

УДК 576.895.775:574.9/579.842.23

БЛОХИ РОДА *XENOPSYLLA* (SIPHONAPTERA; PULICIDAE) КАК ПЕРЕНОСЧИКИ В ПРИРОДНЫХ ОЧАГАХ ЧУМЫ

© 2023 г. С. Г. Медведев^{а*}, Д. Б. Вержуцкий^{б**},
Б. К. Котти^{с, д***}

^а Зоологический институт РАН,

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

^б Иркутский научно-исследовательский противочумный институт Роспотребнадзора,

ул. Трилисера, 78, Иркутск, 664047 Россия

^с Северо-Кавказский федеральный университет,

ул. Пушкина, 1, Ставрополь, 355009 Россия

^д Ставропольский противочумный институт Роспотребнадзора,

ул. Советская, 13, Ставрополь, 355035 Россия

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

**e-mail: verzh58@rambler.ru

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

Поступила в редакцию 01.07.2023 г.

После доработки 01.07.2023 г.

Принята к публикации 01.07.2023 г.

В обзоре проанализированы особенности распространения, паразито-хозяйинные связи и значение как переносчиков чумы блох рода *Xenopsylla* (Pulicidae). Рассмотрены пространственное распространение очагов чумы в мире и роль отдельных видов этого рода в энзоотии возбудителя в разных регионах планеты. Показано, что из 255 известных природных очагов чумы мира, с независимой циркуляцией чумного микроба, в 114 очагах единственными основными переносчиками или входящими в пул основных переносчиков являются блохи рода *Xenopsylla*. К настоящему времени для 21 вида этого рода установлена естественная инфицированность в природе, из них 17 видов играют роль основных переносчиков патогена. В очагах чумы на территории Африки и Юго-Восточной Азии наибольшее значение в эпизоотическом процессе имеют блохи *X. cheopis*.

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

DOI: 10.31857/S0031184723040014, EDN: KGUMAO

Особенности жизненного цикла, характер паразито-хозяйинных отношений, высокоэффективная передача патогена и всесветное распространение ряда видов определяют большое значение рода *Xenopsylla* в циркуляции чумного микроба в различных природных очагах чумы мира.

Данная статья является очередной в серии публикаций, посвященных анализу особенностей видов блох – активных переносчиков возбудителя чумы. В предыдущих работах (Котти, Жильцова, 2019; Медведев и др., 2019а, б; Медведев, Вержуцкий, 2019; Медведев и др., 2020, 2021, 2022а, б, с; Вержуцкий и др., 2021) рассмотрены видовой состав, распространение, биоценотические связи и эпизоотологическое значение представителей родов *Citellophilus*, *Oropsylla*, *Rhadinopsylla*, *Neopsylla*, *Frontopsylla*, *Paradoxopsyllus*. В настоящее время род *Xenopsylla* известен по 85 видам и подвидам. Развернутая характеристика данного рода, зоогеографический анализ и его паразито-хозяйинные связи в целом опубликованы нами ранее (Медведев и др., 2022б). В указанной статье также рассмотрено эпизоотологическое значение в отношении чумной инфекции у представителей рода из Восточной Палеарктики, паразитирующих на песчанках. Настоящая работа посвящена не вошедшим в предыдущую статью видам и роли представителей рода *Xenopsylla* в природных очагах чумы мира в целом.

Сем. Pulicidae имеет происхождение из Африки, откуда и началось распространение его представителей по другим континентам (Медведев, 1996, 2009). Видовая дивергенция рода *Xenopsylla* обусловлена коэволюционными отношениями со столь разнообразной группой грызунов, как песчанки. Предполагается, что в четвертичный период имели место продолжительные регрессии мирового океана, на прибрежных равнинах формировались саванноподобные ландшафты. Такие ландшафты, вероятно, и обеспечили возможность расселения хозяев и блох рода *Xenopsylla* из Африки в восточном направлении и их дальнейшей эволюционной дифференциации. Следствием этого оказалось возникновение и такого вида грызунов, как индийская песчанка (*Tatera indica* (Hardwicke, 1807)) с ее специфической паразитофауной, включая блоху *Xenopsylla astia* Rothschild, 1911.

Можно предположить, что блохи *X. astia* были предковой формой для видов группы "cheopis", освоившей Индокитай и Тихоокеанский регион, где они в настоящее время представлены *X. australiaca* Mardon et Dunnet, 1971 в Австралии, *X. nesioties* (J. et R., 1908) на островах Зондского архипелага и *X. papuensis* (Jord., 1933) в Новой Гвинее. Вероятно, еще один вид – *X. vexabilis* – первоначально сформировавшийся в Индокитае на бандикотах, позднее, с человеком и крысами, проник на территорию Австралии, Западной Пацифики, Новой Зеландии и Гавайских островов (Иофф, 1941; Pollitzer, 1952; Hopkins, Rothschild, 1953; Медведев, 1996, 2009; Сунцов, Сунцова, 2013).

**ВИДЫ БЛОХ РОДА *XENOPSYLLA* КАК ПЕРЕНОСЧИКИ ЧУМНОЙ ИНФЕКЦИИ
В ЕЕ ПРИРОДНЫХ ОЧАГАХ**

1. Группа видов “*brasilliensis*”

X. angolensis Ribeiro, 1975

Восточно-Африканский тип ареала. Ареал: Южная Африка – Ангола.

Хозяева: сумчатые мыши сем. Nesomyidae из рода *Saccostomus*.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. bechuanae De Meillon, 1947

Капский тип ареала. Ареал: Южная Африка.

Хозяева: южноафриканская сумчатая мышь (*Saccostomus campestris* Peters, 1846) из сем. Nesomyidae.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. brasiliensis (Baker, 1904)

Космополитический тип ареала. Ареал: Африка к югу от Сахары, Передняя и Южная Азия, Южная Америка.

Хозяева: среди основных указаны красная скальная крыса (*Aethomys chrysophilus* (De Winton, 1897)), абиссинская травяная мышь (*Arvicanthis abyssinicus* (Ruppell, 1842)), натальская мышь (*Mastomys natalensis* (A. Smith, 1834)), короткоухая песчанка, или песчанка-намаква (*Desmodillus auricularis* (A. Smith, 1834)), черная крыса (*Rattus rattus* L., 1758). Отмечался также на крысе Кайзера (*Aethomys kaiseri* (Noack, 1887)) и полосатой травяной мыши (*Lemniscomys griselda* (Thomas, 1904)). Имелись случайные находки на карликовой мыши (*Mus minutoides* A. Smith, 1834), домовый мыши (*Mus musculus* L., 1758), рыженосой крысе (*Oenomys hypoxanthus* (Pucheran, 1855)), полосатой мыши (*Rhabdomys pumilio* (Sparmann, 1784)), южноафриканской сумчатой мыши, чернохвостой древесной крысе (*Thallomys nigricauda* (Thomas, 1882)). Блохи этого вида встречены также на кустарниковой белке Смита (*Paraxerus cepapi* (A. Smith, 1836)) и охристой белке (*P. ochraceus* (Huet, 1880)); среди соневых – на саванной сонне (*Graphiurus murinus* (Desmarest, 1822)). Имеются сборы с хищных: гиеновых (Hyaenidae) – полосатой гиены (*Hyaena hyaena* L., 1758) и мангустовых (Herpestidae) – желтого мангуста (*Cynictis penicillata* (G. Cuvier, 1829)).

В Национальном парке Крюгера в Южно-Африканской Республике при чесе 46 красных скальных крыс с 31 особи было собрано 170 блох *Xenopsylla brasiliensis* (Braack et al., 1996). В Южной Африке, при осмотре 136 особей хищных домашних и диких млекопитающих, с тигровой генетты (*Genette tigrina* (Schreber, 1776)) были сняты пять блох этого вида (Ногас et al., 2004). В Восточной Африке (Уганда) данный

вид паразитировал на широком спектре мелких млекопитающих, хотя массово отмечен только на черной крысе, нилотской травяной мыши (*Arvicanthis niloticus* (Desmarest, 1822)) и на многососковых мышах рода *Mastomys* (Moore et al., 2015).

Показано, что блоха *X. brasiliensis* способна к активной жизнедеятельности в условиях жаркого и сухого климата, блохи этого вида продолжают питаться и размножаться даже при постоянной влажности воздуха 51% (Pollitzer, 1952).

Естественная инфицированность возбудителем чумы: зараженные чумой особи этого вида найдены на мышинных в природе в Африке, Индии, Южной и Центральной Америке (Ралль, 1958; Гончаров и др., 2013; Слудский, 2014). В Южно-Африканской Республике эта блоха входит в число 10 видов, найденных инфицированными чумой в природе (Van Der Mescht, Matthee, 2017). В очагах чумы Центральной и Северной Анголы, вместе с *X. cheopis*, паразитируя на многососковых мышах рода *Mastomys*, является одним из двух основных переносчиков чумы (A.J. et M.A. Gracío, 2011).

X. cornigera Smit, 1956

Восточно-Африканский тип ареала. Ареал: Центральная Африка.

Хозяева: песчанки рода *Gerbilliscus* (= *Tatera*) и саванная соя.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. crinita Jordan et Rothschild, 1922

Восточно-Африканский тип ареала. Ареал: Восточная Африка.

Хозяева: в качестве основного хозяина указывалась гамбийская крыса (*Cricetomys gambianus* Waterhouse, 1840). Зарегистрированы встречи этого вида на черной крысе.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. georychi (C. Fox, 1914)

Восточно-Африканский тип ареала. Ареал: Южная Африка – Ангола.

Хозяева: африканская скальная (*Aethomys bocagei* (Thomas, 1904)) и черная крысы.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. graingeri Smit, 1956

Восточно-Африканский тип ареала. Ареал: Восточная Африка – Кения.

Хозяева: акациевые крысы рода *Thallomys*.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. jorgei Ribeiro, 1975

Восточно-Африканский тип ареала. Ареал: Южная Африка – Ангола.

Хозяева: полосатые мыши и песчанки рода *Gerbilliscus* (= *Tatera* s.l.).

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. hamula Jordan, 1925

Капский тип ареала. Ареал: Южная Африка – Капская провинция.

Хозяева: соневые (Gliridae) – саванная соня (*Graphiurus murinus* (Desmarest, 1822)) и мышинные – зарослевые крысы рода *Thomomys*.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. morgandaviesi Hubbard, 1963

Восточно-Африканский тип ареала. Ареал: Восточная Африка – Танзания.

Хозяева: мышинные родов *Acomys*, *Lemniscomys* и *Praomys*.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. mulleri De Meillon, 1947

Капский тип ареала. Ареал: Южная Африка – пустыня Калахари.

Хозяева: песчанки рода *Gerbilliscus*.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. raybouldi Hubbard, 1963

Восточно-Африканский тип ареала. Ареал: Восточная Африка – Танзания.

Хозяева: песчанки рода *Gerbilliscus*.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. sarodes sarodes Jordan, 1937

Восточно-Африканский тип ареала. Ареал: Восточная Африка – Кения и Танзания.

Хозяева: южноафриканская сумчатая мышь.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. sarodes serengetiensis Hubbard, 1963

Восточно-Африканский тип ареала. Ареал: Восточная Африка – Кения и Танзания.

Хозяева: незомииды из рода *Saccostomus*.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. sarodes manyarensis Hubbard, 1963

Восточно-Африканский тип ареала. Ареал: Восточная Африка – Кения и Танзания.

Хозяева: незомииды из рода *Saccostomus*.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. scopulifer (Rothschild, 1905)

Капский тип ареала. Ареал: Южная Африка.

Хозяева: красная скальная и гамбийская крыса, а также южноафриканская сумчатая мышь.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. syngenis Jordan, 1937.

Восточно-Африканский тип ареала. Ареал: Южная Африка.

Хозяева: натальская и южноафриканская сумчатые мыши.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. robertsi Jordan, 1936

Восточно-Африканский тип ареала. Ареал: Восточная Африка – Кения.

Хозяева: полосатая травяная мышь (*Lemniscomys striatus* (L., 1758)), отмечался также на черной крысе.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. torta (Jordan et Rothschild, 1908)

Восточно-Африканский тип ареала. Ареал: Центральная и Восточная Африка – Заир и Мозамбик.

Хозяева: гамбийские хомяковые крысы рода *Cricetomys*, красная скальная крыса и натальская мышь.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. trifaria De Meillon, 1930

Капско-Восточно-Африканский тип ареала. Ареал: Западная и Южная Африка.

Хозяева: короткоухая песчанка, южноафриканская песчанка (*Gerbillurus paeba* (A. Smith, 1836)), песчанки рода *Gerbilliscus*.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. zumpti Haeselbarth, 1963

Капский тип ареала. Ареал: Центральная Африка.

Хозяева: мышинные – крысы родов *Aethomys*, *Thallomys* и *Thamnomys*; беличьи рода *Paraxerus*.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

2. Группа видов “*cheopis*”

X. acomydis Peus, 1977

Восточносредиземноморский тип ареала. Ареал: Передняя Азия – остров Кипр.

Хозяева: кипрская (*Acomys nesiotus* (Peus, 1977)) и каирская (*Acomys cahirinus* (É. Geoffroy, 1803)) мыши.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. aequisetosa (Enderlein, 1901)

Восточно-Африканский тип ареала. Ареал: Западная (Нигерия) и Восточная (Кения) Африка.

Хозяева: основной хозяин гамбийская крыса. Кроме того, собран с косматого хомяка (*Lophiomys imhausii* Milne-Edwards, 1867) и сервала (*Felis serval* (Schreber, 1776)).

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не обнаружено.

X. astia Rothschild, 1911

Широкий Западно-Центральнопалеарктическо-Индо-Малайский, или Турано-Ирано-Сахаро-Аравийско-Индийский тип ареала. Ареал: Южная (Индия, Шри-Ланка) и Передняя Азия (Саудовская Аравия, Ирак, Оман, Палестина, Пакистан, Иран и Ирак) и Юго-Восточная (Бирма, Индокитай, Ява) Азия, Северо-Восточная Африка.

Высказано мнение, что эта блоха через транспортировку на кораблях успешно интродуцировалась в порты на восточном побережье Африки (Pollitzer, 1952).

Хозяева: индийская песчанка, но может встречаться на многих мелких млекопитающих, включая синантропных крыс. Способна переживать длительные периоды жаркой и сухой погоды, но чувствительна к сильным перепадам температуры и влажности, что и ограничивает ее возможности к более широкому расселению (Иофф, 1941). На Цейлоне этот вид зарегистрирован на высотах до 5 тысяч футов (1524 м) над ур. м. (Pollitzer, 1952).

Инфицированность возбудителем чумы: в Индии на мышинных (Ралль, 1958; Гончаров и др., 2013; Слудский, 2014; Атлас..., 2022).

В начале прошлого столетия, при изучении особенностей эпидемических чумных проявлений в Индии, было выявлено, что на некоторых участках, где численность блох даже выше, чем на соседних, заболеваемость людей находилась на существенно меньшем уровне. При более тщательном изучении проблемы установили, что на таких участках высокая плотность блох создавалась за счет блохи *X. astia*, а численность *X. cheopis* была минимальна. В порту Коломбо на Цейлоне (современная Шри-Ланка)

за 11 лет наблюдения (с 1918 по 1929 гг.) в зоне площадью 91 га, где отмечалась высокая численность *X. cheopis*, среди населения выявлено 2.26% больных чумой, здесь же обнаружены 373 инфицированных крысы. На прилегающем участке площадью 1750 га, где почти полностью доминировала *X. astia*, было найдено лишь 0.09% заболевших среди местного населения и найдено 39 чумных крыс. Первоначально предполагали, что такая разница вызвана только редкостью нападения *X. astia* на человека, по сравнению со вторым видом. Но при проведении экспериментальных работ, была выявлена принципиально меньшая эффективность *X. astia*, как переносчика чумы (в среднем 17% передач возбудителя при индивидуальном кормлении на лабораторных животных), как переносчика чумы, в сравнении с *X. cheopis* (в среднем 40%), что, по всей видимости, и определило столь существенное снижение заболеваемости людей в тех районах, где встречалась только *X. astia*. Считается, что в Индии местность может стать эндемичной по чуме, если индекс обилия *X. cheopis* на крысах превышает 1.0. Для *X. astia* данный показатель должен быть выше 6.0 (Goyle, 1927, 1928; Иофф, 1941).

X. australiaca Mardon et Dunnet, 1971

Трансавстралийский тип ареала. Ареал: Австралия.

Хозяева: домовая мышь, мыши *Notomys alexis* Thomas, 1922, *N. cervinus* (Gould, 1851) и *N. mitchellii* (Ogilby, 1838), *Pseudomys albocinereus* (Gould, 1845), черная крыса и скальная крыса (*Zyzyomys argurus* (Thomas, 1889)).

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. bantorum Jordan, 1938

Восточно-Африканский тип ареала. Ареал: Восточная Африка – Уганда.

Хозяева: основные – крысы Кайзера и черная, абиссинская травяная и натальская мыши, песчанка *Gerbillus famulus* Verbury et Thomas, 1895; азиатская домовая многозубка (*Suncus murinus* (L., 1766)) из сем. Soricidae, кротовые крысы (*Tachyoryctes splendens* (Ruppell, 1935)) из сем. Spalacidae.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. cheopis (Rothschild, 1903)

Космополитический тип ареала.

Хозяева: в целом отмечен на 68 видах млекопитающих и птиц из 23 семейств из 10 отрядов. К основным хозяевам относят мышей – нилотскую травяную и натальскую, мышь *Praomys albipes* (Rüppell, 1842), а также крыс – красную скальную, малую (*Rattus exulans* (Peale, 1848)), серую (*R. norvegicus* Berkentheut, 1769), туркестанскую (*Rattus pyctoris* (Hodgson, 1845)) и черную крысу *Arvicanthis somalicus* Thomas, 1902.

Ранее отмечалось, что вид в основном паразитирует на черной крысе, но может успешно жить и размножаться на ряде других видов крыс, и при этом в разных странах встречается на очень многих представителях млекопитающих (Иофф, 1941). При исследованиях в Маниле (Филиппины) зараженность серых крыс блохами *X. cheopis* в городе составила 24.2% (Eduardo, Mercado, 1981). В Восточной Африке – Уганде – данный вид паразитировал на широком спектре мелких млекопитающих, включая представителей родов *Arvicanthis*, *Mastomys*, *Aethomys*, *Crocidura* и ряда других. При этом нередко блохи *X. cheopis* отмечались в значительно больших количествах на других хозяевах, чем на черной крысе (Moore et al., 2015).

X. cheopis, являясь очень пластичным видом, широко распространился почти по всей доступной суше Земли, поднимаясь в Андах на высоту до 3 тыс. м над ур. м. Считается, что оптимум для жизнедеятельности данного вида находится на уровне 24°C при уровне влажности воздуха в 66%. Тем не менее, показано, что *X. cheopis* способна существовать в широком диапазоне температур и влажности (Иофф, 1941). В условиях лабораторных экспериментов продолжительность жизни питавшихся блох достигала 376 дней (Pollitzer, 1952).

Инфицированность возбудителем чумы: массовая инфицированность чумным микробом зарегистрирована в Евразии и Южной Америке на крысах рода *Rattus* (Слудский, 2014). В Южно-Африканской Республике входит в число 10 видов, найденных инфицированными чумой в природе (Van Der Mescht, Matthee, 2017). В очагах чумы Центральной и Северной Анголы, паразитируя на многососковых мышах рода *Mastomys*, вместе с *X. brasiliensis* является одним из двух основных переносчиков чумы (A.J. et M.A. Gracio, 2011).

После выявления ведущей роли блох в передаче чумного микроба, в первые же годы экспериментальных исследований была установлена высокая способность *X. cheopis* инфицироваться и эффективно передавать возбудителя здоровым животным. В дальнейшем блох *X. cheopis* стали широко использовать для проведения различных опытов по исследованию трансмиссии чумного микроба. Примерно с середины XX столетия во всем мире более половины всех экспериментальных работ по изучению взаимодействия блох с возбудителем чумы проведены именно с *X. cheopis*, ставшей эталонным объектом для подобных экспериментов (Perry, 2003; Hinnebush et al., 2016, 2017).

В первых подобных опытах было показано, что после заражающего кормления инфицировалось чумой 38% блох этого вида; эффективность передачи инфекции составила 20% (использовано 140 насекомых); заблокированные блохи обнаружены на 21-й день после заражения. Выявлено, что при температуре 18°C укусы блохи становятся инфекционным в сроки от 5-го до 31-го дня, в среднем на 21-й день после заражения

блохи (Eskey, Haas, 1940). В других опытах того периода (Wheeler, Douglas, 1941) инфицировалось 98% взятых в эксперимент блох, эффективность передачи составила 29% (использовано 49 насекомых). Многочисленные всесторонние исследования, проведенные со второй половины 40-х и до конца 50-х гг. прошлого века, подтвердили, что данный вид блох является высокоэффективным переносчиком инфекции. Первичная зараженность *X. cheopis* после заражающего кормления колебалась от 54 до 98%, способность к передаче чумного микроба варьировала от 6.4 до 7.2, уровень блокообразования – от 58 до 79% (Wheeler, Douglas, 1945; Burroughs, 1947; Holdenried, 1952; Kartman et al., 1958; Ващенко, 1984).

В исследованиях, опубликованных уже в начале нового тысячелетия, установлено, что зараженность блох этого вида после кормления на инфицированном животном колебалась от 75 до 100%, эффективность передачи варьировала от 13 до 45%, а уровень блокообразования в разных опытах оценивался от 2 до 38% (Engelthaler et al., 2000; Eisen et al., 2007; Lorange et al., 2005; Eisen et al., 2009).

X. dipodilli Smit, 1960

Восточно-Средиземноморский тип ареала. Ареал: Северная Африка – Египет, Передняя Азия – Иордания, Палестина и Йемен.

Хозяева: песчанки – Вагнера (*Dipodillus dasyurus* (Wagner, 1842)), Сундевалла (*Meriones crassus* Sundevall, 1842), королевская (*Meriones rex* Yerbury et Thomas, 1895), переднеазиатская, или малоазиатская (*Meriones tristrami* (Thomas, 1892)), и пушистохвостая (*Sekeetamys calurus* (Thomas, 1892)).

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. eridos (Rothschild, 1904)

Капский тип ареала. Ареал: Южная Африка.

Хозяева: крысы – *Parotomys brantsii* (A. Smith, 1840) и виды рода *Rattus*, песчанки – капская (*Gerbilliscus afra* (Gray, 1830)) и бушвельдская (*Gerbilliscus leucogaster* (Peters, 1852)).

Инфицированность возбудителем чумы: естественная зараженность выявлена у блох этого вида с болотных крыс рода *Otomys* в Африке, указанных ранее как хомяки в работе А.А. Слудского (2014). Следует отметить, что род *Otomys* относится к сем. Muridae и не имеет отношения к хомякам. В недавно опубликованном исследовании (Van Der Mescht, Matthee, 2017) упоминается, что в ЮАР эта блоха входит в число 10 видов, найденных инфицированными чумой в природе, и принимает активное участие в циркуляции возбудителя в естественных биотопах.

X. frayi De Meillon, 1937

Капский тип ареала. Ареал: Южная Африка.

Хозяева: бушвельдская песчанка и натальская мышь.

При сборах блох в Национальном парке Крюгера в Южно-Африканской Республике при чесе 46 бушвельдских песчанок с 23 особей было собрано 140 блох *X. frayi* (Braack et al., 1996).

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. geldenhuysi De Meillon, 1949

Капский тип ареала. Ареал: Южная Африка – ЮАР (Зулуленд).

Хозяева: указаны представители рода *Tatera*

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. hipponax De Meillon, 1942

Капский тип ареала. Ареал: Южная Африка.

Хозяева: среди хозяев указывались гололапые песчанки и мыши – *Lemniscomys griselda*, натальская и южноафриканская сумчатая, а также скальные, или акацивые, крысы рода *Aethomys*.

Инфицированность возбудителем чумы: предположительно, является одним из двух основных переносчиков в очагах чумы Южной Анголы, где паразитирует на бушвельдской песчанке (A.J. et M.A. Gracio, 2011).

X. hussaini Sharif, 1930

Индийская подобласть. Ареал: Южная Азия – Индия (север).

Хозяева: индийская песчанка.

Инфицированность возбудителем чумы: информация по данному виду приведена в предыдущей публикации (Медведев и др., 2022б).

X. nesiotus (Jordan et Rothschild, 1908)

Малайский тип ареала. Ареал: Юго-Восточная Азия – Малайзия.

Хозяева: крыса *Rattus macleari* (Thomas, 1887).

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. nesokiae Ioff, 1946

Турано-Иранский тип ареала. Ареал: Средняя Азия.

Хозяева: основной хозяин – пластинчатозубая крыса (*Nesokia indica* (Gray, 1830)). Известен с туркестанской крысы, песчанок – краснохвостой (*Meriones libycus* Lichtenstein, 1823) и полуденной (*M. meridianus* (Pallas, 1773)). Имеются сборы с хищных – камышового (*Felis chaus* (Guldenstaedt, 1776)) и степного (*Felis lybica* Forster, 1780) котов, а также обыкновенной лисицы (*Vulpes vulpes* (L., 1758)).

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. nubica (Rothschild, 1903)

Палеарктическо-Восточноафриканский тип ареала. Ареал: Мавритания, Алжир, Тунис, Ливия, Египет, Синай, Ирак, Палестина, Сирия, Йемен, Иордания, Оман, Саудовская Аравия, Афганистан.

Хозяева: песчанки – *Gerbillus harwoodi* Thomas, 1901, *G. lowei* (Thomas et Hinton, 1923), *G. kempii* (Wroughton, 1906), египетская (*G. pyramidum* I. Geoffroy, 1825), бахромчатая (*G. robusta* (Greter, 1826)), *Taterillus gracilis* (Thomas, 1892); тушканчики – *Jaculus blanfordi* (Murray, 1884), египетский (*Jaculus jaculus* (L., 1758)), восточный (*Jaculus orientalis* Erxleben, 1777); мыши – *Praomys erythroleucus* (Temminck, 1853). Кроме того, отмечался еще на 16 видах из 11 родов грызунов и на 6 видах хищных родов *Vulpes*, *Felis*, *Ichneumia* и *Genetta*.

В Восточной Африке (Уганда) данный вид в небольшом числе встречался на широком спектре мелких млекопитающих из разных систематических групп, но массово отмечен только на песчанках – саванной (*Gerbilliscus validus* (Bocage, 1890)) и *Taterillus emini* (Thomas, 1892) (Moore et al., 2015).

Инфицированность возбудителем чумы: естественная зараженность чумой отмечена в Южной и Западной Африке (Ралль, 1958; Гончаров и др., 2013). Зараженные чумой блохи этого вида встречаются в Африке на представителях сем. Cricetidae (Гончаров и др., 2013; Слудский, 2014). В природных очагах чумы Восточной Африки, выявленных во втором десятилетии XX века, основным переносчиком первоначально считалась блоха *X. astia*. В связи с обнаружением в Индии низкой способности этого вида к передаче чумной инфекции, были проведены специальные исследования, установившие ошибочность определения вида и доказавшие присутствие на этой территории высокоэффективного переносчика – *X. nubica* (Иофф, 1941). В Уганде является одним из основных переносчиков чумы в очагах, связанных с песчанками рода *Tatera* (Moore et al., 2015).

X. occidentalis DeMeillon, 1938

Капский тип ареала. Ареал: Южная Африка – Намибия.

Хозяева: свистящие крысы (*Parotomys littledalei* Thomas, 1918).

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. papuensis (Jordan, 1933)

Папуасский тип ареала. Ареал: Юго-Восточная Азия – Новая Гвинея.

Хозяева: мыши – каштановая (*Pogonomys macrourus* (Milne-Edwards, 1877)) и домовая; крысы – мозаичнохвостые рода *Melomys* и рода *Rattus*.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. pestanai Ribeiro, 1975

Восточно-Африканский тип ареала. Ареал: Южная Африка – Ангола.

Хозяева: мышинные – индийская гололапая песчанка, виды родов *Aethomys*, *Lemniscomys*, *Pelomys* и *Praomys*.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. philoxera Hopkins, 1949

Капский тип ареала. Ареал: Южная Африка.

Хозяева: песчанки – Брантса (*Gerbilliscus brantsii* (A. Smith, 1836)) и бушвельдская. Кроме того, отмечалась на красной скальной крысе, полосатой и натальской мышах, обыкновенном землекопе (*Cryptomys hottentotus* (Lesson, 1826)) из сем. Bathyergidae и капской земляной белке (*Xerus inauris* (Zimmermann, 1780)) из сем. Sciuridae. Блохи этого вида собраны также с африканского хорька (*Ictonyx striatus* (Perry, 1810)) (Mustelidae).

Зараженность возбудителем чумы: инфицированные чумным микробом насекомые найдены в Южной Африке (Ралль, 1958; Гончаров и др., 2013). Зараженные чумой блохи этого вида встречались в Африке на представителях сем. Cricetidae (Слудский, 2014). По более ранним материалам, представленным Д. Дэвисом (Davis, 1953), большинство природных очагов чумы в Южной Африке связаны с песчанкой Брантса как основным носителем инфекции, и ее наиболее массовой блохой *X. philoxera* как основным переносчиком чумного микроба. Этот же автор сообщает со ссылкой на более ранние исследования, что инфицированные чумой блохи этого вида сохраняли возбудителя до шести месяцев, после чего эффективно передавали чумной микроб здоровым животным. Указывалось, что блоха *X. philoxera* является одним из основных переносчиков чумы и в Южной Анголе, где она паразитирует на бушвельдской песчанке (A.J. et M.A. Gracio, 2011).

X. phyllomae De Meillon, 1934

Капский тип ареала. Ареал: Южная Африка.

Хозяева: паразитирует преимущественно на бушвельдской песчанке.

Инфицированность возбудителем чумы: инфицированные насекомые найдены в Южной Африке (Гончаров и др., 2013). Зараженные чумой блохи этого вида встречаются в Африке на представителях сем. Cricetidae (Слудский, 2014).

X. piriei Ingram, 1928

Капский тип ареала. Ареал: Южная Африка.

Хозяева: песчанки – короткоухая, капская и бушвельдская, натальская мышь.

Инфицированность возбудителем чумы: инфицированные насекомые найдены в Южной Африке (Гончаров и др., 2013). Зараженные чумой блохи этого вида встречаются в Африке на представителях сем. Sycetidae (Слудский, 2014).

X. silvai Ribeiro, 1975

Восточно-Африканский тип ареала. Ареал: Восточная Африка.

Хозяева: песчанки рода *Gerbilliscus*.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. tanganyikensis Marcus, De Meillon et Davis, 1960

Восточно-Африканский тип ареала. Ареал: Восточная Африка.

Хозяева: песчанки рода *Gerbilliscus*.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. versuta Jordan, 1925

Восточно-Африканско-Капский тип ареала. Ареал: Восточная и Южная Африка.

Хозяева: мышинные – скальная крыса намакуа (*Aethomys namaquensis* (A. Smith, 1834)) и рода *Otomys*, натальская мышь; беличьи – охристая белка и полосатые белки рода *Funisciurus*.

Инфицированность возбудителем чумы: инфицированные блохи *X. versuta* найдены в Юго-Западной Африке (Гончаров и др., 2013). В Африке зараженных чумой блох этого вида собирали с мышей рода *Rhabdomys* (Слудский, 2014). В ЮАР *X. versuta* включен в список из 10 видов, найденных инфицированными чумой в природе (Van Der Mescht, Matthee, 2017).

X. vexabilis Jordan, 1925

Малайско-Папуасско-Центральноавстралийский тип ареала. Ареал: Малайзия, Папуа, Австралия, Гавайи.

Хозяева: 17 видов из 10 родов, среди них крысы – пушистохвостая кроличья (*Conilurus penicillatus* (Gould, 1842)), *Leporillus apicalis* (Gould, 1853), *L. conditor* (Sturt, 1848), *Pseudomys australis* Gray, 1832, *Rattus fuscipes* (Waterhouse, 1839), *R. leucopus* (Gray, 1867), *R. sordidus* (Gould, 1858), *R. tunneyi* (Thomas, 1904), *R. villosissimus* (Waite, 1898) и серая. Кроме того, вид отмечался на гребнехвостых сумчатых мышах из сем. Dasyuridae: *Dasyercus cristicauda* (Kreffl, 1867), *Dasyuroides byrnei* Spencer, 1896, *Dasyurus hallucatus* Gould, 1842, *Sminthopsis crassicaudata* (Gould, 1884). Имеются находки блох с большого бандикута (*Isoodon macrourus* (Gould, 1842)) из сем. Peramelidae (Бандикутовые).

Инфицированность возбудителем чумы: зараженные чумой блохи этого вида встречаются на Гавайских островах на крысах – *Rattus hawaiiensis* и черной (Гончаров и др., 2013; Слудский, 2014).

3. Группа видов “conformis”

X. blanci Smit, 1957

Западнопалеарктический, Средиземноморский тип ареала. Ареал: Северная Африка – Марокко и Алжир.

Хозяева: песчанки – североафриканская (*Gerbillus campestris* Levaillant, 1857), карликовая (*G. gerbillus* (Olivier, 1800)), египетская, Сундевалла, краснохвостая, марокканская (*Meriones grandis* Cabrera, 1907) (Beaucournu, Launay, 1990).

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. buxtoni Jordan, 1949

Центральнопалеарктический, Турано-Иранский тип ареала. Ареал: Передняя Азия – Иран (север).

Хозяева: песчанки – переднеазиатская (*Meriones tristrami* Thomas, 1892) и краснохвостая.

Инфицированность возбудителем чумы: блохи данного вида, зараженные чумным микробом, регистрировались в Иране (Гончаров и др., 2013). Имеются находки инфицированных чумной инфекцией блох этого вида в природе в Евразии на песчанках (Слудский, 2014). Более полная информация по данному виду приведена в предыдущей публикации (Медведев и др., 2022б).

X. conformis conformis (Wagner, 1903)

Центральнопалеарктический, Центральноазиатско-Турано-Иранский тип ареала. Ареал: Заволжье, Северо-Западный Прикаспий, Средняя Азия, Закавказье, Афганистан, Иран и Внутренняя Монголия.

Хозяева: отмечен на 71 виде хозяев, включая восемь видов из восьми родов из восьми семейств птиц. Основные хозяева: песчанки – краснохвостая и тамарисковая (*Meriones tamariscinus* (Pallas, 1773)), а также обыкновенный емуранчик (*Styloidipus telum* (Lichtenstein, 1823)).

Кроме того, блохи *X. c. conformis* регулярно встречаются на хомячках – монгольском (*Allocricetulus curtatus* (G.M. Allen, 1925)), Эверсмана (*A. evermanni* (Brandt, 1859)), сером (*Cricetulus migratorius* (Pallas, 1773)) и крысовидном (*Tscherskia triton* (de Winton, 1899)). Вид отмечался также на обыкновенной слепушонке (*Ellobius talpinus* (Pallas, 1770)), желтой пеструшке (*Eolagurus luteus* (Eversmann, 1840)) и многих видах песчанок – Чизмана (*Gerbillus cheesmani* Thomas, 1919), Вагнера, белуджистанской (*Gerbillus nanus* Blanford, 1885), Зарудного (*Meriones zarudnyi* Heptner, 1927), *M. chengi* Wang, 1964, персидской (*M. persicus* (Blanford, 1875)), когтистой, или монгольской (*M. unguiculatus* (Milne-Edwards, 1867)), Сундевалла, краснохвостой, полуденной и тамарисковой.

Инфицированность возбудителем чумы: зараженные чумным патогеном блохи этого вида в природе были собраны с песчанок рода *Meriones* (Гончаров и др., 2013; Слудский, 2014). Более полная информация по данному подвиду приведена в предыдущей публикации (Медведев и др., 2022б).

X. conformis mycerini (Rothschild, 1904)

Западно-Средиземноморско-Сахаро-Аравийский тип ареала. Ареал: Северная Африка – Алжир, Тунис и Сирия.

Хозяева: 19 видов из 10 родов 4 семейств грызунов. Среди них песчанки – североафриканская, Вагнера, карликовая, белуджистанская, египетская, Сундевалла, краснохвостая, королевская, переднеазиатская, жирнохвостая (*Pachyuromys duprasi* Lataste, 1880), дневная (*Psammomys obesus* Cretschmar, 1828), пушистохвостая. Кроме того, блох этого вида собирали с египетского тушканчика, мышей – каирской, домово́й, нательской и *Acomys dimidiatus* (Cretschmar, 1826), а также серой крысы.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. conformis coppensi Beaucournu, Houin et Rodhain, 1970

Восточно-Африканский тип ареала. Ареал: Восточная Африка – Эфиопия.

Хозяева: чернохвостая песчанка.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. cunicularis Smit, 1957

Западнопалеарктический, Западноевропейский тип ареала. Ареал: Испания.

Хозяева: европейский кролик (*Oryctolagus cuniculus* (L., 1758)).

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. gerbilli gerbilli (Wagner, 1903)

Туранский тип ареала. Ареал: Средняя Азия – Туркмения и Узбекистан, а также Передняя Азия – Иран.

Хозяева: основной хозяин – большая песчанка (*Rhombomys opimus* (Lichtenstein, 1823)). Кроме того, отмечен еще на 15 видах из 11 родов, включая хищных рода *Vulpes* и *Vormela*, и на трех видах птиц рода *Oenanthe*. Вид регистрировался на песчанках – тамарисковой и Зарудного; тушканчиках – малом (*Allactaga elater* (Lichtenstein, 1825)) и Северцова (*A. severtzovi* Vinogradov, 1925); сусликах – тонкопалом (*Spermophilopsis leptodactylus* (Lichtenstein, 1823)) и желтом (*Spermophilus fulvus* (Lichtenstein, 1823)).

Инфицированность возбудителем чумы: зараженные чумой блохи этого вида встречаются в Евразии на большой песчанке и видах рода *Meriones* (Слудский, 2014). Более

подробная информация по данному подвиду приведена в предыдущей публикации (Медведев и др., 2022б).

X. gerbilli caspica Ioff, 1950

Туранский тип ареала. Ареал: Средняя Азия (Туркмения и Узбекистан).

Хозяева: отмечался на каменке-плясунье (*Oenanthe isabellina* (Temminck, 1829)) и тонкопалом суслике.

Инфицированность возбудителем чумы: зараженные чумой блохи этого вида отмечались на территории Евразии на большой песчанке и видах рода *Meriones*. (Слудский, 2014). Более полная информация по данному подвиду приведена в предыдущей публикации (Медведев и др., 2022б)

X. gerbilli minax Jordan, 1926

Туранский тип ареала. Ареал: Средняя Азия, Казахстан, Китай.

Хозяева: основной хозяин – большая песчанка. Кроме того, блохи этого подвида встречены еще на 13 видах грызунов из девяти родов, включая серого хомячка, песчанок – краснохвостой, полуденной, тамарисковой и монгольской; тушканчика-прыгуна (*Allactaga sibirica* (Forster, 1778)); мышей – европейской (*Apodemus sylvaticus* (L., 1758)) и домово́й. Блохи подвида обнаружены и в гнездах пустынной каменки (*Oenanthe deserti* (Temminck, 1825)), каменки-плясуньи, а также на представителях хищных млекопитающих родов *Vulpes* и *Mustela*.

Инфицированность возбудителем чумы: естественная зараженность блох подвида отмечена в Прибалхашье и в Китае (Гончаров и др., 2013). Зараженные чумой блохи этого вида встречаются в Евразии на большой песчанке и видах рода *Meriones* (Слудский, 2014). Подробная информация по данному подвиду приведена в предыдущей публикации (Медведев и др., 2022б).

X. hirtipes Rothschild, 1913

Туранско-Центральноазиатский тип ареала. Ареал: Средняя Азия, Казахстан и Китай – Синьзянь-Уйгурский автономный район.

Хозяева: большая песчанка и многие другие мелкие млекопитающие, обитатели пустынных биотопов Средней и Центральной Азии.

Инфицированность возбудителем чумы: зараженные чумой блохи этого вида встречались в Евразии на видах рода *Meriones* и большой песчанке (Слудский, 2014). Более полная информация по данному виду приведена в предыдущей публикации (Медведев и др., 2022б)

X. magdalinae Ioff, 1935

Туранский тип ареала. Ареал: Средняя Азия и Китай.

Хозяева: афганская (*Ellobius fuscocapillus* Blyth, 1841) и обыкновенная слепушонки. Отмечался на хомячке Эверсмана и пластинчатозубой крысе.

Инфицированность возбудителем чумы: зараженные чумным микробом блохи найдены в Узбекистане (Гончаров и др., 2013) и в других регионах Евразии (Слудский, 2014).

X. nuttalli Ioff, 1930

Туранский тип ареала. Ареал: Средняя Азия – Туркмения.

Хозяева: большая песчанка, суслики – желтый и тонкопалый.

Инфицированность возбудителем чумы: зараженные чумным микробом блохи обнаружены в Туркмении (Гончаров и др., 2013) и в других регионах Евразии на большой песчанке (Слудский, 2014). Более развернутая информация по этому виду представлена в предыдущей публикации (Медведев и др., 2022б).

X. persica Ioff, 1946

Турано-Иранский тип ареала. Ареал: Туркмения и Афганистан.

Хозяева: персидская песчанка и обыкновенная лисица.

Инфицированность возбудителем чумы: информация по данному виду приведена в предыдущей публикации (Медведев и др., 2022б).

X. taractes Jordan et Rothschild, 1913

Сахаро-Аравийский тип ареала. Ареал: Северная Африка – Тунис, Алжир, Ливия и Египет.

Хозяева: песчанки – Шоу (*Meriones shawi* (Duvernoy, 1842)), краснохвостая, жирнохвостая, североафриканская и карликовая (*Gerbillus gerbillus* (Olivier, 1800)), а также восточный тушканчик.

Инфицированность возбудителем чумы: предполагается, что данный вид, паразитируя на песчанках, является одним из основных переносчиков чумы в ряде очагов Северной Африки (Атлас..., 2022).

X. tarimensis Yu Xin et Wang Dwenching, 1979

Центральноазиатский тип ареала. Ареал: Китай – Синьцзян-Уйгурский автономный район.

Хозяева: тушканчики – мохноногий (*Dipus sagitta* (Pallas, 1773) и длинноухий (*Euchoreutes naso* (Sclater, 1891))).

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. ramesis (Rothschild, 1904)

Западномедиземноморский-Сахаро-Аравийский тип ареала. Ареал: Северная Африка – Мавритания, Западная Сахара, Марокко, Алжир, Тунис, Ливия, Египет; Передняя Азия – Иордания, Ливан, Сирия и центральная часть Турции.

Хозяева: песчанки – дневная, египетская, карликовая, краснохвостая, Сундевалла, белуджистанская, жирнохвостая, пушистохвостая и Шоу, а также *Meriones shawi*; тушканчики – восточный, мыши – домовая и европейская. Блох собирали с хищных – камышового и степного котов, и ласки (*Mustela nivalis* L., 1766).

Инфицированность возбудителем чумы: является одним из основных переносчиков чумы в ряде очагов Северной Африки (Каримова, Неронов, 2007).

X. skrjabini Ioff, 1930

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

Хозяева: основной – большая песчанка. Паразитирует также на тушканчиках – тарбаганчике (*Pygeretmus pumilio* (Kerr, 1792) = *Alactagulus pumilo* (Kerr, 1792), малом суслике (*Spermophilus pygmaeus* (Pallas, 1778) и обыкновенном емуранчике. Кроме того, вид известен с мохноногого тушканчика, хомячка Эверсмана, серого хомячка и ряда видов песчанок – краснохвостой, полуденной, тамарисковой и монгольской.

Инфицированность возбудителем чумы: зараженные чумой блохи этого вида встречаются в Евразии на большой песчанке (Слудский, 2014). Более подробная информация по данному виду приведена в предыдущей публикации (Медведев и др., 2022б).

X. regis (Rothschild, 1903)

Турано-Иранский тип ареала. Ареал: Передняя и Средняя Азия.

Хозяева: песчанки – королевская и большая.

Инфицированность возбудителем чумы: информация по данному виду приведена в предыдущей публикации (Медведев и др., 2022б).

4. Группа видов “erilli”

X. cryptonella De Meillon et Hardy, 1954

Капский тип ареала. Ареал: Южная Африка.

Хозяева: капская земляная белка.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. erilli (Rothschild, 1904)

Капский тип ареала. Ареал: Южная и Западная Африка.

Хозяева: собран с бушвельдской песчанки и капской земляной белки; мангустов – желтого и полосатого (*Mungos mungo* (Gmelin, 1788)), сурикаты (*Suricata suricata* (Schreber, 1776)) и африканского хорька.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

5. Группа видов “*gratiosa*”

X. gratiosa Jordan et Rothschild, 1923

Сахаро-Аравийский тип ареала. Ареал: Северная Африка и Аравия.

Хозяева: встречен в гнездах средиземноморского буревестника (*Calonectris diomedea* (Scopoli, 1769)), а также прямохвостой качурки (*Hydrobates pelagicus* (L., 1758)).

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

6. Группа видов “*hirsuta*”

X. davisii DeMeillon, 1940

Капский тип ареала. Ареал: Южная и Западная Африка.

Хозяева: песчанки – южноафриканская и капская.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. demeilloni Haeselbarth, 1964

Капский тип ареала. Ареал: Южная и Западная Африка.

Хозяева: песчанки рода *Gerbillus*.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. hirsuta hirsuta Ingram, 1928

Капский тип ареала. Ареал: Южная Африка.

Хозяева: песчанки – капская и бушвельдская, виды рода *Gerbillus*; мыши рода *Otomys*.

Инфицированность возбудителем чумы: естественная зараженность возбудителем чумы отмечена у этого вида в Африке на представителях сем. Cricetidae (Слудский, 2014).

X. hirsuta multisetosa Haeselbarth, 1964

Капский тип ареала. Ареал: Южная Африка.

Хозяева: виды родов *Gerbillus*, *Gerbilliscus* и *Otomys*.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. hirsuta placidia De Meillon et Hardy, 1951

Капский тип ареала. Ареал: Южная Африка.

Хозяева: песчанки родов *Gerbillus* и *Gerbilliscus*, африканские болотные крысы рода *Otomys*.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. lobengulai De Meillon, 1930

Восточно-Африканский тип ареала. Ареал: Восточная Африка.

Хозяева: бушвельдская песчанка и капская песчанка.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. petteri Lumaret, 1962

Мадагаскарский тип ареала. Ареал: Мадагаскар.

Хозяева: гигантский хомяк (*Hypogeomys antimena* A. Grandidier, 1869) из сем. Nesomyidae, отмечен также на других мелких млекопитающих острова.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. sulcata Ingram, 1928

Капский тип ареала. Ареал: Южная Африка – Кару.

Хозяева: песчанки – капская и южноафриканская.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

7. Группа видов “nilotica”

X. humilis Jordan, 1925

Восточно-Африканский тип ареала. Ареал: Восточная Африка.

Хозяева: бахромчатая песчанка.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. coppensi Beaucourgn, Houin et Rodhain, 1970

Восточноафриканская подобласть. Ареал: Восточная Африка – Эфиопия.

Хозяева: чернохвостая песчанка (*Gerbilliscus nigricaudus* (Peters, 1878)).

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. debilis Jordan, 1925

Восточно-Африканский тип ареала. Ареал: Восточная Африка.

Хозяева: песчанки – чернохвостая и виды рода *Gerbillus*, а также обыкновенная рыженогая крыса (*Oenomys hypoxanthus*).

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено

X. nilotica (Jordan et Rothschild, 1908)

Восточно-Африканский тип ареала. Ареал: Восточная Африка.

Хозяева: песчанки – египетская и бахромчатая; нилотская травяная мышь, собран также с обыкновенной генетты (*Genetta genetta* (L., 1758)).

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. difficilis Jordan, 1925

Восточно-Африканский тип ареала. Ареал: Восточная Африка.

Хозяева: чернохвостая песчанка.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

8. Группа видов “*trispinus*”

X. moucheti Smit, 1958

Западно-Африканский тип ареала. Ареал: Центральная Африка – Камерун.

Хозяева: в гнездах врановых.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. trispinis tenuis Beaucournu et Kock, 1990

Восточно-Африканский тип ареала. Ареал: Восточная Африка.

Хозяева: гнезда птиц.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. trispinis trispinus Waterston, 1911

Капский тип ареала. Ареал: Южная Африка.

Хозяева: гнезда гигантской ласточки (*Cecropis senegalensis* (L., 1766)).

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

Неясная принадлежность к группе видов:

X. guanacha Beaucournu, Alcovar et Launay, 1989

Западно-Средиземноморский тип ареала. Ареал: Западное Средиземноморье.

Хозяева: домовая мышь и черная крысы.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

X. cuisancei Beaucournu et Morel, 1991

Восточно-Африканский тип ареала. Ареал: Южная Африка – Зимбабве.

Хозяева: красная скальная крыса.

Инфицированность возбудителем чумы: сведений в доступной литературе не найдено.

АНАЛИЗ УЧАСТИЯ БЛОХ РОДА *XENOPSYLLA* В ПОДДЕРЖАНИИ ЭНЗООТИИ ЧУМЫ В ЕЕ ПРИРОДНЫХ ОЧАГАХ ПО РЕГИОНАМ МИРА

Ранее были рассмотрены паразиты песчанок – виды блох рода *Xenopsylla*, обитающие на территории России, стран Закавказья, Казахстана, Средней и Центральной Азии. В частности, были обобщены данные об их роли в поддержании эпизоотического процесса (Медведев и др., 2022б). Ниже проанализирована роль блох рода *Xenopsylla* в функционировании природных очагов чумы в других регионах мира.

ЕВРАЗИЯ

Передняя Азия и прилегающие страны

Южнее границ стран бывшего СССР на обширной территории, расположенной от Африки до восточных рубежей Афганистана и Пакистана, функционируют 10 крупных природных очагов чумы (Варшавский, Козакевич, 1984; Атлас..., 2022). Большинство из них охватывает территории двух и более стран. Степень изученности этих очагов различна, но везде основными носителями чумного патогена считаются песчанки.

В западной части региона это такие виды, как персидская, Виноградова (*Meriones vinogradovi* Neptner, 1931), переднеазиатская и краснохвостая. На этих грызунах массово паразитирует блоха *Xenopsylla buxtoni*, которая и является основным переносчиком чумы в границах обозначенной территории (Klein, 1963). Локально в эпизоотический процесс в качестве основных или второстепенных переносчиков могут вовлекаться некоторые другие виды блох.

В восточной части этого региона основными носителями являются краснохвостая, персидская и индийская песчанки, а основными переносчиками – блохи *X. nuttalli*, *X. conformis* и *X. astia*. В литературе нами не встречены указания на находки зараженных чумой блох *X. hussaini* – массового паразита индийской песчанки в восточной части региона. Тем не менее, участие этого вида в чумных эпизоотиях в регионе представляется очень вероятным. При вспышках чумы в городах, поселках и на сельскохозяйственных предприятиях этого региона в эпизоотический процесс включаются черная и серая крысы и паразитирующие на них блохи. Среди них известные эффективные переносчики чумы – *X. cheopis*, *X. brasiliensis* и *X. astia* (Акиев, 1974; Peus, 1977; Варшавский, Козакевич, 1984; Каримова, Неронов, 2007; Shahraki et al., 2016; Maleki-Ravasan et al., 2017; Атлас..., 2022).

Помимо всего перечисленного, следует учитывать, что в восточной части Афганистана в прошлом неоднократно отмечены групповые вспышки чумы с явно местными первичными источниками заражения. В связи с этим, можно предположить наличие в данном регионе еще одного природного очага чумы, не связанного с песчанками (Каримова, Неронов, 2007). Из известных грызунов-чумоносителей в данной местности широко распространен красный сурок (*Marmota caudata* (Geoffroy, 1844))

с массово паразитирующей на нем блохой *Oropsylla silantiewi* (Wagner, 1898). Эти виды, вероятно, являются здесь основным носителем и основным переносчиком чумы.

Таким образом, из 11 природных очагов чумы, находящихся в Передней Азии, в 10 очагах в качестве основных переносчиков выступают блохи рода *Xenopsylla*. В шести из этих очагов основным переносчиком является *X. buxtoni*, в четырех – *X. nuttalli*, *X. conformis* и *X. astia*. При распространении инфекции в поселениях человека, и особенно на территории крупных городов, основную роль в циркуляции возбудителя чумы играют блохи *X. cheopis*, *X. brasiliensis* и *X. astia*.

Индия, Индокитай и острова акватории Тихого океана

Суммируя литературные сведения, на территории Индии можно условно выделить семь природных очагов чумы, из которых три расположены в предгорьях Гималаев, один – в центральной и западной частях страны и оставшиеся три находятся в южных штатах (Velimirovic, 1972; Базанова и др., 2009; Атлас..., 2022). Во всех этих очагах первоочередную роль как основному носителю чумы отводят индийской песчанке. Второстепенными носителями, но важнейшими как источники эпидемиологических осложнений, являются черная и серая крысы. Кроме них, в средней и северной частях страны второстепенным носителем является мягкошерстная крыса (*Millardia meltada* (Gray, 1837)), в южной части эту роль играют малая, или бенгальская (*Bandicota bengalensis* (Gray, 1835)), и индийская бандикоты, а также белохвостая древесная крыса (*Madromys blanfordi* (Thomas, 1881)). Основными переносчиками во всех очагах считаются блохи *Xenopsylla astia* (паразитирующая, преимущественно, на песчанках) и *X. cheopis* (блоха крыс). В северных очагах зарегистрировано также активное участие в эпизоотиях других паразитов крыс – аборигенного вида блох *Nosopsyllus penjabensis* (J. et R., 1921) и *N. fasciatus* (Bosc, 1800), который обитает на крысах также и в умеренных широтах. Ко второстепенным переносчиком в центральных и южных районах Индии относят другого паразита крыс – блоху *X. brasiliensis* (Ралль, 1958; Velimirovic, 1972; Ramalingaswami, 1995; Базанова и др., 2009; Атлас..., 2022; Rajamannar et al., 2022).

В 1983 г., в штате Химачал Прадеш, расположенном в северной части Индии, имела место вспышка чумы, следствием которой была гибель 17 из 22 заболевших людей (Gupta, Sharma, 2007). В 2002 г. в этом же штате из 16 заболевших чумой четыре человека скончалось. За несколько дней до появления симптомов чумы первичный больной охотился в горах, где обитает гималайский сурок (*Marmota himalayana* (Hodgson, 1841)). В данном районе отмечается северная граница ареала гималайского сурка, известного как основного носителя чумной инфекции в ряде природных очагов Тибета и на прилегающих к нему территориях. Можно предположить, что в штате Химачал Прадеш функционирует отдельный очаг, в котором основным носителем

чумной инфекции служит обитающий в горах гималайский сурок, а основными переносчиками – блохи *Callopsylla dolabris* (J. et R., 1911) и *Oropsylla silantiewi*.

В 1967–1968 г. на территории Непала отмечались две независимые вспышки чумы. В общей сложности из 37 больных чумой скончались 29 человек (Velimirovic, 1972). По всей видимости, заболевания обусловлены наличием на этой территории также отдельного природного очага чумы. Подобного описанному выше очагу на севере Индии, в данном очаге основным носителем патогена, вероятно, является гималайский сурок, а его основными переносчиками блохи *Callopsylla dolabris* и *Oropsylla silantiewi*.

В Мьянме (Бирме) имеются два значительных по площади очага чумы, природного и антропогенного типа, расположенных в горных районах центральной и северо-восточной части страны. Очаг чумы на северо-востоке поддерживается крысой Таннезуми (*Rattus tanezumi* (Temminck, 1845)) как основным носителем инфекции и блохой *X. cheopis* как переносчиком. В центральной части страны основными носителями патогена являются черная и малая крысы с основным переносчиком *X. cheopis* (Палль, 1958; Velimirovic, 1972; Атлас..., 2022).

В Таиланде отдельные природные очаги расположены в северо-западной части (вероятно, трансграничные с Мьянмой), в средней части страны (плато Корат) и на юге, по юго-восточным склонам хребта Танен-Таунджи. Во всех трех очагах основными носителями являются черная и малая крысы. В эпизоотическом процессе также активно участвуют в качестве второстепенных носителей бандикоты (*Bandicota indica*) и азиатская домовая многозубка. Эпизоотический процесс во всех очагах обеспечивается блохой *X. cheopis* как основного переносчика чумы (Палль, 1958; Velimirovic, 1972; Атлас..., 2022).

По территории Лаоса (Камбодже) полноценных сведений об особенностях пространственной дифференциации очагов чумы в литературных источниках не найдено. По характеру проявления эпидемических вспышек можно предположить, что циркуляция возбудителя чумы происходит независимо по меньшей мере в двух очагах чумы, расположенных на севере и юге страны. Основными носителями здесь считаются черная и серая крысы, но в эпизоотический процесс также вовлекается азиатская домовая многозубка. Основными переносчиками служат самые массовые на всех мелких млекопитающих блохи *X. cheopis* (Velimirovic, 1972; Атлас..., 2022).

Во Вьетнаме отсутствуют собственно природные очаги чумы, имеются лишь вторичные антропогенные, обусловленные приспособлением крыс к массовому обитанию в кровлях домов, где создаются условия и для успешной жизнедеятельности блох *Xenopsylla*. По особенностям эпидпроявлений в последние десятилетия условно можно разделить территорию, энзоотичную по чуме, на четыре отдельных очага. По одному

из них расположены в Северном и Центральном Вьетнаме, а два – в южной части страны. На северной очаговой территории, граничащей с провинциями Юньнань и Гуандун Китая, расположен очаг чумы с основным носителем – крысой Таннезуми и основным переносчиком – блохой *X. cheopis*. В очаге чумы в центральной части страны циркуляцию возбудителя чумы осуществляют черная, серая и малые крысы с основным переносчиком *X. cheopis* и второстепенным *X. vexabilis*. В южной части Вьетнама в эпизоотическом процессе основными носителями выступают черная и малая крысы, основным переносчиком служат блохи *X. cheopis* (Velimirovic, 1972; Базанова и др., 2011; Сунцов и др., 2011; Сунцов, Сунцова, 2013; Атлас..., 2022).

Среди островов Тихоокеанского региона в отношении чумной инфекции природные очаги наиболее известны на острове Ява и на Гавайских островах. Предполагают, что эти очаги чумы связаны с заносом инфекции в период третьей пандемии. На острове Ява наибольшая эпизоотическая активность приурочена к низкогорьям с фрагментарными рисовыми полями и не возделываемыми участками земли саваннового типа. Основными носителями патогена здесь выступают малые крысы, второстепенными считаются серебристобрюхая, или рисовая крыса (*Rattus argentiventer* (Robinson et Kloss, 1916)), малая бандикота, азиатская домовая многозубка, а в населенных пунктах довольно многочисленная черная крыса. В качестве основного переносчика повсеместно выступает массово паразитирующая на всех этих видах *X. cheopis* (Velimirovic, 1972).

На Гавайских островах в начале XX столетия сложились условия для формирования двух типов очагов чумы: антропоургических с черной и серой крысами как носителями инфекции и блохой *X. cheopis* как основным переносчиком; природных очагов в аграрных и естественных формациях этих территорий с основным носителем малой крысой и переносчиком блохой *X. vexabilis*. В 70-х годах прошлого века в результате осуществления массовых истребительных мероприятий очаги чумы на этих островах были ликвидированы (Сунцов, Сунцова, 2013; Атлас..., 2022).

Таким образом, можно констатировать, что в странах Южной и Юго-Восточной Азии, включая острова тихоокеанского региона, из 23 природных и антропоургических очагов чумы в 21 очаге роль основных переносчиков принадлежит блохам рода *Xenopsylla*. При этом в одном очаге эту роль выполняет *X. vexabilis*, один очаг обеспечивается тандемом видов *X. astia* – *X. cheopis*, в остальных 19 очагах единственным основным переносчиком выступает блоха *X. cheopis*.

Анализ особенностей эпизоотической активности, эпидемических проявлений и циркулирующих штаммов возбудителя позволил обосновать наличие на территории Китая не менее 23 самостоятельных природных очагов чумы (Вержужский, 2022). Основными носителями являются 12 видов млекопитающих: сурки (гималайский,

красный, серый, тарбаган), суслики (даурский, длиннохвостый, алашанский), полевки (Брандта и красноспинная), песчанки (большая и монгольская), а также в поясе субтропиков крыса Танезуми (раннее название – желтогорлая мышь). Еще несколько десятков видов мелких млекопитающих вовлекаются в эпизоотический процесс в качестве второстепенных или случайных носителей. В качестве основных переносчиков в природных очагах чумы Китая указывается 17 видов: *Amphipsylla primaris* (J. et R., 1915), *A. tuta* Wagner, 1928, *Callopsylla dolabris*, *C. sparsilis* J. et R., 1922), *Citellophilus tesquorum* (Wagner, 1898), *Stenophthalmus quadratus* Liu Chiying et Wu Houyong, 1960, *Frontopsylla luculenta* (J. et R., 1923), *Neopsylla abagaitui* Ioff, 1946, *N. pleskei* Ioff, 1928, *N. specialis* Jordan, 1932, *Nosopsyllus laeviceps* (Wagner, 1909), *Oropsylla silantiewi*, *Rhadinopsylla dahurica* J. et R., 1923, *R. li ventricosa* Ioff et Tiflov, 1946, а также *Xenopsylla cheopis*, *X. conformis* и *X. skrjabini*. Случайная или спорадическая вовлеченность в эпизоотический процесс отмечена еще у нескольких десятков видов блох, некоторых видов гамазовых и иксодовых клещей, а также вшей (The Atlas..., 2000; Никитин и др., 2009; Guo et al., 2020; Атлас..., 2022; Вержуцкий, 2022).

Среди 23 описанных природных очагов чумы Китая блохи рода *Xenopsylla* являются единственными основными переносчиками, либо входят в число основных переносчиков в пяти очагах: 1) Эрлянском (*X. conformis*, совместно с *Nosopsyllus laeviceps* и *Neopsylla pleskei*), 2) Джунгарском (*X. skrjabini*), 3) Юньнаньском равнинном, 4) Гуандунском равнинном и 5) Фуцзянском равнинном (во всех – *X. cheopis*). Еще в одном, Маньчжурском очаге, на фоне активных эпидемических вспышек чумы в городах и населенных пунктах, имелись находки зараженных чумой блох *X. cheopis*.

На территории Монголии в прошлом и в настоящее время известны 45 природных очагов чумы (Вержуцкий, Адъясурэн, 2019; Атлас ..., 2022). Естественная зараженность чумой зарегистрирована у 19 видов теплокровных животных, среди которых семь видов в единичных или во многих очагах играют роль основных носителей (Bolormaa et al., 2010; Адъясурэн и др., 2014). Наибольшее значение имеет сурок-тарбаган (*Marmota sibirica* (Radde, 1862)), выступающий основным носителем патогена в 37 очагах чумы. Естественная зараженность возбудителем чумы зарегистрирована у 28 видов блох, среди которых семь видов являются основными переносчиками инфекции: *Citellophilus tesquorum*, *Nosopsyllus laeviceps*, *Neopsylla pleskei*, *Oropsylla silantiewi*, *Paradoxopsyllus scorodumovi* Scalon, 1935, *P. dashidorzhii* Scalon, 1953 и *Xenopsylla skrjabini*. Блоха *X. skrjabini* выступает как единственный основной переносчик патогена в Южно-Гобийском природном очаге чумы (основной носитель – большая песчанка) и как один из основных переносчиков вместе с блохами *Nosopsyllus laeviceps* и *Neopsylla pleskei* в Замын-Удском природном очаге (основной носитель – монгольская песчанка).

На территории России и других стран, ранее входивших в состав СССР, в настоящее время расположено 45 природных очагов чумы. Среди них к сусликовому типу относятся восемь очагов, к сурочьему – пять очагов, к песчаночьему – 25 очагов, к полевочьему – пять очагов, к смешанным типам – два очага (Кадастр ..., 2016). В 24 из 25 природных очагов чумы песчаночьего типа на территории России и сопредельных стран блохи рода *Xenopsylla* являются основными переносчиками либо входят в их число. Это, в частности, блоха *X. skrjabini* в Урало-Эмбинском пустынном, Предустюртском пустынном, Устюртском пустынном, Северо-Приаральском пустынном, Арыкумско-Дарьялыктакырском (Зааральском) пустынном, Мангышлакском пустынном, Приаральско-Каракумском пустынном, Прибалхашском пустынном, Таукумском пустынном очагах; *X. hirtipes* – в Каракумском пустынном очаге; *X. g. gerbilli* – в Копетдагском пустынном очаге; *X. g. minax* – в Бетпақдалинском пустынном очаге и Мойынкумском пустынном очагах; *X. conformis* – в Волго-Уральском песчаном, Приараксинском низкогорном и Закавказском равнинно-предгорном очагах; *X. gerbilli* – в Арыкумско-Дарьялыктакырском пустынном очаге. Только в Прикаспийском песчаном очаге основной переносчик – это *Nosopsyllus laeviceps* (Природные ..., 2004; Кадастр ..., 2016; Обеспечение ..., 2018). В природных очагах других типов вовлечение блох рода *Xenopsylla* в чумной эпизоотический процесс является случайным (Медведев и др., 2022б).

Африка

В Африке эпидемические и эпизоотические проявления чумы регистрировались ежегодно с разной частотой и периодичностью во всех ее странах. Для этого континента характерно наличие десятков самостоятельных очагов чумы с большим разнообразием основных носителей и переносчиков.

Северная часть Африканского материка

Природные очаги чумы известны в южной части Марокко, в среднем широтном поясе Алжира, на юге Туниса, в северо-западной и северо-восточной частях Ливии, а также в средней и южной частях Египта (Варшавский и др., 1971). Малек с соавторами (Malek et al., 2016) привела сведения за период с 1940 по 2015 г. о 49 вспышках чумы на людях в данном регионе с заболеванием 7612 человек. Эпидемические проявления зарегистрированы в 30 локализациях, которые условно можно отнести к семи природным очагам чумы. Судя по динамике эпидемических проявлений, вспышки чумы в городах этого региона были связаны либо с заносом инфекционного начала с кораблями в морские порты, либо с проникновением возбудителя из природных очагов. И в тех, и в других случаях появление чумного микроба в портовых городах находило исключительно благоприятную среду с обилием серых и черных крыс как чувствительных носителей и блохи *X. cheopis* как высокоэффективного переносчика.

Природные очаги чумы Северной Африки изучены недостаточно хорошо, можно лишь предполагать, что, как минимум, в большинстве из них основным носителем чумы выступает наиболее многочисленная песчанка Шоу. Нельзя исключить, что в некоторых очагах в этой роли или как второстепенные/дополнительные носители могут выступать мелкие песчанки рода *Gerbillus*, дневные песчанки, в Среднем Египте – краснохвостая песчанка и каирская мышь, в Южном Египте – нилотская травяная мышь.

Одним из основных переносчиков в природных очагах чумы Северной Африки служит блоха *Xenopsylla taractes*, массово паразитирующая на песчанках Шоу и краснохвостой. По литературным данным (Hopkins, Rotschild, 1953; Misonne, 1977; Beaucourgn, Launay, 1990), этот вид встречается в Египте, Алжире, Тунисе и Ливии. Кроме того, вероятными основными переносчиками на этой территории могут быть *X. ramesis* и *Nosopsyllus henleyi* (Roths., 1904) (на всех североафриканских песчанках) и *Sinosternus cleopatrae* (наиболее часто паразитирующий на мелких песчанках). В городах и пригородной зоне роль основных переносчиков отводится блохе *X. cheopis*. В целом, все исследователи подчеркивают слабую изученность как носителей, так и переносчиков чумы в Северной Африке (Козакевич и др., 1971; Каримова, Неронов, 2007; Malek et al., 2016; Атлас ..., 2022). Предположительно, из семи природных очагов чумы, расположенных в этой части Африканского континента, во всех роль основных переносчиков (единственных или входящих в состав основных в поливекторных очагах) играют блохи рода *Xenopsylla*.

В Северо-Западной Африке природный очаг чумы выявлен в Западной Сахаре и Мавритании. Основные носители – дневная и египетская песчанки, основные переносчики – блохи *X. ramesis* и *Sinosternus cleopatrae* (Roths., 1903) (Klein et al., 1975a, b; Попов и др., 2005; Каримова, Неронов, 2007; Атлас ..., 2022).

Западная Африка

Природные очаги чумы известны или предполагаются на территории Ганы, Нигерии и Сенегала. В первых двух странах наиболее вероятный носитель – гамбийская крыса, вероятные переносчики – блохи рода *Xenopsylla*. В Сенегале прослеживается наличие двух природных очагов чумы – в центральной и северной частях страны и на ее южной границе. В обоих очагах роль основных носителей выполняют натальская мышь, возможно, что в отдельных регионах в этом качестве выступают также нилотская травяная мышь и гамбийская крыса. Повсеместно роль основного переносчика играет блоха *X. cheopis* (Ралль, 1958; Варшавский и др., 1971; Атлас ..., 2022).

Центральная Африка

Энзоотичность по чуме установлена в четырех самостоятельных очагах в Анголе: один очаг, в последние десятилетия не проявляющий себя, находится на севере республики, один – в центральной части страны и два – на юге (Атлас ..., 2022). В северных

очагах основные носители патогена – натальская мышь и многососковая мышь (*Mastomys coucha* (A. Smith, 1834)), основные переносчики – блохи *X. brasiliensis* и *X. cheopis*, в южных – основной носитель бушвельдская песчанка, основные переносчики – блохи *X. philoxera* и *X. hipponax* (Gracío, Gracío, 2011).

Восточная Африка

Здесь находится большое число природных очагов чумы, связанных с разными носителями и переносчиками. В Конго (Заир) представлены два самостоятельных природных очага чумы, отстоящих друг от друга на 300 км. Оба расположены на северо-востоке страны в районах Верхний Итури и Северный Киву. В первом основными носителями считаются натальская мышь и абиссинская лесная крыса (*Arvicanthis abyssinicus* (Rüppell, 1842)), во втором к этим же видам добавляется еще один мас-совый грызун – черная крыса. Основными переносчиками в очагах чумы в Верхнем Итури являются блохи *Xenopsylla brasiliensis* (наиболее массово представленная на мышах рода *Mastomys*) и *Dinopsyllus lupus* J. et R., 1913 (паразитирует в основном на мышах рода *Arvacanthis*). В очаге чумы на территории Северного Киву к этим видам прибавляется блоха *X. cheopis*, имеющая очень высокую численность на черной крысе во всех битобах, включая природные (Pollitzer, 1952; Ралль, 1958; Misonne, 1977; Атлас ..., 2022).

В Замбии чума активно проявлялась в двух далеко разобщенных географических районах – на востоке и на западе страны. В обоих очагах одним из основных носителей чумы считается натальская мышь, но в Западной Замбии вторым основным носителем патогена является и саванная песчанка. Основными переносчиками повсеместно считаются блохи *X. cheopis* и *X. brasiliensis*, в западной части страны к ним добавляется *X. nubica* (Атлас ..., 2022).

В Кении выделяют, по меньшей мере, пять эпизоотически активных районов, с самостоятельной циркуляцией возбудителя чумы. Основными носителями чумы в Кении являются мыши – нилотская травяная и натальская, а основными переносчиками – блохи *Dinopsyllus lupus* J. et R., 1913 и *Xenopsylla brasiliensis* (Атлас ..., 2022).

На территории Малави выделяются, как минимум, два отдельных природных очага чумы – в северной и южной частях страны. Основной носитель в обоих районах – натальская мышь, но в урбоценозах в эпизоотический процесс включается также черная крыса. Основными же переносчиками патогена, соответственно, служат блохи *X. brasiliensis* и *X. cheopis* (Атлас ..., 2022).

На территории Сомали в прошлом отмечались множественные вспышки чумы. Учитывая особенности локализации заболеваний, различия в ландшафтах и фауне обитающих здесь грызунов, можно предполагать, что здесь представлены как мини-

мум три очага чумы. Основным носителем патогена в них, вероятно, служит бахромчатая песчанка, а его основным переносчиком – блоха *X. philoxera*. Состав второстепенных носителей и переносчиков варьирует в каждом из очагов.

В Танзании выделяются три природных очага чумы: южнее оз. Виктория, на западных и южных склонах горы Килиманджаро и очаг Иринга в центральной части страны. Основными носителями считаются мыши – натальская, нилотская травяная и *Arvicanthis nairobae* J.A. Allen, 1909, основными же переносчиками – блохи *Xenopsylla brasiliensis*, *Dinopsyllus lupus* и *Ctenophthalmus nyikensis* Smit, 1962 (Ралль, 1958; Ziwa et al., 2013; Атлас ..., 2022)

Территория Уганды известна своей энзоотичностью по чуме с давних пор и по настоящее время. Эпидемические и эпизоотические проявления характерны для всех ее районов. Тем не менее исследователи выделяют четыре участка с наиболее устойчивыми проявлениями инфекции, которые можно условно считать отдельными природными очагами чумы. По-видимому, во всех этих очагах изначально основным носителем чумы являлась натальская мышь, а основным переносчиком – блоха *X. brasiliensis*. В 20–30-е гг. XX столетия в эпизоотиях стала активно участвовать широко распространившаяся в Уганде черная крыса с ее паразитом – блохой *X. cheopis*. Они включились в циркуляцию патогена в качестве второго основного переносчика (Ралль, 1958; Козакевич и др., 1971; Попов и др., 2005; Amatre et al., 2009; Атлас ..., 2022).

Южная Африка

Юг континента известен множеством природных очагов чумы, что обусловлено преобладанием здесь открытых ксерофитных ландшафтов, населенных норвыми животными, включая основных носителей патогена – песчанок. Уже в середине прошлого века исследователи пришли к заключению, что ведущее значение в циркуляции чумы на обширных территориях Южной Африки (Davis, 1953) имеют песчанки родов *Gerbillicus* и *Desmodillus*. На песчанках в Южной Африке наиболее многочисленны блохи *X. philoxera* и *X. piriei*, выполняющие роль основных переносчиков чумы в природных очагах.

От песчанок заражаются многососковые мыши *Mastomys natalensis* и *M. coucha*, многочисленные как в природных, так и в урбанистических станциях. Среди этих мышей нередко регистрировали продолжительные самостоятельные эпизоотии. Они служат связующим звеном, передающим инфекцию в населенные пункты, многие из которых плотно заселены черной крысой *Rattus rattus*, обеспечивающей активные эпизоотии чумы в урбоценозах и служащей основным первичным источником вспышек чумы на людях. На песчанках в Южной Африке наиболее многочисленны блохи *X. philoxera* и *X. piriei*, выполняющие роль основных переносчиков чумы в природных

очагах, на черной крысе массово паразитирует *X. cheopis*, обеспечивая эпизоотии и заражения людей в населенных пунктах. В эпизоотическом процессе активно участвуют как «промежуточное звено», массовые паразиты многососковых мышей *X. brasiliensis* (Pollitzer, 1952; Davis, 1953; Ралль, 1958; Козакевич и др., 1972; Атлас..., 2022).

В северной части Ботсваны основные носители патогена – короткоухая песчанка и мыши – натальская и многососковая, а основные переносчики – блохи *X. piriei* и *X. brasiliensis*. На юге же этой страны основным носителем считается бушвельдская песчанка, а основным переносчиком – блоха *X. philoxera*. В Зимбабве природные очаги чумы расположены в западной и восточной частях страны на плато Мотабин и Машона. Основным носителем чумы в обоих случаях считается бушвельдская песчанка, в эпизоотии вовлекается также ряд видов крыс, мышей и земляных белок. Основным же переносчиком повсеместно служит блоха *X. philoxera* (Munyenyiwa et al., 2019). В Лесото природный очаг чумы расположен в западной части страны. Основной носитель – песчанка Брантса, основной переносчик – *X. philoxera*. В Мозамбике вероятный природный очаг чумы расположен в южной части страны (Атлас ..., 2022). Основной носитель – натальская мышь, основной переносчик – *X. brasiliensis*. В эпизоотиях в естественных экосистемах принимают участие и другие виды грызунов и блох, в урбоценозах ведущую роль играют черная крыса и ее массовый паразит – блоха *X. cheopis*.

В Намибии энзоотична по чуме большая часть территории страны. С севера на юг выделяются три природных очага чумы, привязанных к горным плато Овамбо, Дамара и Нама, а также очаг, находящийся в пустынном низкогорье Карру по правобережью р. Оранжевая. Во всех очагах основными носителями считаются бушвельдская песчанка с основным переносчиком – блохой *X. philoxera*, а также короткоухая песчанка с ее наиболее массовым паразитом – блохой *X. piriei*. В северной части страны значительную роль в эпизоотиях чумы принимает натальская мышь с основным переносчиком – блохой *X. brasiliensis* (Shangula, 1998).

В Южно-Африканской Республике (ЮАР) выделяются три очага чумы, находящиеся в Капской провинции, на территории Оранжевой Республики и в Трансваале (Davis, 1953; De Meillon et al., 1961; Атлас ..., 2022). Основными носителями возбудителя чумы во всех очагах ЮАР являются песчанки – бушвельдская, короткоухая и Брантса. В природных биотопах основными переносчиками чумного микроба служат блоха *X. philoxera* – паразит песчанок рода *Gerbillicu*, блоха *Xenopsylla piriei* – паразит короткоухой, или песчанки-намаквы. В качестве главного транзитного фактора передачи инфекции от песчанок в жилища человека выступают мыши – многососковая и натальская, ведущие полусинантропный образ жизни. В населенных пунктах ЮАР усиливается роль переносчиков и носителей патогена – блох *X. brasiliensis* и *X. cheopis*, а также их хозяев – черной и серой крыс.

Мадагаскар

На Мадагаскаре эпизоотии чумы регистрируются на приподнятых плато в средней центральной и северной частях острова. Основной носитель повсюду – черная крыса, в качестве второстепенных носителей в эпизоотии вовлекаются завезенная из Юго-Восточной Азии в начале XX столетия азиатская многозубка и некоторые аборигенные виды мелких млекопитающих. Роль основных переносчиков в урбанизированных станциях выполняют блохи *X. cheopis*, в природных биотопах к ним добавляется эндемичный вид, паразитирующий на широком спектре представителей местной фауны – блоха *Synopsyllus fonquerniei* (Duchemin, 2003; Andrianaivoarimanana et al., 2013; Атлас ..., 2022).

Таким образом, в целом на территории Африканского континента предварительно можно выделить наличие 52 отдельных природных очагов чумы. Во всех этих очагах отмечается от одного до четырех основных переносчиков инфекции, при обязательном участии в их числе блох рода *Xenopsylla*. Среди этих основных переносчиков в разных очагах имеются восемь представителей рассматриваемого рода: *X. brasiliensis*, *X. cheopis*, *X. hipponax*, *X. nubica*, *X. philoxera*, *X. piriei*, *X. ramesis*, *X. taractes*. Еще четыре вида – *X. eridos*, *X. hirsute*, *X. phyllomae* и *X. versuta* – можно отнести ко второстепенным или случайным переносчикам, у которых отмечена зараженность чумным микробом. Более тесных связей с чумным микробом у представителей этого рода нигде в мире, кроме Африки, не отмечается.

Северная и Южная Америка

В Северной Америке очаги чумы расположены в Канаде, США и Мексике. В Канаде энзоотичные по чуме территории расположены на юге провинций Британская Колумбия и Саскачеван у границы с США. В провинции Альберта очаг чумы находится на значительном удалении как от других очагов чумы в Канаде, так и от участков с регистрируемой эпизоотической активностью за границей страны. Основные носители и переносчики чумы в Альберте и Саскачеване, соответственно, суслик Ричардсона (*Urocitellus richardsonii* (Sabine, 1822)) и блоха *Oropsylla idahoensis* (Baker, 1904), в Британской Колумбии – желтобрюхий сурок (*Marmota flaviventris* (Audubon et Bachman, 1841)) и блоха *Thrassis acamantis* (Roths., 1905) (Plague ..., 1963; Атлас ..., 2022).

На территории США от западного побережья примерно до 100 меридиана имеется не менее 30 отдельных, относительно самостоятельных, природных очагов чумы, имеющих различный спектр носителей и переносчиков. Большая часть их связана с сусликами. В качестве основных носителей выступают пять видов сусликов: *Otospermophilus beecheyi* (Richardson, 1829) (очаги Калифорнии и Орегона); суслик Ричардсона (Вайоминг, Монтана, Невада и Северная Дакота); *Urocitellus columbianus*

(Ord, 1815) (Орегон, Вашингтон и Монтана); *U. armatus* (Kennicott, 1863) (Айдахо, Монтана, Юта, Невада, Вайоминг и Вашингтон); *Otospermophilus variegatus* (Erxleben, 1777) (Юта, Аризона, Колорадо, Нью-Мексико). Имеются природные очаги чумы, связанные со следующими видами луговых собачек: *Synomys ludovicianus* (Ord, 1815) (от Монтаны и Северной Дакоты на границе с Канадой до Нью-Мексико и Техаса на юге), *S. gunnisoni* (Baird, 1855) (Юта, Колорадо, Аризона, Нью-Мексико), *S. leucurus* Merriam, 1890 (Юта, Вайоминг, Колорадо). В штате Юта в эпизоотический процесс спорадически вовлекается и *S. parvidens* J.A. Allen, 1905, но этот вид, вследствие локальности и малочисленности его поселений, не может выступать в качестве основного носителя чумы. На территории штатов Айдахо, Монтана и Вайоминг известны очаги чумы, в которых циркуляция возбудителя обеспечивается желтобрюхим сурком. На юге и юго-западе страны имеются природные очаги, где основными носителями являются хомяки *Neotoma lepida* Thomas, 1893 (Калифорния, Невада, Юта), *N. albigula* Hartley, 1894 (Аризона, Нью-Мексико) и *N. albigula* Hartley, 1894 (Оклахома и Техас). В Калифорнии существует природный очаг с основным носителем – калифорнийской полевкой (*Microtus californicus* (Peale, 1848)) (Eskey, Haas, 1940; Pollitzer, 1952; Plague ..., 1963). Во всех случаях основные переносчики входят в число массовых видов блох перечисленных основных носителей, ни в одном из этих очагов блохи рода *Xenopsylla* участия в эпизоотическом процессе не принимают (Wheeler, Douglas, 1941; Barnes, 1982; Holms, 2003; Атлас ..., 2022).

На Северо-Американском континенте, кроме США и Канады, энзоотичная по чуме территория известна в северной части Мексики (окрестности пустынь Сонара и Северная Меса). Имеется не менее трех отдельных природных очагов чумы, во всех очагах основным носителем выступает мексиканская луговая собачка (*Synomys mexicanus* Merriam, 1892), на некоторых участках в эпизоотическом процессе принимают участие крысы рода *Neotoma* и некоторые другие представители местной фауны из мелких млекопитающих. Основным переносчиком считается блоха луговых собачек *Oropsylla hirsutus* (Baker, 1895), массово встречается также полизоидный вид *Pulex simulans* Baker, 1895. Блохи рода *Xenopsylla* не принимают участие в эпизоотических проявлениях (Eskey, Haas, 1940; Gage, Kosoy, 2005; Атлас ..., 2022).

То же самое можно заключить о природных очагах Южной Америки, где энзоотичная по чуме территория известна в Аргентине, Боливии, Перу, Эквадоре, Венесуэле и Бразилии. Пространственная структура природных очагов чумы здесь изучена недостаточно. По локализации эпизоотических и эпидемических проявлений в недавнее время и в прошлом можно предположить, что на этой территории имеется не менее 20 отдельных участков с самостоятельной циркуляцией возбудителя чумы. В большинстве энзоотичных по чуме стран континента основными носителями чумы являются

различные виды из семейства морских свинок (Caviidae), представители более чем десяти родов из семейства хомяковых (Cricetidae), несколько видов шиншилл сем. Chinchillidae и некоторые другие млекопитающие. Основными переносчиками служат примерно десять–двенадцать видов блох, в большинстве это представители широко распространенного на континенте рода *Polygenis*. Наиболее известен как высокоэффективный переносчик, массово паразитирующий на широком спектре мелких млекопитающих почти во всех странах Южной Америки, блоха *P. bohlsi* (Wagner, 1901). Из представителей рода *Xenopsylla* отмечено спорадическое вовлечение в эпизоотический процесс блох *X. cheopis* и *X. brasiliensis*, достаточно многочисленных в городах и других населенных пунктах, но эти виды нигде на континенте не выступают в качестве основных переносчиков чумы (Plague ..., 1963; Tavares et al., 2012; Schneider et al., 2014; Атлас ..., 2022).

Таким образом, во всем мире можно предположить существование, как минимум, 255 отдельных природных очагов чумы, в которых циркуляция возбудителя происходит независимо от других. Среди них в 114 очагах единственными основными переносчиками или переносчиками, входящими в пул основных, являются блохи рода *Xenopsylla*. При этом из 21 вида блох этого рода, найденных естественно инфицированными чумным микробом в природе, 17 видов в том или ином числе очагов считаются основными переносчиками этого патогена. Роль блох рода *Xenopsylla* в энзоотии чумы на разных территориях неодинакова. Так, в странах Африки известно 52 природных очага чумы, причем во всех без исключения единственным или одним из основных переносчиков чумы служат блохи этого рода. В странах Ближнего Востока из 11 природных очагов чумы в 10 очагах основными переносчиками чумы считаются блохи рода *Xenopsylla*. В Индии, странах Юго-Восточной Азии и Океании в 21 из 23 известных очагов чумы роль основных переносчиков выполняют представители этого рода. Существенно меньше значение этой группы блох в энзоотии чумной инфекции в глубине Евразии, где большинство таких очагов связано с песчанками в пустынях и полупустынях Средней и Центральной Азии. И, наконец, в 56 природных очагах чумы Северной и Южной Америк значение блох этого рода исчерпывается случайными вовлечениями в эпизоотический процесс в урбоценозах городов и других населенных пунктов океанических побережий.

По всей видимости, блохи рода *Xenopsylla*, первично связанные в своем происхождении с восточноафриканскими песчанками, иррадиировали в плейстоцене вместе с этой группой прокормителей по открытым пространствам Евразии. Приблизительно 2,5–3 тысячи лет назад произошла встреча чумного микроба, существовавшего в его древней естественной среде обитания – в блохах *Oropsylla silantiewi* в микробиоценозах сурков горных систем Центральной Азии, с блохами рода *Xenopsylla*, парази-

тирующими на песчанках. Возбудитель чумы освоил новую экологическую нишу и, благодаря этому, последовательно заселил многие низкогорья и равнины Азиатского материка. В самом начале нашей эры, вероятно в Индии, состоялось важнейшее событие – чумной микроб встретился с блохами крыс – *X. cheopis*, *X. brasiliensis* и *X. astia*. Первый вид оказался идеальным для поддержания жизнедеятельности инфекции в урбоценозах при обилии своего основного прокормителя – черной крысы. Спорадическая заболеваемость чумой при вялотекущих эпизоотиях в горных очагах чумы сурчиного типа сменилась резким увеличением частоты эпизоотических циклов, нарастанием вирулентности и эпидемическим последствием, нашедшим свое максимальное развитие во время трех печально известных пандемий чумы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Адьяасурэн З., Цэрэнноров Д., Мягмар Ж., Ганхуяг Ц., Отгонбаяр Д., Баяр Ц., Вержуцкий Д.Б., Ганболд Д., Балахонов С.В. 2014. Современная ситуация в природных очагах чумы Монголии. Дальневосточный журнал инфекционной патологии 25: 22–25. [Ad"yaasuren Z., Cerenonov D., Myagmar ZH., Ganhuuyag C., Otgonbayar D., Bayar C., Verzhuckij D.B., Ganbold D., Balahonov S.V. 2014. Sovremennaya situaciya v prirodnyh ochagah chumy Mongolii. Dal'nevost. zhurn. infekc. patol. 25: 22–25. (In Russian)].
- Акиев А.К. 1974. К вопросу о природной очаговости чумы в Северо-Восточном и Восточном Иране. Проблемы особо опасных инфекций 4 (38): 5–9. [Akiev A.K. 1974. K voprosu o prirodnoj ochagovosti chumy v Severo-Vostochnom i Vostochnom Irane. Problemy osobo opasnyh inf. 4 (38): 5–9. (In Russian)].
- Атлас природных очагов чумы России и зарубежных государств. Под ред. А.Ю. Поповой, В.В. Кутырева. 2022. Калининград, РА Полиграфычъ, 348 с. [Atlas prirodnyh ochagov chumy Rossii i zarubezhnyh gosudarstv / pod red. A.Yu. Popovoj, V.V. Kutyreva. 2022. Kaliningrad, RA Poligrafyich. 348 pp. (In Russian)].
- Базанова Л.П., Марамович А.С., Никитин А.Я., Косилко С.А., Окунев Л.П., Иннокентьева Т.И., Воронова Г.А. 2009. Эпизоотологическая характеристика природных очагов чумы Индии. Медицинская паразитология и паразитарные болезни 3: 60–63. [Bazanova L.P., Maramovich A.S., Nikitin A.YA., Kosilko S.A., Okunev L.P., Innokent'eva T.I., Voronova G.A. 2009. Epizootologicheskaya harakteristika prirodnyh ochagov chumy Indii. Meditsinskaya parazitologiya i parazitarnye bolezni 3: 60–63. (In Russian)].
- Базанова Л.П., Марамович А.С., Никитин А.Я., Окунев Л.П., Иннокентьева Т.И., Косилко С.А., Воронова Г.А. 2011. Эпизоотологическая оценка возможности заноса чумы из Вьетнама на территорию России. Медицинская паразитология и паразитарные болезни 2: 54–58. [Bazanova L.P., Maramovich A.S., Nikitin A.YA., Okunev L.P., Innokent'eva T.I., Kosilko S.A., Voronova G.A. 2011. Epizootologicheskaya ocenka vozmozhnosti zanosa chumy iz V'etnama na territoriyu Rossii. Med. parazitol. i parazitarnye bolezni 2: 54–58. (In Russian)].
- Варшавский С.Н., Козакевич В.П. 1984. Биоценотическая структура и ландшафтные особенности зарубежных очагов чумы в Передней и Юго-Западной Азии. Бюллетень Моск. общества испытателей природы 1 (89): 13–20. [Varshavskij S.N., Kozakevich V.P. 1984. Biocenoticheskaya struktura i landshaftnye osobennosti zarubezhnyh ochagov chumy v Perednej i Yugo-Zapadnoj Azii. Byulleten' Mosk. obshchestva ispytatelej prirody 1 (89): 13–20. (In Russian)].

- Варшавский С.Н., Козакевич В.П., Лавровский А.А. 1971. Природная очаговость чумы в Северной и Западной Африке. Проблемы особо опасных инф. 3 (19): 149–159. [Varshavskij S.N., Kozakevich V.P., Lavrovskij A.A. 1971. Prirodnaya ochagovost' chumy v Severnoj i Zapadnoj Afrike. Problemy osobo opasnyh inf. 3 (19): 149–159. (In Russian)].
- Вашенко В.С. 1984. Блохи и возбудители бактериальных болезней человека и животных. Паразитологический сборник 32: 79–23. [Vashchenok V.S. 1984. Blohi i vzbuditeli bakterial'nyh boleznej cheloveka i zhivotnyh. Parazitologicheskij sbornik 32: 79–123. (In Russian)].
- Вержущий Д.Б. 2022. Природные очаги чумы Китая: аннотированный список. Байкальский зоологический журнал 2 (32): 135–145. [Verzhutsky D.B. 2022. Prirodnye ochagi chumy Kitaya: annotirovannyj spisok. Bajkal'skij zoologicheskij zhurnal 2 (32): 135–145. (In Russian)].
- Вержущий Д.Б., Адъясурэн З. 2019. Природные очаги чумы в Монголии: аннотированный список. Байкальский зоологический журнал 2 (25): 92–103. [Verzhutsky D.B., Ad'yasuren Z. 2019. Prirodnye ochagi chumy v Mongolii: annotirovannyj spisok. Bajkal'skij zoologicheskij zhurnal 2 (25): 92–103. (In Russian)].
- Вержущий Д.Б., Вержущая Ю.А., Холин А.В., Медведев С.Г. 2021. Граница ареалов двух подвидов блох – паразитов сусликов (*Citellophilus tesquorum sungaris* и *Citellophilus tesquorum altaicus*). Байкальский зоологический журнал 1 (29): 116–120. [Verzhutsky D.B., Verzhutskaya Ju.A., Kholin A.V., Medvedev S.G. 2021. The boundary of the areas of two subspecies of fleas – parasites of Ground squirrels (*Citellophilus tesquorum sungaris* and *Citellophilus tesquorum altaicus*). Baikalskij zoologičeskij žurnal 1 (29): 116–120. (In Russian)].
- Гончаров А.И., Тохов Ю.М., Плотникова Е.П., Артюшина Ю.С. 2013. Список видов и подвидов блох, обнаруженных зараженными возбудителем чумы в естественных условиях. Ставрополь, РИО ИДНК, 34 с. [Goncharov A.I., Tohov Yu.M., Plotnikova E.P., Artyushina Yu.S. 2013. Spisok vidov i podvidov bloh, obnaruzhennyh zarazhennymi vzbuditелем chumy v estestvennyh usloviyah. Stavropol', RIO IDNK, 34 p. (In Russian)].
- Иофф И.Г. 1941. Вопросы экологии блох в связи с их эпидемиологическим значением. Пятигорск, Ordzhоникидз. краев. изд-во, 116 с. [Ioff I.G. 1941. Voprosy ekologii bloh v svyazi s ih epidemiologicheskim znacheniem. Pyatigorsk: Ordzhonikidz. kraev. izd-vo, 116 s. (In Russian)].
- Кадастр эпидемических и эпизоотических проявлений чумы на территории Российской Федерации и стран Ближнего Зарубежья (с 1876 по 2016 год) / под ред. В.В. Кутырева и А.Ю. Поповой. 2016. Саратов, ООО Амирит, 248 с. [Kadastr epidemicheskikh i epizooticheskikh proyavlenij chumy na territorii Rossijskoj Federacii i stran Blizhnego Zarubezh'ya (s 1876 po 2016 god). Eds V.V. Kutyrev, A.Yu. Popova. 2016. Saratov, ООО Amirit, 248 s. (In Russian)].
- Каримова Т.Ю., Неронов В.М. 2007. Природные очаги чумы Палеарктики. М., Наука, 199 с. [Karimova T.Yu., Neronov V.M. 2007. Prirodnye ochagi chumy Palearktiki. M., Nauka, 199 s. (In Russian)].
- Козакевич В.П., Варшавский С.Н., Лавровский А.А. 1971. Природная очаговость чумы в тропической Африке (Конго, Уганда). Проблемы особо опасных инф. 6 (22): 43–49. [Kozakevich V.P., Varshavskij S.N., Lavrovskij A.A. 1971. Prirodnaya ochagovost' chumy v tropicheskoj Afrike (Kongo, Uganda). Problemy osobo opasnyh inf. 6 (22): 43–49. (In Russian)].
- Козакевич В.П., Варшавский С.Н., Лавровский А.А. 1972. Природная очаговость чумы в Южной Африке (ЮАР, Лесото, Мозамбик). Проблемы особо опасных инф. 6 (28): 5–16. [Kozakevich V.P., Varshavskij S.N., Lavrovskij A.A. 1972. Prirodnaya ochagovost' chumy v Yuzhnoj Afrike (YUAR, Lesoto, Mozambik). Problemy osobo opasnyh inf. 6 (28): 5–16. (In Russian)].

- Котти Б.К., Жильцова М.В. 2019. Значение блох (Siphonaptera) в природных очагах чумы. *Паразитология* 53 (6): 506–517. [Kotti B.K., Zhilzova M.V. 2019. A value of fleas (Siphonaptera) in the natural foci of plague. *Parazitologiya* 53 (6): 504–514. (In Russian)].
- Медведев С.Г. 1996. Географическое распространение семейств блох (Siphonaptera). *Энтомологическое обозрение* 4 (75): 815–833. [Medvedev S.G. 1996. Geographical distribution of families of fleas (Siphonaptera). *Entomologicheskoe Obozrenie* 76 (8): 978–992. (In Russian)].
- Медведев С.Г. 2009. Систематика, географическое распространение и пути эволюции блох. *Труды Зоологического института РАН* 3 (313): 273–282. [Medvedev S.G. 2009. Sistematika, geograficheskoe rasprostranenie i puti evolyucii bloh. *Trudy Zoologicheskogo instituta RAN* 3 (313): 273–282. (In Russian)].
- Медведев С.Г., Вержуцкий Д.Б. 2019. Разнообразие блох – переносчиков возбудителей чумы: паразит сусликов – блоха *Oropsylla silantiewi* (Wagner, 1898) (Siphonaptera, Ceratophyllidae). *Паразитология* 53 (4): 267–282. [Medvedev S.G., Verzhutsky D.B. 2020. Diversity of Fleas, Vectors of plague pathogens: the flea *Oropsylla silantiewi* (Wagner, 1898) (Siphonaptera, Ceratophyllidae). *Entomological Review* 100 (1): 45–57].
- Медведев С.Г., Вержуцкий Д.Б., Котти Б.К. 2019б. Разнообразие блох – переносчиков возбудителей чумы. Современные проблемы общей и частной паразитологии: Мат. III Междунар. паразитол. симпозиума. СПб. 181–185. [Medvedev S.G., Verzhutskij D.B., Kotti B.K. 2019b. Raznoobrazie bloh – perenoschikov vozбудitelej chumy. *Sovremennye problemy obshchej i chastnoj parazitologii: Mat. III Mezhdunar. parazitol. simpoziuma*. SPb. 181–185. (In Russian)].
- Медведев С.Г., Вержуцкий Д.Б., Котти Б.К. 2020. Разнообразие переносчиков возбудителя чумы: полигостальные паразиты – блохи рода *Rhadinopsylla* Jordan et Rothschild, 1911 (Siphonaptera: Hystrichopsyllidae). *Паразитология* 3 (54): 205–231. [Medvedev S.G., Verzhutsky D.B., Kotti B.K. 2020. Diversity of vectors of plague pathogens: polyhostal parasites, fleas of the genus *Rhadinopsylla* Jordan et Rothschild, 1911 (Siphonaptera, Hystrichopsyllidae). *Entomological Review* 100 (9): 1218–1235].
- Медведев С.Г., Вержуцкий Д.Б., Котти Б.К. 2021. Разнообразие переносчиков чумы: блохи рода *Frontopsylla* Wagner et Ioff, 1926 (Siphonaptera, Leptopsyllidae). *Паразитология* 6 (55): 476–495. [Medvedev S.G., Verzhutsky D.B., Kotti B.K. 2021. Diversity of Plague Vectors: Fleas of the Genus *Frontopsylla* Wagner et Ioff, 1926 (Siphonaptera, Leptopsyllidae). *Entomological Review* 101 (9): 1–14].
- Медведев С.Г., Вержуцкий Д.Б., Котти Б.К. 2022а. Блохи рода *Paradoxopsyllus* Miyajima et Kodzumi, 1909 (Siphonaptera, Leptopsyllidae) и их роль в природных очагах чумы. *Паразитология* 3 (56): 179–200. [Medvedev S.G., Verzhutsky D.B., Kotti B.K. 2022. Diversity of plague vectors: fleas of the genus *Paradoxopsyllus* Miyajima et Koidzumi, 1909 (Siphonaptera, Leptopsyllidae). *Entomological Review* 102 (5): 571–585].
- Медведев С.Г., Вержуцкий Д.Б., Котти Б.К. 2022б. Палеарктические виды блох рода *Xenopsylla* (Siphonaptera; Pulicidae), паразитирующие на песчанках (*Rhombomys*, *Meriones*), и их роль в природных очагах чумы. *Паразитология* 5 (56): 355–384. [Medvedev S.G., Verzhutskij D.B., Kotti B.K. 2022b. Palearctic flea species of the genus *Xenopsylla* (Siphonaptera: Pulicidae), parasitizing on gerbils (*Rhombomys*, *Meriones*), and their role in natural plague foci. *Parazitologiya* 5 (56): 355–384 (In Russian)].
- Медведев С.Г., Вержуцкий Д.Б., Котти Б.К., Илинский Ю.Ю. 2022 с. Разнообразие блох (Siphonaptera) – переносчиков возбудителей чумы. Тезисы докладов XVI съезда Русского энтомологического об-ва. Москва, 22–26 августа 2022 г., 99. [Medvedev S.G., Verzhutskij D.B., Kotti B.K., Ilinskij Yu.Yu. 2022 с. Разнообразие блох (Siphonaptera) – переносчиков возбудителей чумы. Тезисы докладов XVI съезда Русского энтомологического об-ва. Москва, 22–26 августа 2022 г., 99. (In Russian)].

- Raznoobrazie blokh (Siphonaptera) – perenoschikov vozбудitelej chумы. Tez. dokl. XVI s"ezda Russkogo entomologicheskogo ob-va. Moskov August 22-26, p. 99. (In Russian)].
- Медведев С.Г., Котти Б.К., Вержущий Д.Б. 2019а. Разнообразие блох (Siphonaptera) – переносчиков возбудителей чумы: паразит сусликов – блоха *Citellophilus tesquorum* (Wagner, 1898). Паразитология 3 (53): 179–197. [Medvedev S.G., Kotti B.K., Verzhutsky D.B. 2019. Diversity of fleas (Siphonaptera), vectors of plague pathogens: the flea *Citellophilus tesquorum* (Wagner, 1898), a Parasite of Ground Squirrels of the Genus *Spermophilus*. Entomological Review 99 (5): 565–579.]
- 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). Мед. паразитология и паразитарные болезни 1: 51–58. [Nikitin A.Ya., Maramovich A.S., Bazanova L.P., Okunev L.P., Kosilko S.A., Innokent'eva T.I., Voronova G.A. 2009. Epizootologicheskaya harakteristika prirodnyh ochagov chумы Kitaya (obzor literatury). Med. parazitologiya i parazitarnye bolezni 1: 51–58. (In Russian)].
- Обеспечение эпидемиологического благополучия в природных очагах чумы на территории стран СНГ и Монголии в современных условиях /под ред. А.Ю. Поповой и В.В. Кутырева. 2018. Ижевск, ООО «Принт», 336 с. [Obespechenie epidemiologicheskogo blagopoluchiya v prirodnyh ochagah chумы na territorii stran SNG i Mongolii v sovremennyh usloviyah /pod red. A.Yu. Popovoj i V.V. Kutyreva. 2018. Izhevsk, ООО «Print», 336 s. (In Russian)].
- Попов Н.В., Куклев Е.В., Слудский А.А., Тарасов М.А., Матросов А.Н., Князева Т.В., Караваева Т.Б., Кутырев В.В. 2005. Ландшафтная приуроченность и биоценотическая структура природных очагов чумы дальнего зарубежья. Северная и Южная Америка, Африка, Азия. Проблемы особо опасных инф. 1 (89): 9–15. [Popov N.V., Kuklev E.V., Sludskij A.A., Tarasov M.A., Matrossov A.N., Knyazeva T.V., Karavaeva T.B., Kutyrev V.V. 2005. Landshaftnaya priurochennost' i biocenoticheskaya struktura prirodnyh ochagov chумы dal'nego zarubezh'ya. Severnaya i Yuzhnaya Amerika, Afrika, Aziya. Problemy osobo opasnyh inf. 1 (89): 9–15. (In Russian)].
- Природные очаги чумы Кавказа, Прикаспия, Средней Азии и Сибири / под ред. Г.Г. Онищенко, В.В. Кутырева. 2004. М., Медицина, 192 с. [Prirodnye ochagi chумы Kavkaza, Prikaspiya, Srednej Azii i Sibiri / pod red. G.G. Onishchenko, V.V. Kutyreva. 2004. M., Medicina, 192 pp. (In Russian)].
- Ралль Ю.М. 1958. Лекции по эпизоотологии чумы. Ставрополь, Ставропольское книжное изд-во, 244 с. [Rall' YU.M. 1958. Lekcii po epizootologii chумы. Stavropol', Stavropol'skoe knizhnoe izd-vo, 244 s. (In Russian)].
- Слудский А.А. 2014. Эпизоотология чумы (обзор исследований и гипотез). Ч. 1. Деп. в ВИНТИ 11.08.2014. № 231-В 2014. Приложение 2. Список переносчиков чумы (блохи, клещи, вши). Саратов, 302–313. [Sludskij A.A. 2014. Epizootologiya chумы (obzor issledovanij i gipotez). Ch. 1. Dep. v VINITI 11.08.2014. № 231–V 2014. Prilozhenie 2. Spisok perenoschikov chумы (blohi, kleshchi, vshi). Saratov, 302–313. (In Russian)].
- Сунцов В.В., Сунцова Н.И., Румак В.С., Данг Т.Д., Хоанг А.Т., Лыонг Т.М. 2011. Структура и генезис эпизоотических систем «грызун–блоха–микроб *Yersinia pestis*» в ценозах Вьетнама, включая территории экоцида. В кн.: Окружающая среда и здоровье человека в загрязненных диоксидами регионах Вьетнама. М. Товарищество научных изданий КМК, 202–258. [Suntsov V.V., Suntsova N.I., Rumak V.S., Dang T.D., Hoang A.T., Lyong T.M. 2011. Struktura i genezis epizooticheskikh sistem «gryzun–bloha–

микроб *Yersinia pestis*» в ценозах Вьетнама, vkluchaya territorii ekocida. V kn.: Okruzhayushchaya sreda i zdorov'e cheloveka v zagryaznennykh dioksinami regionah V'etnama. M., Товарищество научных изданий КМК, 202–258. (In Russian)].

- Сунцов В.В., Сунцова Н.И. 2013. Замечания о блохах *Xenopsylla vexabilis* Jordan., 1925 (Pulicidae: Siphonaptera) во Вьетнаме в связи с проблемой антропогенных очагов чумы. Паразитология 6 (47): 422–436. [Suntsov V.V., Suntsova N.I. 2013. Zamechaniya o blohah *Xenopsylla vexabilis* Jordan, 1925 (Pulicidae: Siphonaptera) vo V'etname v svyazi s problemoj antropogennykh ochagov chумы. Parazitologiya 6 (47): 422–436. (In Russian)].
- Amatre G., Babi N., Ense N.E., Ogen-Odoi A., Atiku L.A., Akol A., Gage R.L., Eisen R.J. 2009. Flea diversity and infestation revalence on rodents in a plague-endemic region of Uganda. American Journal of Tropical Medicine and Hygiene 81 (4): 718–724.
- Andrianavaoimanana V., Kreppel K., Elissa N., Duplantier J.-M., Carniel E., Rajerison M., Jambow R. 2013. Understanding the Persistence of Plague Foci in Madagascar. PLOS Neglected Tropical Diseases 7 (11): 1–8.
- Barnes A.M. 1982. Surveillance and control of bubonic plague in the United States. Symposia of the Zoological Society of London 50: 237–70.
- Beaucournu J.C., Launay H. 1990. Les Puces (Siphonaptera) de France et du Bassin Mediterraneeen occidenta. 548 pp.
- Bolormaa G., Undraa B., Baigalmaa M., Otgonbaatar D. 2010. Plague in Mongolia. Vector-Borne and Zoonotic Diseases 1 (10): 69–75.
- Braack L.E.O., Horak I.G., Jordaan L.C., Segerman J., Louw J.P. 1996. The comparative host status of red veld rats (*Aethomys chrysophilus*) and bushveld gerbils (*Tatera leucogaster*) for epifaunal arthropods in the southern Kruger National Park, South Africa. Onderstepoort Journal of Veterinary Research 63: 149–158.
- Burroughs A.L. 1947. Sylvatic plague studies: the vector efficiency of nine species of fleas compared with *Xenopsylla cheopis*. Journal of Hygiene 45: 371–96.
- Davis D.H.S. 1953. Plague in Africa from 1935 to 1949. A Survey of Wild Rodents in African Territories. Bulletin of the World Health Organization 9: 665–700.
- De Meillon B., Davis D.H.S., Hardy F. 1961. Plague in Southern Africa. v. 1. The Siphonaptera (excluding Ischnopsyllidae). Pretoria, 280 pp.
- Duchemin J.-B. 2003. Biogeographie des puces de Madagascar. Paris, 254 pp.
- Eduardo S.L., Mercado B.S. 1981. Notes on ectoparasites of rats (*Rattus norvegicus*) inhabiting market places in the city of Manila. Philippine Journal of Veterinary Medicine 20: 67–75.
- Eisen R.J., Wilder A.P., Bearden S.W., Monteneri J.A., Gaage K.L. 2007. Early-phase transmission of *Yersinia pestis* by unblocked *Xenopsylla cheopis* (Siphonaptera, Pulicidae) is as efficient as transmission by blocked fleas. Journal of Medical Entomology 44: 678–682.
- Eisen R.J., Eisen R., Wilder A.P., Bearden S.W., Monteneri J.A., Gaage K.L. 2009. Studies of Vector Competency and Efficiency of North American Fleas for *Yersinia pestis*: State of the Field and Future Research Needs. Journal of Medical Entomology 4 (46): 737–744.
- Engelthaler D.M., Hinnebusch B.J., Rittner C.M., Gage K.L. 2000. Quantitative competitive PCR as a technique for exploring flea-*Yersinia pestis* dynamics. American Journal of Tropical Medicine and Hygiene 62: 552–560.

- Eskey C.R., Haas V.H. 1940. Plague in the western part of the United States. Public Health Bulletin 254: 1–83.
- Gage K.L., Kosoy M.Y. 2005. Natural history of plague: perspectives from more than a century of research. Annual Review of Entomology 50: 505–528.
- Goyle A.M. 1927. On the Transmission of Plague by the *Xenopsylla astia* and *X. cheopis*. Preliminary Observations. The Indian Medical Gazette, June. 317–318. Goyle A.M. 1928. Comparative Experiments on the Transmission of Plague by Fleas of the Genus *Xenopsylla* (*Cheopis* and *Asia*) with a Discussion on the Flea-Species Distribution in its Relation to the Incidence of Plague. Indian Journal of Medical Research 15: 837–860.
- Gracio A.J., et Gracio M.A. 2011. Plague in Angola. Acta Parasitológica Portuguesa 1-2 (18): 1–10.
- Guo R., Aimaiti X., Dang H., Mahemuti, Hailili P., Maken A., Sailimanazi B., Zhon Z., Burenmingle, Li W., Cui Y. 2020. An epidemic analysis of the animal plague in southern Tianshan Mountains in Xinjiang, China and eastern Pamir Plateau of Central Asia border areas. Chinese Journal of Vector Biol. and Control 1: 16–20.
- Gupta M.L., Sharma A. 2007. Pneumonic Plague, Northern India, 2002. Emerging Infectious Diseases 4 (13): 664–666.
- Hinnebusch B.J., Chouikha I., Sun J.C. 2016. Ecological opportunity, evolution, and the emergence of flea-born plague. Infection and Immunity 84: 1932–1940.
- Hinnebusch B.J., Jarett C.O., Bland D.M. 2017. “Fleaing” the Plague: Adaptation of *Yersinia pestis* to Its Insect Vector That Lead to Transmission. Annual Review of Microbiology 71: 215–232.
- Holdenried R. 1952. Sylvatic plague studies: VII. Plague transmission potentials for the fleas *Diamanus montanus* and *Polygnis gwyni* compared with *Xenopsylla cheopis*. Journal Infectious Diseases 90: 131–140.
- Holms B.E. 2003. Ecology and Persistence of Sylvatic Plague in Phillips County Montana. Graduate Student Thesis Dissertation Univ. of Montana. 72 pp.
- Hopkins G.H.E., Rothschild M. 1953. An illustrated catalogue of the Rothschild collection of fleas (Siphonaptera) in the British Museum. Vol. 1. London, University Press, Cambridge, XV+361 pp.
- Horak I.G., Beaucournu J.-C., Braack L.E.O. 2004. Parasites of domestic and wild ani-mals in South Africa. XLIV. Fleas (Insecta: Siphonaptera: Pulicidae) collected from 15 carnivore species. Onderstepoort Journal of Veterinary Research 71: 9–14.
- Kartman L., Prince F.M., Quan S.F. 1958. Studies of *Pasteurella pestis* in fleas. VII. The plague-vector efficiency of *Hystrichopsylla linsdalei* compared with *Xenopsylla cheopis* under experimental conditions. American Journal of Tropical Medicine and Hygiene 7: 317–322.
- Klein J.M. 1963. Donnees faunistiques et ecologiques sur les puces des Merions dun foyer naturel de peste au Kurdistan Iranien. Bulletin de la Societede de pathologie exotique 6: 1202–1239.
- Klein J.M., Uilenberg G. 1966. Donnees faunistiques et sur les puces de Madagascar (Siphonaptera). Entomologie Medicale 4 (8): 31–60.
- Klein J.M., Alonso J.M., Baranton G., Poulet A.R., Mollaret H.H. 1975a. La Peste en Mauritanie. Medecine Malanes Infectieuses 5 (4): 198–207.
- Klein J.M., Poulet A.R., Simonkovich E. 1975b. Observations ecologiques dans une zone epizootique de pesteen Mauritanie. 1. Les longeurseten particulier *Gerbillus gerbillus* Oliver, 1981 (Rodentia, Gerbillinae). Cahiers O.R.S.T.O.M Série Entomologie Médicale et Parasitologie 13 (1): 13–28.
- Lorange E.A., Race B.L., Sebbane F., Hinnebusch B.J. 2005. Poor vector competence of fleas and the evolution of hypervirulence in *Yersinia pestis*. Journal of the Infectious Diseases 191: 1907–1912.

- Malek M.A., Bitam I., Drancourt M. 2016. Plague in Arab Maghreb, 1940-2015: a review. *Frontiers in Medicine* 4: 1–6.
- Maleki-Ravasan N., Solhjoui-Farad S., Beaucournu J.-C., Laudisoit A., Mostafavi E. 2017. The Fleas (Siphonaptera) in Iran: Diversity, Host Range, and Medical Importance. *PLoS Neglected Tropical Diseases* 11 (11): 1–24.
- Misonne X. 1977. Un foyer naturel de peste in Libye. *Annales de la Société Belge de Médecine Tropicale* 57 (3): 163–168.
- Mitchell J.A., Pirie J.H.H., Ingram A. 1927. The Plague problem in South Africa: Historical, bacteriological and entomological studies, Publications of the South African Institute for Medical Research 3 (20): 89–104.
- Moore S.M., Monaghan A., Borchert J.N., Mpanga J.T., Atiku L.A., Boegler K.A., Monteneri J., MacMillan K., Gage K.L., Eisen R.J. 2015. Seasonal fluctuations of small mammal and flea communities in a Ugandan plague focus: evidence to implicate *Arvicanthis niloticus* and *Crocidura* spp. as key hosts in *Yersinia pestis* transmission. *Parasites & Vectors* 8 (11): 1–15.
- Munyenyiwa A., Zimba M., Nhiwatima T., Barson M. 2019. Plague in Zimbabwe from 1974 to 2018: a review article. *Public Library of Science. Neglected tropical diseases* 13 (11): 1–17.
- Perry R.D. 2003. A Plague of fleas – survival and transmission of *Yersinia pestis*. *American Society for Microbiology* 7 (69): 336–340.
- Peus F. 1977. Flöhe aus Anatolien und anderen Ländern des Nahen Ostens. Wien. 111 S.
- Plague in Americas 1963. Pan American Health Organization. Washington. 145 pp.
- Pollitzer R. 1952. Plague Studies. 7. Insect Vectors. *Bulletin of the World Health Organization* 7: 231–342.
- Rajamannar V., Govindarajan R., Kumar A., Samuel P. 2022. A review of public health important fleas (Insecta, Siphonaptera) and flea-borne diseases in India. *Journal of Vector Borne Diseases* 1 (59): 12–21.
- Ramalingaswami V. 1995. Plague in India. *Nature Medicine* 1: 1237–1239.
- Schneider M.C., Najera P., Aldighieri S., Galan D.I., Bertherat E., Ruiz A., Dumut E., Gabastou J.M., Espinal M.A. 2014. Where Does Human Plague Persist in Latin America? *PLoS Neglected Tropical Diseases* 2 (8): 1–14.
- Shangula K. 1998. Successful plague control in Namibia. *South African Medical Journal* 88 (11): 1428–1430.
- Shahraki A.H., Carniel E., Mostafavi E. 2016. Plague in Iran: Its History and Current Status. *Epidemiology and Health* 38: 1–12.
- Tavares C., Aragao A.I., Leal N.C., Leal-Bambino T.C., Oliveira M.B.M., Almeida A.M.P. 2012. Plague in Brazil: From Now and Then. *Advances in Exp. Medicine and Biology* 7: 69–77.
- The Atlas of plague and its environment in the People's Republic of China. 2000. Beijing, Science Press. 221 pp.
- Van Der Mescht L., Matthee S. 2017. Host range and distribution of small mammal fleas in South Africa, with a focus on species of medical and veterinary importance. *Medical and Veterinary Entomology* 4 (31): 402–413.
- Velimirovic B. 1972. Plague in South-East Asia (A brief historical summary and present geographical distribution). *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene* 3 (66): 479–504.
- Wheeler C.M., Douglas J.R. 1941. Transmission studies of sylvatic plague. *Proceedings of the Society for Experimental Biology and Medicine* 47: 65–66.
- Wheeler C.M., Douglas J.R. 1945. Sylvatic plague studies. V. The determination of vector efficiency. *Journal of the Infectious Diseases Society of America* 77: 1–12.
- Ziwa M.H., Matee M.I., Hangombe B.M., Lyamuya E.F., Kilonzo B.S. 2013. Plague in Tanzania: an overview. *Tanzania Journal of Health Research* 15 (4): 1–9.

SPECIES OF THE GENUS *XENOPSYLLA* (SIPHONAPTERA; PULICIDAE)
AS VECTORS OF PLAGUE INFECTION IN ITS NATURAL FOCI

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

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

SUMMARY

In the review, the peculiarities of distribution, host–parasite relations, and significance as vectors of plague of the fleas of the genus *Xenopsylla* (Pulicidae) are analyzed. Spatial distribution of plague foci all over the world and the role of this genus fleas in circulation of the plague pathogen in various regions of the planet are considered. It is shown that out of at least 255 existing natural foci of plague around the world in which the circulation of the pathogen occurs independently of the other foci, in 114 foci the only main vectors or members of the main vector pool are the fleas of the genus *Xenopsylla*. Among 21 flea species of this genus found naturally infected with the plague microbe in nature, 17 species are considered as main vectors of this pathogen in a given number of foci; in Africa and Southeast Asia, the role of the flea *X. cheopis* is the most significant.