней Монголии (Замын-Удский – на территории Монголии, Эрлянский – в пределах Китая) основным носителем считается монгольская песчанка (*Meriones unguiculatus* (Milne-Edwards, 1867)), основными переносчиками – блохи *Xenopsylla c. conformis*, *Nosopsyllus laeviceps*

и *Neopsylla pleskei orientalis* Ioff et Argyropulo, 1934. Кроме этих трех видов, в эпизоотии в данном очаге вовлекаются блохи *Rhadinopsylla dives*, *Rh. insolita* Jordan, 1929 и *Rh. tenella* Jordan, 1929 (Atlas..., 2000).

В большинстве природных очагов чумы в Монголии основным носителем выступает тарбаган (*Marmota sibirica* (Radde, 1862)) (Вержуцкий, Адыясурэн, 2019). Как отмечалось выше, представители рода *Rhadinopsylla* относятся к экологической группе «блох гнезда». Так, из субстратов 256 гнезд тарбагана на территории Баян-Хонгорского аймака за период с 1968 по 2008 г. было выбрано 13239 блох (индекс обилия 51.7), из них 12466 особей (94.3 %) были определены как *Oropsylla silantiewi*. При этом только 4 экземпляра (0.03 %) принадлежали к роду *Rhadinopsylla* и, в частности, к видам *Rh. dahurica* (три особи) и *Rh. li li* (один экземпляр) (Бямбаа и др., 2017). Эти данные свидетельствуют о том, что в тех эпизоотиях, где тарбаган является основным носителем, участие в переносе возбудителя чумы видов рода *Rhadinopsylla* может быть только случайным.

В очагах чумы Нового Света (запад США) зарегистрирована естественная зараженность чумой двух видов рода *Stenistomera* – блох *S. alpine* (Baker, 1895) и *S. macrodactyla* Good, 1942 из подсем. Anomiopsyllinae, экологически сходного с родом *Rhadinopsylla* (Pratt et al., 1993).

Особенности экологии и взаимоотношения с возбудителем чумы отдельных видов блох рода *Rhadinopsylla*

Естественная зараженность возбудителем чумы в природе установлено у 15 видов и 3 подвидов блох рода *Rhadinopsylla* (Природные..., 2004; Каримова, Неронов, 2007; Гончаров и др., 2013; Кадастр..., 2016; Dubyanskiy, Yeszhanov, 2016). Их краткая характеристика как переносчиков чумы приведена ниже. Кроме уже упомянутых выше и приведенных по тексту ссылок в этом разделе использованы некоторые данные о паразито-хозяйинных связях и распространении видов, опубликованные нами ранее (Котти, 2018).

1. *Rhadinopsylla (Actenophthalmus) altaica* (Wagner, 1901).

Тип ареала: Европейско-Сибирско-Азиатский, или Европейско-Сибирско-Центральноазиатский. Ареал: Россия – Алтай, Тува и Саяны; Монголия – Монгольский Алтай, Хангай, котловина Больших Озер, Дархатская котловина (Гончаров и др., 1989). Хозяева: паразит пищух (род *Ochotona*) и грызунов. В общей сложности блохи этого вида отмечены на мелких млекопитающих 16 видов 9 родов: *Ochotona* (Ochotonidae); *Alticola*, *Clethrionomys*, *Lasiopodomys*, *Meriones*, *Microtus*, *Eolagurus* (Cricetidae) и *Apodemus* (Muridae); *Sorex* (Soricidae).

Инфицированность возбудителем чумы выявлена в Горном Алтае в сентябре 1981 г. с выделением двух штаммов. Блохи *Rh. altaica* собраны из входов нор монгольской пищухи и очесаны с ее зверьков (Машковский, Елистратова, 1984). За период с 1981-го по 2013 г. от *Rh. altaica* в этом очаге всего было изолировано 5 штаммов чумного микроба (Горно-Алтайский..., 2014).

2. *Rh. (A.) altifrons* Labunets et Kafarskaya, 1961.

Тип ареала: Азиатский (внесибирский), Туранский. Ареал: Памиро-Алай (Гиссарский хребет). Хозяин: арчовая полевка (*Pitymys carruthersi* (Thomas, 1909)).

Инфицированность возбудителем чумы: в Гиссарском очаге этот вид играет роль второстепенного переносчика чумы. За период с 1970 по 1991 г. от блох данного вида, собранных из гнезд арчовой полевки, изолировано 6 штаммов чумного микроба (Слудский, 1998).

3. *Rh. (A.) angusta* Tiflov, 1937.

Тип ареала: Азиатский (внесибирский), Центральноазиатско-Туранский. Ареал: Тянь-Шань, Киргизия и Казахстан (Иофф и др., 1965). Хозяева: блоха полевок родов *Strenocranius* и *Myodes* в лесах и на лугах.

Инфицированность возбудителем чумы: участвует в циркуляции возбудителя чумы в Тянь-Шаньском высокогорном очаге (Кадастр..., 2016).

4. *Rh. (A.) dahurica* Jordan et Rothschild, 1923.

Тип ареала: Азиатско-Сибирский, Сибирско-Восточно-Центральноазиатский. Ареал: Россия – Зауралье, Западная Сибирь, Тува, Предбайкалье и Забайкалье; Монголия – Котловина Больших Озер, Монгольский Алтай, Хангай и Хэнтей; Китай – Внутренняя Монголия и Тибет (Иофф и др., 1965; Гончаров и др., 1989). Хозяева: *Rh. dahurica* в общей сложности обнаружена на 50 видах млекопитающих 19 родов семи семейств из трех отрядов. Среди них 23 вида хомяковых родов *Microtus*, *Alticola*, *Cricetulus*, *Phodopus*, *Pitymys*, *Meriones*, *Lasiopodomys*, *Myospalax* и *Eolagurus*, 6 видов беличьих родов *Marmota*, *Spermophilus* и *Tamias*, 2 вида тушканчиковых родов *Allactaga* и *Dipus*, а также 7 видов пищух рода *Ochotona*.

5. *Rh. (A.) d. dahurica* Jordan et Rothschild, 1923.

Тип ареала: Азиатско-Сибирский, Сибирско-Центральноазиатский. Ареал: Россия – Предбайкалье, Забайкалье и Тува; Монголия – Котловина Больших Озер, Монгольский Алтай. Хозяева: отмечен на 4 видах пищух рода *Ochotona* и 20 видах различных грызунов из родов *Microtus*, *Meriones*, *Alticola*, *Myospalax*, *Cricetulus* и *Lasiopodomys* (Cricetidae); *Spermophilus*, *Marmota* и *Tamias* (Sciuridae); *Dipus* и *Allactaga* (Dipodidae), а также *Apodemus* (Muridae). В Горном Алтае паразитирует на 11 видах грызунов и 3 видах рода *Ochotona*, чаще встречается на монгольской пищухе.

Инфицированность возбудителем чумы: за период с открытия Горно-Алтайского природного очага по 1983 г. от этого вида выделено 83 культуры чумного микроба (Машковский, Елистратова, 1984). По более современным данным, за период с 1961 по 2013 г. от *Rh. d. dahurica* получено 176 изолятов чумного микроба, что составляет 8.9 % всех выделенных от блох штаммов возбудителя чумы (Горно-Алтайский..., 2014). Из блох *Rh. d. dahurica*, собранных на территории Баян-Ульгийского аймака Монголии, также выделены культуры чумы (Васильев, Горбачева, 1961).

6. *Rh. (A.) dives* Jordan, 1929.

Тип ареала: Азиатский (внесибирский), Восточно-Центральноазиатский. Ареал: Южная Маньчжурия (Иофф, Скалон, 1954). Хозяева: вид встречен на хомячках и пес-

чанках родов *Cricetulus*, *Phodopus* и *Meriones* (Cricetidae), а также на сусликах родов *Spermophilus* и *Citellus* (Sciuridae).

Инфицированность возбудителем чумы: является второстепенным переносчиком чумы в Эрлянском природном очаге чумы в провинции Внутренняя Монголия КНР (The Atlas..., 2000).

7. *Rh. (A.) insolita* Jordan, 1929.

Тип ареала: Азиатский (внесибирский), Восточноазиатско-Центральноазиатский. Ареал: Центральной Азии, Северо-Восточный Китай, Приамурье и Корея. Хозяева: обнаружен на 10 видах луговых и степных грызунов 8 родов: *Cricetulus*, *Phodopus* и *Meriones* (Cricetidae); *Apodemus*, *Rattus* и *Mus* (Muridae); *Tamias* и *Spermophilus* (Sciuridae).

Инфицированность возбудителем чумы: отмечена как один из основных переносчиков чумы в Китае в Эрлянском природном очаге (Никитин и др., 2009).

8. *Rh. (A.) caucasica* Argyropulo, 1941.

Тип ареала: Европейский. Ареал: Большой и Малый Кавказ, Центральное Предкавказье, Джавахетско-Армянское нагорье и восток Малой Азии (Тифлов и др., 1977). Хозяева: паразит обыкновенной и кустарниковой полевки. Всего блохи *Rh. caucasica* были обнаружены на 8 видах грызунов и насекомоядных 6 родов: *Pitymys*, *Microtus* и *Arvicola* (Cricetidae); *Mesocricetus* и *Rattus* (Muridae); *Neomys* (Soricidae).

Инфицированность возбудителем чумы: отмечена зараженность блох *Rh. caucasica* чумой в Дагестане и Азербайджане (Абдурахманов и др., 1978; Гончарова и др., 2013).

9. *Rh. (A.) rothschildi* Ioff, 1935.

Тип ареала: Сибирский. Ареал: южные районы Средней и Восточной Сибири и север Дальнего Востока. Хозяева: паразитирует преимущественно на степных грызунах. В общей сложности блохи этого вида были собраны с 19 видов грызунов, пищух и насекомоядных 14 родов: *Mesechinus* (Erinaceidae); *Ochotona* (Ochotonidae); *Alticola*, *Microtus*, *Lasiopodomys*, *Meriones*, *Cricetulus*, *Clethrionomys*, *Phodopus* и *Ellobius* (Cricetidae); *Spermophilus* и *Marmota* (Sciuridae); *Rattus* (Muridae) и *Allactaga* (Dipodidae).

Инфицированность возбудителем чумы: выделялся от блох этого вида в Забайкальском природном очаге (Вершинин, 1993).

В семи опытах по изучению векторной активности этого вида, проведенных в 1979–1987 г. в Забайкальском природном очаге чумы, было изучено 890 блох. Большая часть опытов осуществлена с заражением и подкормками блох на полевке Брандта (*Lasiopodomys brandtii* (Radde, 1861)). Образование блока преджелудка наблюдали с 3-го по 53-й день от заражающего кормления. Доля блох, у которых формировался блок, по группам колебалась от 2.1 до 5.7 %. Частичный блок преджелудка регистрировался в разных опытах в диапазоне от 1.9 до 12.5 % блох от числа зараженных. Отмечена передача инфекции интактным зверькам, как при групповых подкормках, так и при подсаживании на них 1–3 «блокированных» особей (Ган и др., 1990).

10. *Rh. (A.) tenella* Jordan, 1929.

Тип ареала: Азиатский (внесибирский), Восточноазиатско-Центральноазиатский. Ареал: Южная Маньчжурия (Иофф, Скалон, 1954). Хозяева: обнаружен в гнездах хомячков и мышей 9 видов из 7 родов – *Cricetulus*, *Phodopus* и *Meriones* (Cricetidae); *Apodemus*, *Rattus* и *Mus* (Muridae); *Spermophilus* (Sciuridae).

Инфицированность возбудителем чумы: отмечено вовлечение в эпизоотический процесс блох *Rh. tenella* в провинции Внутренняя Монголия КНР в Эрлянском природном очаге чумы (The Atlas..., 2000).

11. *Rh. (Rhadinopsylla) bivirgis* Rotschild, 1913.

Тип ареала: Азиатский (внесибирский), Центральноазиатско-Туранский. Ареал: Северо-Западный Прикаспий, Нижнее Поволжье, Средняя Азия и Казахстан. Хозяева: паразит песчанок, а также других грызунов 8 видов из 8 родов – *Meriones*, *Rhombomys*, *Microtus*, *Ellobius* и *Cricetulus* (Cricetidae); *Mus* и *Apodemus* (Muridae); *Allactaga* (Dipodidae).

Инфицированность возбудителем чумы: входит в число второстепенных переносчиков чумы в Ирано-Афганском очаге (Каримова, Неронов, 2007). Относится к второстепенным или случайным переносчикам чумы в Волго-Уральском песчаном очаге (Кадастр..., 2016).

12. *Rh. (Rh.) cedeſtis* Rotschild, 1913.

Тип ареала: Европейско-Азиатский (внесибирский), Европейско-Туранско-Центральноазиатский. Ареал: Кавказ, Казахстан, Средняя и Центральная Азия. На Кавказе вид распространен на Армянском нагорье и Приараксинских хребтах и котловинах (Котти, 2014). Хозяева: блоха песчанок и других грызунов 16 видов из 10 родов – *Meriones*, *Rhombomys*, *Microtus*, *Cricetulus* и *Mesocricetus* (Cricetidae); *Spermophilus* и *Spermophilopsis* (Sciuridae); *Allactaga* и *Alactagulus* (Dipodidae); *Apodemus* (Muridae).

В пределах Среднеазиатского пустынного очага чумы встречается повсеместно (Айкимбаев и др., 1987). В Армении при обследовании девяти юго-восточных и центральных районов республики с 1954 по 1958 г. с разных мелких млекопитающих и из их убежищ собрано 12550 блох, из которых 144 особи были блохой *Rh. cedeſtis*. Среди них 131 особь собрана с песчанки Виноградова и из ее гнезд, 10 особей собраны с малоазийской песчанки и три особи встречены на персидской песчанке (Аветисян, 1959). Во время обследования в 1956–1958 г. северо-западных районов республики с мелких млекопитающих и их убежищ собрано 51815 блох, из которых 6 особей рассматриваемого подвида найдены на высоте 2900 м над ур. м. в гнезде переднеазиатского хомяка (*Mesocricetus auratus* (Waterhouse, 1839)) (Оганесян, 1960). В Нахичеванской АССР в 1955–1956 г. с мелких млекопитающих и их убежищ было собрано 23524 блохи, среди которых 441 экземпляр был определен как *Rh. cedeſtis*. Из них 388 особей (94.4 %) собраны с песчанки Виноградова, из входов ее нор и из гнезд (Шашникова, Исаева, 1961).

Инфицированность возбудителем чумы: блоха *Rh. cedeatis* достаточно широко привлекается в эпизоотии, но ее роль можно оценить в большинстве очагов как случайную. Однако в некоторых случаях *Rh. cedeatis* может принимать участие в поддержании эпизоотического процесса как второстепенный переносчик. В Западной Туркмении при проведении в 1953–1954 г. специальных исследований по выявлению эпизоотического значения блох, среди 132 штаммов чумы 69 пришлось на *Xenopsylla conformis*, 32 – *X. hirtipes*, 8 – *Nosopsyllus laeviceps* (Wagner, 1909), по 6 культур изолировано от *Xenopsylla nuttalli* и *Coptopsylla lamellifer* (Wagner, 1895), 4 культуры – от *Rhadinopsylla cedeatis* и 7 культур – от блох других видов (Микулин и др., 1960).

Спонтанная инфицированность чумным микробом у данного вида зарегистрирована в пределах 7 из 13 автономных очагов Среднеазиатского пустынного очага: в Урало-Эмбинском, Мангышлакском, Устюртском, Северо-Приаральском, Приаральско-Каракумском, Каракумском и Кызылкумском (Айкимбаев и др., 1987).

13. *Rh. (Rh.) socia* Wagner, 1930.

Тип ареала: Азиатский (внесибирский), Туранский. Ареал: Средняя Азия и Казахстан. Хозяева: паразит песчанок родов *Rhombomys* и *Gerbillus*.

Инфицированность возбудителем чумы: спонтанная инфицированность чумным микробом зарегистрирована в Приаральско-Каракумском и Кызылкумском очагах Среднеазиатского пустынного очага чумы (Айкимбаев и др., 1987).

14. *Rh. (Rh.) ucrainica* Wagner et Argyropulo, 1934.

Тип ареала: Европейско-Азиатский (внесибирский), Европейско-Турано-Иранский. Ареал: Восточная Европа, Кавказ, Передняя и Средняя Азия. В пределах Кавказа ареал занимает Предкавказье, Кура-Араксинскую низменность, предгорья Большого и Малого Кавказа (Котти, 2014). Хозяева: блоха песчанок и полевок в полупустынях и степях, обнаружена на зайцевых и грызунах 17 видов из 11 родов – *Lepus* (Leporidae); *Meriones*, *Microtus*, *Mesocricetus*, *Cricetulus* и *Arvicola* (Cricetidae); *Apodemus*, *Rattus* и *Mus* (Muridae); *Allactaga* (Dipodidae) и *Spermophilus* (Sciuridae).

Лабунец (1961), анализируя фауну блох Дагестана, сообщает, что из 141 собранных особей этого вида 61 экземпляр обнаружен на общественной полевке и в ее гнезде, 79 экземпляров – на суслике и в его норах и один экземпляр снят с желтогорлой мыши (*Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834)). Брюханова (1961) систематизировала материалы по очесу 1283 особей 9 видов хищных млекопитающих фауны Предкавказья (Дагестан и юг Ставропольского края). Среди них блоха *Rh. ucrainica* наиболее часто отмечалась на ласке (*Mustela nivalis* (L., 1766)) – с 45 ласок было собрано 22 особи этого вида.

В Армении при обследовании девяти районов республики в 1954–1958 г. с разных мелких млекопитающих и их убежищ собрано 12550 блох, из которых только семь особей относились к *Rh. ucrainica*. При этом шесть экземпляров были собраны с песчанки Виноградова и из ее гнезд, а одна особь найдена на малоазийской песчанке (Аветисян, 1959).

Инфицированность возбудителем чумы: в Азербайджане при обследовании территории республики в 1953–1958 г. получено 580 культур возбудителя чумы. При этом

эпизоотии чумы были связаны преимущественно с краснохвостой песчанкой (92.8 % изолятов от мелких млекопитающих). Основными переносчиками в очагах являются блохи *Xenopsylla conformis* (58.3 % изолятов от блох) и *Nosopsyllus laeviceps* (30.3 %). На долю *Rhadinopsylla ucrainica* приходится лишь четыре выделенных штамма чумного микроба (Ахундов и др., 1960). Зараженные особи *Rh. ucrainica* отмечены в Азербайджане (Гончаров и др., 2013).

15. *Rh. (Ralipsylla) li Argyropulo*, 1941.

Тип ареала: Европейско-Сибирско-Азиатский, Европейско-Сибирско-Центральноазиатский. Ареал: Россия – Кавказ, Алтай; Казахстан – Восточно-Казахстанская область; Монголия – Монгольский Алтай и Хангай. Хозяева: блохи этого вида в целом были собраны с 34 видов пищуховых и грызунов 18 родов – *Ochotona* (Ochotonidae); *Alticola*, *Cricetulus*, *Meriones*, *Microtus*, *Clethrionomys*, *Rhombomys*, *Lasiopodomys*, *Eolagurus*, *Pitymys*, *Ellobius* и *Myospalax* (Cricetidae); *Spermophilus*, *Marmota* и *Tamias* (Sciuridae); *Allactaga* и *Dipus* (Dipodidae); *Apodemus* (Muridae).

1). *Rh. (R.) li li Argyropulo*, 1941.

Тип ареала: Сибирско-Азиатский. Ареал: Россия – Алтай; Казахстан – Восточно-Казахстанская область; Монголия – Монгольский Алтай и Хангай (Иофф и др., 1965; Гончаров и др., 1989). Хозяева: паразитирует на различных грызунах, мелких хищных и насекомоядных в горных районах. Блохи *Rh. (R.) li li* собраны с 11 видов из 10 родов: *Mustela* (Mustelidae); *Ochotona* (Ochotonidae); *Myospalax*, *Meriones*, *Cricetulus* и *Eolagurus* (Cricetidae); *Spermophilus* и *Marmota* (Sciuridae); *Dipus* и *Allactaga* (Dipodidae).

Инфицированность возбудителем чумы: в Горно-Алтайском природном очаге чумы данный подвид встречается на зверьках 10 видов, чаще на монгольской пищухе и длиннохвостом суслике. Всего изолировано 14 штаммов чумного микроба, из них 8 – с монгольской пищухи и ее убежищ, 5 – с длиннохвостого суслика и его убежищ и 1 – с даурской пищухи (Машковский, Елистратова, 1984). По более современным данным (Горно-Алтайский..., 2014), за период с 1961 по 2013 г. в очаге от *Rh. li li* изолировано 16 культур возбудителя чумы.

Культуры чумы были выделены от блох *Rh. (R.) li li*, собранных на территории Баян-Ульгийского аймака Монголии (Васильев, Горбачева, 1961). На Кавказе *Rh. (R.) li li* обитает только на территории Центрально-Кавказского высокогорного очага чумы (Белявцева и др., 2007). Здесь от блох этого подвида неоднократно изолировали микроб чумы (Сырвачева и др., 1987).

2). *Rh. (R.) li transbaikalica* Ioff et Tiflov, 1947.

Тип ареала: Сибирско-Азиатский. Ареал: Россия – Тува, Бурятия; Монголия – Монгольский Алтай, котловина Больших озер (на юг до хребта Тайшири), Хангай и Хэнтэй (Иофф, Скалон, 1954; Гончаров и др., 1989). Хозяева: паразитирует на различных грызунах, мелких хищных и насекомоядных в горных районах. Блохи *Rh. li transbaikalica* собраны в общей сложности с 24 видов из 16 родов: *Mustela* и *Martes* (Mustelidae); *Vulpes* (Canidae); *Ochotona* (Ochotonidae); *Alticola*, *Lasiopodomys*, *Microtus*,

Meriones, *Cricetulus*, *Clethrionomys*, *Rhombomys* и *Ellobius* (Cricetidae); *Spermophilus*, *Tamias* и *Marmota* (Sciuridae); *Allactaga* (Dipodidae).

В Горном Алтае паразитирует почти на всех зверьках, обитающих в очаге, за все годы выделен 21 штамм чумного микроба (Машковский, Елистратова, 1984).

Инфицированность возбудителем чумы: по недавно опубликованным данным (Горно-Алтайский..., 2014), в период с 1961 по 2013 г. в Горно-Алтайском природном очаге от блох *Rh. li transbaikalica* получено 38 изолятов чумного микроба, большинство из которых выделено в августе–октябре.

В Тувинском природном очаге чумы блоха этого подвида паразитирует на широком круге прокормителей, но в своей жизнедеятельности связана в основном с длиннохвостым сусликом – основным носителем инфекции в этом очаге (Вержущий, 2012). В местах обитания длиннохвостого суслика за период с 1968 по 2013 г. доля этого подвида составила в общем запасе 32,9 % от всех блох, лишь немного уступая основному переносчику чумы в очаге – блохе *Citellophilus tesquorum* (Галацевич, 2018). За период с 1964 по 2017 г. от блох *Rh. li transbaikalica* выделено 126 штаммов чумного микроба, что составляет 10,5 % всех изолятов, полученных от блох, или 7,5 % от всех культур возбудителя чумы, выделенных в очаге (Тувинский..., 2019). В августе 1986 г. среди 34 блох, выбранных из распанного гнезда суслика (Барлыкский мезоочаг) и подкормленных на шестые сутки на зверьке того же вида, обнаружены две блокированные блохи (Вержущий, 2012). По мнению Галацевич (2018), *Rh. li transbaikalica* в Тувинском очаге в настоящее время играет важную роль в циркуляции чумного микроба на завершающей стадии эпизоотического сезона и в сохранении возбудителя в межэпизоотические периоды.

В Баян-Ульгийском аймаке Монголии (Сайлюгемский природный очаг чумы) от этого подвида также выделялись культуры возбудителя чумы (Васильев, Горбачева, 1961).

В экспериментах по изучению эффективности *Rh. li transbaikalica* в Тувинском природном очаге чумы использовано 353 блохи. В опыте на белых мышах (октябрь–ноябрь), использованных в качестве прокормителей, зарегистрирован единственный случай блокирования на 23-и сутки после заражения насекомых. Блок «размылся» при последующей подкормке. Передачу возбудителя чумы зарегистрировать не удалось (Воронова, Феоктистов, 1979). При подкормках на длиннохвостом суслике (июль–август) выявляли от 1,4 до 4,7 % блох с блоком преджелудка. Первые из этих блокированных особей отмечены на 10–15-е, последние – на 24-е сутки после инфицирования насекомых. Передача возбудителя чумы сусликам зарегистрирована как при групповых подкормках блох, так и при питании единичных блокированных особей. Установлены существенные различия в агрегировании чумного микроба и эффективности его передачи блохами этого вида из разных (соседних) популяций длиннохвостого суслика (Базанова и др., 2000; Базанова, Вержущий, 2001, Базанова и др., 2006; Базанова, 2009).

В опытах на монгольской пищухе (сентябрь) при инфицировании *Rh. li transbaikalica* возбудителем чумы, происходящим из Тувинского природного очага чумы, блокиро-

ванных особей не выявлено. Заражение пищух микробом алтайского подвида вызвало формирование блока преджелудка у 4.3 % особей. Образование блоков отмечали с 6-х по 15-е сутки. Блокированные блохи передали возбудителя чумы суслику (Базанова, Вержуцкий, 2009).

3). *Rh. (R.) li ventricosa* Ioff et Tiflov, 1946.

Тип ареала: Азиатский (внесибирский), Центральноазиатский. Ареал: Тянь-Шань и Памиро-Алай (Иофф и др., 1965). В Монголии встречается на Монгольском Алтае (Гончаров и др., 1989). Хозяева: паразитирует главным образом на сурках. В целом же блоха *Rh. li ventricosa* обнаружена на 16 видах прокормителей из 11 родов: *Mustela* и *Meles* (Mustelidae); *Ochotona* (Ochotonidae); *Microtus*, *Rhombomys*, *Pitymys*, *Lasiopodomys*, *Cricetulus* и *Meriones* (Cricetidae); *Marmota* и *Spermophilus* (Sciuridae).

Показано, что в пяти районах Тянь-Шаня (Сарыджаз, Малый Нарын, Восточный Аксай, Западный Аксай и Большой Нарын) этот подвид блох абсолютно доминирует в гнездах серого сурка, где его численность колеблется в среднем по каждому из районов от 21.9 до 95.6 имаго на гнездо (Бибииков и др., 1973).

Инфицированность возбудителем чумы: по результатам обследовательских работ на Тянь-Шане было установлено, что энзоотия чумы на этой территории поддерживается двумя видами блох. При этом блоха *Oropsylla silantiewi* выполняет функции основного переносчика инфекции, а *Rhadinopsylla li ventricosa* – функции основного хранителя чумного микроба (Макаров и др., 1957).

При рассмотрении результатов десятилетнего обследования Сарыджазского, Верхненарынского и Аксайского высокогорных очагов природных очагов чумы в Киргизии исследователи также пришли к выводу о ведущей роли в сохранении возбудителя чумы именно блохи *Rh. li ventricosa*. Если в шерсти зверьков уровень зараженности блох этого подвида был приблизительно одинаков с уровнем зараженности блохи *Oropsylla silantiewi*, то в гнездах его зараженность оказалась почти в три раза выше (Шварц и др., 1961). В 1956 г. врачом Г.А. Горфинкель отмечен случай зараженности чумным микробом 63.6 % блох, выбранных из гнезда серого сурка. В частности, из 22 блох, исследованных индивидуально, получено 14 культур чумного микроба (Шварц и др., 1961). Таким образом, на территории этих трех высокогорных очагов блоха *Rh. li ventricosa* выполняет роль одного из основных переносчиков чумы, наряду с *Oropsylla silantiewi* и *Citellophilus lebedewi* (Кадастр..., 2016).

В Алайском природном очаге чумы, где основной носитель – красный сурок, блоха *Oropsylla silantiewi* встречается, но составляет лишь небольшую часть сборов. На зверьках абсолютно преобладает блоха *Citellophilus lebedewi* (примерно 65 % в сборах), в гнездах же доминирует *Rhadinopsylla li ventricosa* (около 92 %). При этом только от блох *Rh. li ventricosa* были получены изоляты чумного микроба (Лаврентьев и др., 1961). Согласно же недавней сводке (Кадастр..., 2016), в очаге основными переносчиками являются *Citellophilus lebedewi*, *Oropsylla silantiewi*, *Rhadinopsylla li ventricosa* и *Pulex irritans* L., 1758 (Кадастр..., 2016).

В Китае *Rhadinopsylla li ventricosa* является одним из основных переносчиков чумы в Цинхай-Тибетском и Кашгарском природных очагах (Никитин и др., 2009).

Блокообразование у *Rh.li ventricosa* в значительной степени зависит от температуры внешней среды. Так, при 18–20 °С в эксперименте блокировалось 11.1 % блох, взятых в опыт, в то время как при 10 °С этот показатель составил 25.0 % (Бибикова, Классовский, 1974). Блохи данного подвида сохраняют возбудитель чумы 420 дней (Шарец и др., 1958).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Большинство видов рода *Rhadinopsylla* не проявляет строгой специфичности в отношении хозяев, паразитируя на широком круге прокормителей и накапливая максимальную численность в гнездах мелких млекопитающих в осенне-зимний период. Вторая характерная черта для данного рода – это то, что все его представители относятся к экологической группе «блох гнезда» (Иофф, 1941; Жовтый, 1966; Ващенко, 1988), которым присущи продолжительные сроки переваривания крови и относительно редкое периодическое нападение на прокормителей для питания. Такие экологические особенности определяют и роль данной группы в энзоотии чумы. Ни в одном из известных природных очагов чумы виды рода *Rhadinopsylla* не выступают в качестве единственных основных переносчиков инфекции. Но практически на всех энзоотичных по чуме территориях Палеарктики, где в сколько-нибудь значимых количествах встречаются виды этого рода, их представители участвуют в эпизоотическом процессе в качестве второстепенных, дополнительных или основных (в последнем случае – только совместно с другими высокоэффективными в передаче чумы видами) переносчиков инфекции. В этом плане интересны выводы группы исследователей, показавших, что для основных переносчиков чумы, обеспечивающих эффективную передачу возбудителя, как правило, характерны высокая численность и узкий круг специфических прокормителей (Krasnov et al., 2006). С эпизоотологической точки зрения очень существенна низкая скорость физиологических процессов, свойственная блохам этого рода, что может служить важным фактором для длительного сохранения чумного микроба от одного эпизоотического сезона до другого. Полигостальность данной группы позволяет им легко переходить с одного вида хозяина на другого. Это дает возможность возбудителю чумы какое-то время сохраняться, обеспечивая его выживание в условиях естественной или искусственной депрессии численности основного носителя. В условиях экспериментов показано, что большинство видов рода *Rhadinopsylla* успешно блокируется и передает чумной микроб здоровым животным, но, как правило, уступает по этим показателям другим основным переносчикам. В хранении возбудителя чумы, напротив, можно предположить более существенную роль блох этой группы, по сравнению с ролью основных переносчиков из других родов блох. Таким образом, представители рода *Rhadinopsylla* имеют существенное значение для поддержания энзоотии чумы во многих природных очагах.

Чума является единственной особо опасной инфекцией, которая, как было доказано, обладает способностью вызывать катастрофические пандемии в планетарном масштабе.

Триггерные механизмы, запускающие необратимый процесс развития эпидемий чумы, пока остаются неизвестными. Однако любым вспышкам заболеваний людей природно-очаговыми инфекциями всегда предшествует резкая активизация их природных очагов. В связи с этим контроль над природными очагами и изучение закономерностей циркуляции в них возбудителя чумы, определение степени вовлеченности тех или иных видов позвоночных и беспозвоночных животных, включая, в первую очередь, блох, в эпизоотический процесс и их роли в передаче и хранении инфекции являются важными задачами для обеспечения эпидемического благополучия на территории страны.

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

- Абдурахманов Г.А., Казаков В.П., Джафаров Н.И., Губарева Н.П., Сорокина З.С., Земельман Б.М., Лабунец Н.Ф., Дятлов А.И. 1978. Новый высокогорный очаг чумы полевого типа в Южном Дагестане. Проблемы особо опасных инфекций 6: 23–25.
- Аветисян Г.А. 1959. Фауна и экология блох песчанок левобережья среднего течения р. Аракс на территории Армении. В сб.: Труды Азербайджанской противочумной станции. Баку, 2: 125–131.
- Айкимбаев М.А., Аубакиров С.А., Бурделов А.С., Классовский Л.Н., Сержанов О.С. 1987. Среднеазиатский пустынный природный очаг чумы. Алма-Ата, Наука, 207 с.
- Ахундов М.Г., Бабеныхов В.П., Бочарников О.Н., Исаева Э.В., Карпушева В.М., Ленчицкий А.З., Мамед-Заде У.А., Некрасов П.А., Тер-Вартанов В.Н. 1960. Характеристика течения эпизоотий чумы в Азербайджане в 1953-1958 гг. опыт борьбы с ними и перспективы ликвидации природного очага. В кн.: Труды Армянской противочумной станции. Ереван, 1: 79–101.
- Базанова Л.П. 2009. Взаимоотношения чумного микроба (*Yersinia pestis*) и блох (Siphonaptera) (на примере сибирских природных очагов чумы). Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Улан-Удэ, 46 с.
- Базанова Л.П., Вержуцкий Д.Б. 2001. К оценке эпизоотологической роли блохи *Rhadinopsylla li transbaikalica* Ioff et Tifl., 1947 в Тувинском природном очаге чумы. В сб.: Актуальные проблемы инфектологии и паразитологии: Мат. международной конференции. Томск, 42.
- Базанова Л.П., Вержуцкий Д.Б. 2009. Эпизоотологическое значение блох (Siphonaptera) в Тувинском природном очаге чумы (обзор). Байкальский зоол. журнал 3: 13–22.
- Базанова Л.П., Вержуцкий Д.Б., Никитин А.Я., Токмакова Е.Г., Воронова Г.А., Хабаров А.В. 2006. Особенности взаимоотношений возбудителя чумы и блох с различных участков Тувинского природного очага. Мед. паразитология и паразитарные болезни 3: 35–38.
- Базанова Л.П., Вержуцкий Д.Б., Хабаров А.В. 2000. Межпопуляционные различия во взаимоотношениях с возбудителем чумы двух массовых видов блох длиннохвостого суслика из Тувы. В сб.: Карантинные и зоонозные инфекции в Казахстане. Алматы, 2: 48–52.
- Белявцева Л.И., Мозлоев Г.А., Хажнагоева Е.Х., Кривошеева И.Г., Лесных А.Л., Ехакумашева С.А., Шинкарева В.Н., Пшихачев Н.Х., Гергоков К.Ж. 2007. В кн.: Рожнов В.В. (ред.). Закономерности распространения блох, обитающих в поселениях горного суслика на территории Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы. Горные экосистемы и их компоненты. М., Товарищество научных изданий КМК, 1: 98–103.

- Бибиков Д.И., Берендяев С.А., Пейсахис Л.А., Шварц Е.А. 1973. Природные очаги чумы сурков в СССР. М., Медицина, 192 с.
- Бибикова В. А., Классовский Л.Н. 1974. Передача чумы блохами. М., Медицина, 188 с.
- Брюханова Л.В. 1961. Блохи хищных млекопитающих Предкавказья. В сб.: Труды научно-исслед. противочумн. института Кавказа и Закавказья. Ставрополь, Ставропольское книжн. изд-во, 5: 98–105.
- Бямбаа Ч., Бурнээ М., Нямпурэв П., Батцэнгэл Ц., Цагаанчулун Д., Даваадаш Д. 2017. Монгол тарваганы ичээ, нухний бүтэцб тууний буурэгний зүйлийн бүрэлдэхуун. Зоонозын халдварт овчний шинжилгээ, судалгаа. Эрдэнэбулган: Буман Усэг, 104–110 (на монг. яз.).
- Васильев Г.И., Горбачева Л.А. 1961. Фауна блох Сайлюгемского хребта (Горный Алтай). Доклады Иркутского противочумн. ин-та. Чита, 2: 95–96.
- 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): 198–206.
- Вержущий Д.Б. 2012. Пространственная организация населения хозяина и его эктопаразитов. Saarbrücken, Palmarium Academic Publishing, 360 с. ISBN: 978-3-659-98087-9.
- Вержущий Д.Б. 2018. Активизация природных очагов чумы в Центральной Азии: беспочвенные опасения или реальная угроза. *Природа Внутренней Азии* 1 (6): 7–17.
- Вержущий Д.Б., Адьясурэн З. 2019. Природные очаги чумы в Монголии: аннотированный список. *Байкальский зоологический журнал* 2 (25): 92–103.
- Вершинин Е.А. 1993. Экологические особенности блох даурского суслика в Забайкальском природном очаге чумы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 18 с.
- Воронова Г.А., Феоктистов А.З. 1979. Блохи грызунов и зайцеобразных Тувы как переносчики чумы. *Проблемы особо опасных инфекций* 4: 50–53.
- Галацевич Н.Ф. 2018. Динамика таксоценоза блох длиннохвостого суслика в Юго-Западной Туве и ее влияние на эпизоотическую активность Каргинского мезоочага чумы: Дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 157 с.
- Ган Н.В., Воронова Г.А., Юзвик Л.Н., Беляева В.А. 1990. Эффективность блох *Rhadinopsylla rothschildi* и *Rh. dahurica dahurica* как переносчиков возбудителя чумы в Забайкальском природном очаге. *Паразитология* 2: 151–154.
- Голубинский Е.П., Жовтый И.Ф., Лемешева Л.Б. 1987. О чуме в Сибири. Иркутск, изд-во Иркутского государственного университета, 244 с.
- Гончаров А.И., Ромашева Т.П., Котти Б.И., Баваасан А., Жигмид С. 1989. Определитель блох Монгольской Народной Республики. Улан-Батор, 417 с.
- Гончаров А.И., Тохов Ю.М., Плотникова Е.П., Артюшина Ю.С. 2013. Список видов и подвидов блох, обнаруженных зараженными возбудителем чумы в естественных условиях. Ставрополь, 34 с.
- Горно-Алтайский природный очаг чумы: Ретроспективный анализ, эпизоотологический мониторинг, современное состояние. 2014. Под ред. С.В. Балахонова, В.М. Корзуна. Новосибирск, Наука-Центр, 272 с.
- 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.
- Иофф И.Г. 1941. Вопросы экологии блох в связи с их эпидемиологическим значением. Пятигорск, Орджоникидз. краев. изд-во, 116 с.
- Иофф И.Г., Микулин М.А., Скалон О.И. 1965. Определитель блох Средней Азии и Казахстана. М., Медицина, 370 с.
- Иофф И.Г., Скалон О.И. 1954. Определитель блох Восточной Сибири, Дальнего Востока и прилегающих районов. М., Медгиз, 276 с.
- Кадастр эпидемических и эпизоотических проявлений чумы на территории Российской Федерации и стран ближнего зарубежья (с 1876 по 2016 год). 2016. Под ред. В.В. Кутырева, А.Ю. Поповой. Саратов, Амирит, 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.

- Корзун В.М., Денисов А.В., Балахонов С.В., Михайлов Е.П., Мищенко А.И., Рождественский Е.Н., Чипанин Е.В., Косилко С.А., Базарова Г.Х., Ярыгина М.Б., Абибулаев Д.Э., Шефер В.В., Фомина Л.А., Санаров П.П., Филатов Е.И., Шестаков В.А., Токмакова Е.Г. 2017. Характеристика эпизоотических проявлений в Горно-Алтайском высокогорном природном очаге чумы, вызванных возбудителем основного подвида. В сб.: Обеспечение санитарно-эпидемиологического благополучия: современные вызовы и пути их решения. Мат. научно-практ. конф. Горно-Алтайск, 89–92.
- Котти Б.К. 2014. Видовое разнообразие блох (*Siphonaptera*) Кавказа. Ставрополь: Издательство СКФУ, 132 с.
- Котти Б.К. 2018. Каталог блох (*Siphonaptera*) фауны России и сопредельных стран. 2-е издание. Ставрополь, изд-во СКФУ, 128 с.
- Котти Б.К., Жильцова М.В. 2019. Значение блох (*Siphonaptera*) в природных очагах чумы. *Паразитология* 53 (6): 506–517.
- Лабунец Н.Ф. 1961. О фауне блох Дагестана. В сб.: Труды научно-исследовательского противочумного института Кавказа и Закавказья. Ставрополь: Ставропольское книжн. изд-во, 5: 127–137.
- Лаврентьев А.Ф., Кизилов В.А., Олейникова Э.К. 1961. Материалы к изучению эпизоотии чумы среди красных сурков. В сб.: Труды Средне-Азиатского научно-исследовательского противочумного института. Алма-Ата-Фрунзе, 7: 103–110.
- Макаров Н.И., Шварц Е.А., Макарова Е.П. 1957. Эктопаразиты сурка (*Marmota baibacina*) и их значение как переносчиков чумы. *Известия Иркутского противочумного института. Улан-Удэ*, 15: 311–318.
- Машковский И.К., Елистратова Н.П. 1984. Естественная зараженность блох возбудителем чумы в Сайлюгемском природном очаге. В сб.: Современные аспекты профилактики зоонозных инфекций. Иркутск, 1: 89–91.
- Медведев С.Г. 1982. Особенности строения антенн блох (*Siphonaptera*) и их использование в систематике. *I. Энтомологическое обозрение* 61 (2): 418–427.
- Медведев С.Г. 1998. Классификация отряда блох (*Siphonaptera*) и ее теоретические предпосылки. *Энтомологическое обозрение* 77 (4): 916–934.
- Медведев С. Г. 2000. Фауна и паразито-хозяйные связи блох (*Siphonaptera*) различных зоогеографических областей мира. *II. Энтомологическое обозрение* 79 (4): 812–830.
- Медведев С. Г. 2002. Особенности распространения и паразито-хозяйных связей блох (*Siphonaptera*). *I. Энтомологическое обозрение* 81 (3): 737–753.
- Медведев С.Г. 2006. Классификация семейств блох (*Siphonaptera*). *I. Сем. Nystrichopsyllidae (Первая часть). Энтомологическое обозрение* 85 (2): 441–463.
- Медведев С.Г. 2007. Классификация семейств блох (*Siphonaptera*). *III. Сем. Nystrichopsyllidae (Третья часть). Энтомологическое обозрение* 86 (2): 439–454.
- Медведев С.Г. 2013а. Таксономический состав и особенности фауны блох (*Siphonaptera*) России. *Энтомологическое обозрение* 92 (1): 85–101.
- Медведев С. Г. 2013б. Палеарктические центры таксономического разнообразия отряда блох (*Siphonaptera*). *Энтомологическое обозрение* 92 (3): 684–702.
- Медведев С.Г., Вержуцкий Д.Б. 2019. Разнообразие блох – переносчиков возбудителей чумы: паразит сусликов – блоха *Oropsylla silantiewi* (Wagner, 1898) (*Siphonaptera, Ceratophyllidae*). *Паразитология* 53 (4): 267–282.
- Медведев С.Г., Котти Б.К., Вержуцкий Д.Б. 2019. Разнообразие блох (*Siphonaptera*) – переносчиков возбудителей чумы: паразит сусликов – блоха *Citellophilus tesquorum* (Wagner, 1898). *Паразитология* 53 (3): 179–197.
- Микулин М.А., Загнибородова Е.Н., Зайцева В.И., Бахаева А.В. 1960. Зараженность блох песчанок чумой во время эпизоотии 1953–1955 гг. в Западной Туркмении. В сб.: Вопросы природной очаговости и эпизоотологии чумы в Туркмении. Ашхабад, 22–49.
- 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.
- Оганесян В.В. 1960. Фауна и некоторые вопросы экологии блох Северо-Западной Армении. В сб.: Труды Армянской противочумной станции 1: 363–382.

- Природные очаги чумы Кавказа, Прикаспия, Средней Азии и Сибири. 2004. Под ред. Г.Г. Онищенко, В.В. Кутырева. М., Медицина, 192 с.
- Слудский А.А. 1998. Природные очаги чумы полевочьего типа (структура и функционирование): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Саратов, 44 с.
- Сырвачева Н.Г., Мозлов Г.А., Шинкарева В.Н., Хажнагоева Е.Х., Лесных А.Т., Жанокова С.А. 1987. Ареал блохи *Rhadinopsylla li* в Центрально-Кавказском очаге чумы В сб.: Особо опасные инфекции на Кавказе. Ставрополь, 342–344.
- Тифлов В.Е., Скалон О.И., Ростигаев Б.А. 1977. Определитель блох Кавказа. Ставрополь, Ставропольское книжн. изд-во, 278 с.
- Тувинский природный очаг чумы. 2019. Под ред. С.В. Балахонова и Д.Б. Вержущого. Иркутск, Изд-во Иркутского госуниверситета, 286 с.
- Шарец А.С., Берендяев С.А., Красникова Л.С., Тристан Д.Ф. 1958. Эпизоотологическая эффективность разового истребления сурков. В кн.: Труды Среднеазиатского научно-исследовательского противочумн. ин-та. Алма-Ата, 4: 145–147.
- Шашникова Н.В., Исаева Э.В. 1961. Блохи песчанки Виноградова в Нахичеванской АССР. В сб.: Труды научно-исследовательского противочумного института Кавказа и Закавказья. Ставрополь, Ставропольское книжн. изд-во, 5: 106–118.
- Шварц Е.А., Берендяев С.А., Берендяева Э.Л., Лаврентьев А.Ф. 1961. Распределение и численность блох в гнездах сурков и их эпизоотологическое значение. В сб.: Труды Средне-Азиатского научно-исследовательского противочумного института. Алма-Ата-Фрунзе, 7: 41–54.
- Atlas of Plague and Its Environment in the People's Republic of China. 2000. Beijing, Science Press, 221 p.
- 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.
- Krasnov B.Rh., Shenbrot G.I., Mouillot D., Khokhlova I.S., Poulin Rh. 2006. Ecological characteristics of flea species relate to their suitability as plague vector. *Oecologia* 149: 474–481.
- Lewis R.E. 1988. Resume of the Siphonaptera (Insecta) of the World. *Journal Medical Entomology* 5 (4): 377–389.
- Pratt H.D., Maupin G.O., Gage K.L. 1993. Fleas of Public Health Importance and Their Control. Atlanta: US Dept. of Health and Human Services. 61p.
- Smit F.G.A M. 1982. Siphonaptera. In book: *Synopsis and classification of living organisms*. Vol. 2, NewYork, 557–563.

DIVERSITY OF FLEAS (SIPHONAPTERA), VECTORS OF PLAGUE PATHOGENS:
THE FLEA *RHADINOPSYLLA* JORDAN ET ROTHSCILD, 1911
(SIPHONAPTERA: HYSTRICHOPSYLLIDAE)

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

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

SUMMARY

Taxonomic diversity, peculiarities of distribution, and host-parasite relations of fleas of the Holarctic genus *Rhadinopsylla* (Hystrichopsyllidae: Rhadinopsyllinae) were analyzed. The role of some representatives of this genus as vectors and reservoirs in natural plague foci of Eurasia was considered. It has been shown that 18 out of 70 flea species and subspecies of the genus *Rhadinopsylla* were mentioned as main, secondary, or occasional vectors of this infection.