DOI: 10.21055/0370-1069-2022-3-38-44

УДК 616.98:579.842.23

А.А. Слудский, З.Л. Девдариани

Рамнозопозитивные штаммы возбудителя чумы: вирулентность и эпидемиологическое значение*ФКУН «Российский научно-исследовательский противочумный институт «Микроб», Саратов, Российская Федерация*

Цель обзора – показать необоснованность безоговорочной оценки рамнозопозитивных штаммов возбудителя чумы как авирулентных для большинства видов носителей чумы и человека и не имеющих эпидемиологического значения. Основными носителями рамнозопозитивных штаммов являются несколько видов полевок и монгольская пищуха. Подавляющее большинство специалистов придерживаются мнения, что рамнозопозитивные («полевочьи» и «пищуховые») штаммы *Yersinia pestis* авирулентны или слабовирулентны для многих видов теплокровных животных и человека, соответственно, не имеют эпидемиологического значения. Однако в сериях опытов по заражению рамнозопозитивными штаммами сурков, сусликов, больших песчанок часть экспериментальных животных болели остро и погибали от чумы. В природе рамнозопозитивные штаммы выделяли от трупов относительно резистентных красных сурков. При оценке эпидемиологического значения рамнозопозитивных штаммов опускается такой важнейший критерий, как наличие или отсутствие эффективных факторов и путей передачи возбудителя в очагах полевочьего и пищухового типов. Полевки и пищухи не употребляются в пищу, соответственно, невозможен контактный путь заражения людей в этих очагах. Второй путь передачи возбудителя человеку – трансмиссивный – затруднен из-за отсутствия миграции из нор на поверхность полевочьих блох и невысокой их эффективности как переносчиков. Тем не менее случаи заражения людей рамнозопозитивными штаммами возбудителя чумы на Кавказе и в Монголии дают основание утверждать, что хотя бы отдельные рамнозопозитивные штаммы обладают достаточно высокой вирулентностью и способны вызывать инфекционный процесс и у людей. Следовательно, нельзя полностью отказываться от эпидемиологического надзора в очагах чумы полевочьего и пищухового типов, возможно его проведение по сокращенной схеме.

Ключевые слова: возбудитель чумы, вирулентность возбудителя, эпидемиологический надзор, эпидемиологический подход, носители чумы, переносчики чумы.

Корреспондирующий автор: Слудский Александр Аркадьевич, e-mail: rusrapi@microbe.ru.

Для цитирования: Слудский А.А., Девдариани З.Л. Рамнозопозитивные штаммы возбудителя чумы: вирулентность и эпидемиологическое значение. *Проблемы особо опасных инфекций.* 2022; 3:38–44. DOI: 10.21055/0370-1069-2022-3-38-44

Поступила 11.02.2022. Принята к публ. 15.02.2022.

A.A. Sludsky, Z.L. Devdariani

Rhamnose-Positive Strains of Plague Agent: Virulence and Epidemiological Significance*Russian Research Anti-Plague Institute “Microbe”, Saratov, Russian Federation*

Abstract. The aim of the review is to show the groundlessness of the unconditional assessment of rhamnose-positive strains of plague pathogen as avirulent for most species of carriers and humans and having no epidemiological significance. The main carriers of rhamnose-positive strains are several species of voles and the Mongolian pika. The vast majority of experts are of the opinion that rhamnose-positive (“vole’s” and “pika’s”) strains of *Yersinia pestis* are avirulent or weakly virulent for many species of warm-blooded animals and humans, and therefore have no epidemiological significance. However, in a series of experiments on infecting marmots, ground squirrels, and large gerbils with rhamnose-positive strains, some of the experimental animals fell ill acutely and died from the plague. In nature, rhamnose-positive strains have been isolated from carcasses of relatively resistant red marmots. When evaluating the epidemiological significance of rhamnose-positive strains, such an important criterion as the presence or absence of effective factors and pathways of pathogen transmission in foci of the vole and pika types is omitted. Voles and pikas are not eaten; therefore, the contact route of infecting humans in these foci is impossible. The second way of transmission of the pathogen to humans – vector-borne – is difficult due to the lack of migration of vole fleas from burrows to the surface and their low efficiency as vectors. Nevertheless, cases of human infection with rhamnose-positive strains of the plague agent in the Caucasus and Mongolia give grounds to assert that at least some rhamnose-positive strains have a sufficiently high virulence and are capable of causing infectious process in humans as well. Therefore, epidemiological surveillance in the foci of plague of the vole and pika types cannot be totally abandoned. It can be conducted according to an abbreviated scheme.

Key words: plague agent, pathogen virulence, epidemiological surveillance, epidemiological approach, plague carriers, plague vectors.

Conflict of interest: The authors declare no conflict of interest.

Corresponding author: Alexander A. Sludsky, e-mail: rusrapi@microbe.ru.

Citation: Sludsky A.A., Devdariani Z.L. Rhamnose-Positive Strains of Plague Agent: Virulence and Epidemiological Significance. *Problemy Osobo Opasnykh Infektsii [Problems of Particularly Dangerous Infections].* 2022; 3:38–44. (In Russian). DOI: 10.21055/0370-1069-2022-3-38-44

Received 11.02.2022. Accepted 15.02.2022.

Sludsky A.A., ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4705-6151>

Цель обзора – показать необоснованность безоговорочной оценки рамнозопозитивных штаммов возбудителя чумы как авирулентных для большинства видов носителей чумы и человека и не имеющих эпидемиологического значения.

В природных очагах чумы полевочьего и пищухового типов циркулируют рамнозопозитивные штаммы *Yersinia pestis*, относящиеся к шести неосновным подвидам: *ssp. tibetica*, тибетскому (0.PE7); *ssp. caucasica*, кавказскому (0.PE2); *ssp. angolica*, ангольскому (0.PE3); *ssp. central asiatica*, центрально-азиатскому (0.PE4); *ssp. ulegeica*, улегейскому 0.PE5; *ssp. qinghaica*, цинхайскому 0.PE10. В центрально-азиатском подвиде выделяют четыре биовара: алтайский 0.PE4a, гиссарский 0.PE4h, таласский 0.PE4t, *microtus* 0.PE4m [1, 2]. На основании различий штаммов по медицинской значимости предложено поделить вид *Y. pestis* всего на два подвида: *subsp. microti* и *subsp. pestis* [3].

Общие свойства штаммов *Y. pestis* неосновных подвидов: способность ферментировать рамнозу в ранние сроки (1–2-е сутки) и избирательная вирулентность (они вирулентны для белых мышей и авирулентны или слабовирулентны для морских свинок). Основными носителями рамнозопозитивных штаммов возбудителя чумы являются несколько видов полевок и представитель отряда зайцеобразных – монгольская пищуха [4–8].

Доминирующая оценка эпидемиологического значения рамнозопозитивных штаммов. Большинство специалистов придерживаются мнения, что рамнозопозитивные штаммы *Y. pestis* авирулентны или слабовирулентны для многих видов теплокровных животных, а также, что важно подчеркнуть, для человека. Считается, что штаммы ряда неосновных подвидов (кавказского, тибетского, цинхайского, ангольского) характеризуются низкой эпидемиологической значимостью, штаммы центральноазиатского подвида не имеют эпидемиологической значимости и не вызывают чуму у людей [9, 10]. Основные критерии такой оценки: избирательная вирулентность рамнозопозитивных штаммов *Y. pestis*; результаты экспериментов китайских специалистов по заражению добровольцев рамнозопозитивным штаммом биовара *microtus*; отсутствие заболеваемости людей чумой в природных очагах, где циркулируют рамнозопозитивные штаммы возбудителя чумы. Китайские ученые показали, что у штаммов биовара *microtus* уникальный геномный профиль с утратой генов и распределением псевдогенов, который определяет его сниженную вирулентность для человека [11]. И действительно, в Китае на плато Ксилингол от полевок *Microtus brandti* выделены штаммы *Y. pestis*, авирулентные для крупных животных и людей, видимо, по причине отсутствия у них белков наружной мембраны 32 и 40 kD. Как известно, преодоление защитных барьеров теплокровного организма (резистентность чумного микроба к комплементу) обеспечивается интегральным белком наружной мембраны

Ail [12]. В 1994 г. в эксперименте на добровольцах показано, что «китайские» штаммы биовара *microtus* непатогенны для человека [13].

Необходимые дополнительные критерии для объективной оценки вирулентности и эпидемиологического значения рамнозопозитивных штаммов. На наш взгляд, экстраполировать данные китайских специалистов на все природные очаги, где циркулируют рамнозопозитивные штаммы, не корректно. Отсутствие названных белков наружной мембраны, вероятно, связано с мутациями в структуре клетки возбудителя чумы на территории только одного конкретного природного очага на плато Ксилингол. Американские специалисты считают, что каждая локальная эпизоотия вызывается отдельным клоном *Y. pestis* [14]. Природные очаги, где циркулируют рамнозопозитивные штаммы возбудителя чумы, расположены в горных массивах Кавказа, Гиссаро-Дарваза, Тянь-Шаня, Алтая, Хангая, Тибета, разобщены огромными расстояниями, отличаются ландшафтными и климатическими особенностями. Априори штаммы *Y. pestis*, циркулирующие на этих территориях, не могут быть абсолютно идентичными по свойствам. Рамнозопозитивным штаммам свойственна выраженная разнородность и геномная нестабильность. Штаммы *Y. pestis* из разных очагов полевочьего и пищухового типов обладают полиморфизмом как на фенотипическом, так и на генотипическом уровнях. Более того, даже в пределах одного очага существуют генотипические отличия между штаммами с удаленных друг от друга участков энзоотичной территории, к тому же эти отличия не полностью изучены. Имеются экспериментальные данные о высокой вирулентности единичных полевочьих штаммов из Закавказского высокогорного очага для морских свинок. Неоднородными по вирулентности оказались и штаммы из Восточно-Кавказского (Дагестанского) высокогорного полевочьего очага [6, 11, 15–22].

В ряде публикаций прошлых лет приводятся данные (обобщены в [23]), которые заставляют усомниться в безоговорочном признании авирулентности рамнозопозитивных штаммов возбудителя чумы для большинства видов теплокровных животных и, вероятно, человека. В сериях опытов по заражению серых сурков (*Marmota baibacina*) рамнозопозитивным «полевочьим» штаммом (*Y. pestis* *subsp. hissarica*), выделенным от блох в Гиссарском высокогорном очаге, пало 3 из 18 зверьков. При заражении «пищуховым» штаммом (*Y. pestis* *subsp. altaica*) из Горного Алтая пало 4 особи из 18 серых сурков. При подкожном заражении 20 длиннохвостых сусликов (*Spermophilus undulatus*) типичным штаммом алтайского подвида (*Y. pestis* *subsp. altaica*) от чумы пали 13 из 20 зверьков. Половина зверьков погибла от септической формы болезни: возбудителя высеvalи из всех органов, лимфоузлов и крови.

Большие песчанки (*Rhombomys opimus*), относящиеся к группе относительно резистентных к чуме

грызунов, зараженные штаммами возбудителя чумы, выделенными от людей в Африке и Вьетнаме, штаммом, выделенным от морской свинки в Бразилии, и «пищуховым» штаммом из Горного Алтая, оказались наиболее чувствительными к «пищуховому» рамнозопозитивному штамму. У всех павших зверьков отмечали генерализацию инфекционного процесса. Резистентными оказались большие песчанки к одному из штаммов, выделенных от людей в Конго. Показателем результативности опытов по заражению больших песчанок «полевочьим» штаммом из Закавказского высокогорного очага: погиб 21 зверек из 30 (70 %) с выделением культуры от 18 павших особей. Этот штамм вызывал бактериемию у больших песчанок, причем по показателям встречаемости бактериемии, а также по минимальным и максимальным срокам появления возбудителя в крови мало отличался от «песчаночьего» штамма из Среднеазиатского пустынного очага, относящегося к основному подвиду *Y. pestis* subsp. *pestis*, вызывающему заболевания людей.

Показательно, что в Гиссарском, Закавказском, Восточно-Кавказском, Таласском полевочьих очагах, помимо основных носителей – полевков, чумой болеют обитающие там все другие виды грызунов (второстепенных носителей). Выделение возбудителя чумы от блох, собранных из шерсти и нор второстепенных носителей, указывает на острое развитие инфекционного процесса с возникновением бактериемии. В ходе эпизоотологического обследования в Таласском высокогорном очаге в 1977 г. от красных сурков (*Marmota caudata*), павших от чумы в естественных условиях, выделены два рамнозопозитивных штамма *Y. pestis*. В опытах эти штаммы оказались авирулентными для морских свинок. Подчеркнем, что красный сурок – относительно резистентный вид, более устойчивый к чуме, чем серый сурок (*M. baibacina*) и тарбаган (*M. sibirica*). В Гиссарском полевочьем очаге в 1970 г. от красных сурков выделено восемь штаммов со всеми свойствами «полевочьих», циркулирующих в этом очаге в популяции основного носителя – арчовой полевки (*Microtus carruthersi*). В Горно-Алтайском очаге в 1965 г. выделено от алтайских сурков четыре рамнозопозитивных штамма, не отличающихся по свойствам, характерным для *Y. pestis* subsp. *altaica*. На территории Монголии выделяли отдельные рамнозопозитивные штаммы от сурков алтайских (один штамм от трупа сурка) и тарбаганов.

В группе среднеазиатских пустынных очагов, где в популяциях большой песчанки циркулируют штаммы основного подвида *Y. pestis* subsp. *pestis*, иногда выделяют атипичные рамнозопозитивные штаммы.

Таким образом, приведенные выше данные указывают на то, что если не все, то хотя бы отдельные рамнозопозитивные штаммы обладают достаточно высокой вирулентностью.

Исходя из вышесказанного, необходимо еще раз обратиться к вопросу об эпидемиологическом

значении рамнозопозитивных штаммов. При оценке эпидемического потенциала природных очагов чумы принято учитывать наличие в истории очага антропонозного распространения чумы. Случаев заражения людей рамнозопозитивными штаммами возбудителя чумы в очагах полевочьего типа: Восточно-Кавказском (основной носитель чумы – обыкновенная полевка), Гиссарском (основной носитель – арчовая полевка), Таласском (основные носители – предположительно серебристая и узкочерепная полевки), Горно-Алтайском (основной носитель – монгольская пищуха) – за историю документированных наблюдений не было. Очевидно, отсюда убежденность специалистов, что «полевочьи» и «пищуховые» рамнозопозитивные штаммы не имеют эпидемической значимости и не могут вызывать чуму у людей.

На самом деле при оценке эпидемиологического значения рамнозопозитивных штаммов опускается такой важнейший критерий, как оценка факторов и путей передачи возбудителя чумы в очагах полевочьего и пищухового типов. На наш взгляд, низкий эпидемический потенциал очагов полевочьего типа связан не только (возможно, и не столько) с пониженной вирулентностью рамнозопозитивных штаммов, сколько с отсутствием эффективных факторов и путей передачи.

Хорошо известно, что в природных очагах основные пути первичных заражений людей чумой – контактный и трансмиссивный. Люди заражаются чумой при разделке инфицированных сурков, сусликов, зайцев, кроликов, верблюдов. В Ливии описан случай заражения человека при разделке домашних коз [24]. В то же время полевки и пищухи не являются объектами охоты, не используются для употребления в пищу. Поэтому контактный путь заражения людей в очагах чумы полевочьего и пищухового типа отсутствует.

В трансмиссивном заражении чумой людей участвуют прежде всего высокоэффективные переносчики, обитающие в жилищах человека, блохи *Xenopsylla cheopis*, *Pulex irritans*. В очагах чумы песчаночьего типа блохи, в том числе рода *Xenopsylla*, в случае гибели хозяев мигрируют из нор на поверхность и могут нападать на людей. Вероятность паразитарных контактов человека и специфических полевочьих блох в природе ничтожно мала из-за отсутствия миграции этих эктопаразитов из нор на поверхность. К тому же среди специфических полевочьих блох высокоэффективные переносчики отсутствуют. Однако редкие случаи заражения людей через укусы инфицированных блох в очагах чумы полевочьего типа все же возможны. В 1975 г. на территории Закавказского высокогорного (полевочьего) очага имел место случай бубонной формы чумы у человека в результате укуса блохи [4]. Правда, вид блохи не установлен. Экспериментально выявлена способность полевочьих блох из Восточно-Кавказского (полевочьего) высокогорного очага активно питаться кровью человека [25]. Рамнозопозитивные штаммы

образуют блок преджелудка у нескольких видов полевочьих блох (*Amphipsylla primaris*, *A. phaiomydis*, *Callopsylla caspia*, *Neosylla pleskei*, *Nosopsyllus consimilis*), а именно блокированные блохи наиболее эффективно передают возбудителя чумы донорам. Блокирование насекомого-переносчика конгломератом из клеток возбудителя чумы напрямую зависит от эффективности образования бактериальной биопленки. Эксперименты по определению способности к образованию биопленок у штаммов *Y. pestis* неосновных подвидов показали, что большинство изученных штаммов неосновных подвидов: кавказского, алтайского, гиссарского и улэгейского – формируют выраженную биопленку на абиотических поверхностях, наличие которой четко коррелирует с Pgm⁺(Hms⁺) фенотипом [26, 27].

Полевки могут переселяться из природных биотопов на приусадебные участки и проникать в жилища человека. На энзоотичной по чуме территории при посещении жилищ человека зараженными полевками последние могут стать объектами нападения блох *Pulex irritans* и *Xenopsylla cheopis* с последующей передачей возбудителя чумы людям. В опытах установлено, что рамнозопозитивные штаммы, выделенные от полевок, способны вызывать закупорку преджелудка у блох *X. cheopis*.

На развитие чумного инфекционного процесса влияет способность противостоять защитным механизмам врожденного иммунитета в коже при инфицировании возбудителем чумы [28, 29]. Отметим важный факт, что при использовании метода заражения «полевочьим» авирулентным для морских свинок штаммом с помощью блокированных блох *X. cheopis* подопытные животные погибали даже при кормлении на них одной блокированной блохи. Если на животных находились по 3–4 блохи, то погибало более 50 % морских свинок, если же 5 блох, то погибали все. Таким образом, при введении чумного микроба ssp. *caucasica* с помощью блох резко возрастала его вирулентность для морских свинок.

На основании результатов опытов [30, 31] сделано заключение: в природе возможна реверсия изначально авирулентных «полевочьих» штаммов к универсальной вирулентности, что может привести к заражению человека в эпидемически безопасных природных очагах. Доказана принадлежность двух клинических штаммов *Y. pestis* к кавказскому подвиду ssp. *caucasica*, что подтверждает способность этого подвида вызывать чуму у людей [21]. Описаны случаи выделения одного штамма *Y. pestis altaica* и двух штаммов *Y. pestis ulegeica* в 2015 г. от людей в Монголии [32].

Увеличение эпидпотенциала полевочьих очагов чумы может произойти в результате замещения рамнозопозитивных штаммов на рамнозонегативные. Такое событие в режиме реального времени прослежено нами на территории Гиссарского (полевочьего) высокогорного очага чумы. Все выделенные в 1970 г. штаммы (111 культур) разлагали рамнозу на 1–2-е

сутки. Культуры, выделенные в 1971–1977 гг., ферментировали этот сахар на 1–2-е сутки только в 13 % случаев, на 3–5-е сутки – в 87 % случаев. В последующие годы рамнозу разлагали на 1–2-е сутки от 3 до 30 % штаммов. Все пять штаммов возбудителя чумы, выделенные в 1991 г., не разлагали рамнозу в течение 10 суток. На этом фоне в Гиссарском очаге стали выделять отдельные штаммы, вирулентные для морских свинок. В Горно-Алтайском высокогорном (пищуховом) очаге также обнаружены четыре культуры, не ферментирующие рамнозу [33]. Как справедливо отмечают [34], для решения вопроса о степени опасности «полевочьих» штаммов для людей и выяснения их этиологической роли в отношении «человеческой» чумы требуются дополнительные исследования.

Китайские специалисты считали, что природный очаг чумы, где были выделены штаммы *microtus*, неопасен и не нуждается в эпидемиологическом надзоре [13]. Подобные взгляды, касающиеся очагов, в которых циркулируют рамнозопозитивные штаммы, могут декларироваться и среди специалистов в Российской Федерации. Поэтому мы полагаем, что, обсуждая вопросы эпидемиологического надзора за чумой в очагах полевочьего типа, не следует полностью отказываться от эпизоотологического обследования, проведения семинаров с медицинским персоналом лечебных учреждений, санитарно-разъяснительной работы с населением.

Необходимость осуществления постоянного эпидемиологического надзора в природных очагах полевочьего и пищухового типов ярко иллюстрируют события в Горно-Алтайском высокогорном очаге, на территории которого в 2014–2016 гг. произошли три случая заражения людей возбудителем чумы основного подвида *Y. pestis* spp. *pestis*, впервые выделенного в этом очаге от длиннохвостого суслика в 2012 г. [35]. Антропонозного распространения чумы в этом регионе удалось избежать за счет готовности специалистов общей медицинской сети к встрече с чумой, адекватного проведения лечебных и профилактических (тотальная вакцинация населения, полевая дезинсекция, поселковая дезинсекция и дератизация) мероприятий [36]. В свою очередь успешность проведения этих мероприятий базировалась на многолетнем опыте осуществления эпидемиологического надзора специалистами противочумных учреждений в Горно-Алтайском очаге. Гипотетически, если бы, например, эпидемиологический надзор в очаге, проводившийся с 1951 г., был свернут на основании представлений о безопасности для человека циркулирующих в этом очаге рамнозопозитивных штаммов, то избежать вспышки чумы в 2014–2016 гг. едва ли бы удалось.

В свете изложенных выше данных нам представляется, что в очагах чумы, где циркулируют рамнозопозитивные штаммы возбудителя чумы, хотя бы редкие заражения людей вполне вероятны. Для таких природных очагов можно рекомендовать разра-

ботку специального алгоритма эпизоотологического обследования по сокращенной схеме, как в очагах, на территории которых возбудитель чумы не выделяется в течение десяти и более лет [10].

Конфликт интересов. Авторы подтверждают отсутствие конфликта финансовых/нефинансовых интересов, связанных с написанием статьи.

Список литературы

1. Никифоров К.А., Морозов О.А., Носов Н.Ю., Куклева Л.М., Ерошенко Г.А., Кутырев В.В. Популяционная структура, таксономия и генетические особенности штаммов *Yersinia pestis* центральноазиатского подвида. *Генетика*. 2018; 54(10):1125–35. DOI: 10.1134/S0016675818100107.
2. Kutuyev V.V., Eroshenko G.A., Motin V.L., Nosov N.Y., Krasnov J.M., Kukleva L.M., Nikiforov K.A., Al'khova J.V., Oglochin E.G., Guseva N.P. Phylogeny and classification of *Yersinia pestis* through the lens of strains from the plague foci of Commonwealth of Independent States. *Front. Microbiol.* 2018; 9:1106. DOI: 10.3389/fmicb.2018.01106.
3. Кисличкина А.А., Кадникова Л.А., Майская Н.В., Платонов М.Е., Благодатских С.А., Мухина Т.Н., Соломенцев В.И., Богун А.Г., Анисимов А.П. Совершенствование внутривидовой классификации *Yersinia pestis* на основе данных полногеномного секвенирования. *Инфекция и иммунитет*. 2016; 6(3):46.
4. Попова А.Ю., Кутырев В.В., редакторы. Кадастр эпидемических и эпизоотических проявлений чумы на территории Российской Федерации и стран ближнего зарубежья (с 1876 по 2016 год). Саратов: Амирит; 2016. 248 с.
5. Корзун В.М., Балахонов С.В., Чипанин Е.В., Денисов А.В., Михайлов Е.П., Мищенко А.И., Ярыгина М.Б., Рождественский Е.Н., Фомина Л.А. Формирование, развитие и функционирование природного очага чумы в Горном Алтае. *Медицинская паразитология и паразитарные болезни*. 2016; 1:17–25.
6. Вержуцкий Д.Б., Адъясурэн З. Природные очаги чумы в Монголии: аннотированный список. *Байкальский зоологический журнал*. 2019; 2:92–103.
7. Qin C.Y., Xu L., Zhang R.Z., Liu Q.Y., Li G.C., Fang X.Y. [Eco-geographic landscapes of natural plague foci in China V. Biological characteristics of major natural reservoirs of *Yersinia pestis*]. *Zhonghua Liu Xing Bing Xue Za Zhi*. 2012; 33(7):692–7. (in Chinese)
8. Mahmoudi A., Kryštufek B., Sludsky A., Schmid B.V., De Almeida A.M.P., Lei X., Ramasindrazana B., Bertherat E., Yeszhanov A., Stenseth N.C., Mostafavi E. Plague reservoir species throughout the world. *Integr. Zool.* 2021; 16(6):820–33. DOI: 10.1111/i1749-4877.12511.
9. Трухачев А.Л., Васильева Е.А., Лебедева С.А., Синюткина В.В., Ракин А.В. Дифференциация штаммов возбудителя чумы в ПЦР с учетом результатов в режиме реального времени на штаммы основного и неосновных подвидов. В кн.: Попова А.Ю., Кутырев В.В., редакторы. Общие угрозы – совместные действия. Ответ государств БРИКС на вызовы опасных инфекционных болезней: материалы международной конференции (23–24 июня 2015 г., Москва). М.: 2015. С. 384–6.
10. Попов Н.В., Ерошенко Г.А., Карнаухов И.Г., Кузнецов А.А., Матросов А.Н., Иванова А.В., Поршаков А.М., Ляпин М.Н., Корзун В.М., Вержуцкий Д.Б., Аязбаев Т.З., Лопатин А.А., Ашибоков У.М., Балахонов С.В., Куличенко А.Н., Кутырев В.В. Эпидемиологическая и эпизоотическая обстановка по чуме в Российской Федерации и прогноз ее развития на 2020–2025 гг. *Проблемы особо опасных инфекций*. 2020; 1:43–50. DOI: 10.21055/0370-1069-2020-1-43-50.
11. Zhou D., Tong Z., Song Y., Han Y., Pei D., Pang X., Zhai J., Li M., Cui B., Qi Z., Jin L., Dai R., Du Z., Wang J., Guo Z., Wang J., Huang P., Yang R. Genetics of metabolic variations between *Yersinia pestis* biovars and the proposal of a new biovar, microtus. *J. Bacteriol.* 2004; 186(15):5147–52. DOI: 10.1128/JB.186.15.5147-5152.2004.
12. Kolodziejek A.M., Hovde C.J., Minnich S.A. *Yersinia pestis* Ail: multiple roles of a single protein. *Front. Cell. Infect. Microbiol.* 2012; 2:103. DOI: 10.3389/fcimb.2012.00103.
13. Fan Zhenya, Zhou Xiang, Luo Yunheng, Liu Jun, Wang Shenrong, Zhang Yaoxing, Jin Lingling, Li Feng. The plague of vole (*Microtus brandii*) is harmless to human being. In: 7th Intern. Congr. on *Yersinia*. Nijmegen, June 14–16. *Medische Microbiol.* 1998; 6(Suppl. II):42.
14. Lowell J.L., Antolin M.F., Andersen G.L., Hu P., Stokowski R.P., Gage K.L. Single-nucleotide polymorphisms reveal spatial diversity among clones of *Yersinia pestis* during plague outbreaks in Colorado and the Western United States. *Vector Borne Zoonotic Dis.* 2015; 15(5):291–302. DOI: 10.1089/vbz.2014.1714.
15. Балахонов С.В., Шестопапов М.Ю., Романова И.Ф. Результаты VNTR-анализа по локусу (5'-СААА-3') п штаммов *Yersinia pestis* из активных природных очагов чумы Сибири. *Молекулярная генетика, микробиология и вирусология*. 2009; 3:14–16.
16. Ерошенко Г.А., Одинокоев Г.Н., Куклева Л.М., Краснов Я.М., Кутырев В.В. Сравнительный анализ нуклеотидной последовательности генов *yadA*, *inv* и *ail* и их экспрессия в штаммах *Yersinia pestis* основного и неосновных подвидов и *Yersinia pseudotuberculosis*. *Генетика*. 2010; 46(6):734–41.
17. Балахонов С.В., Корзун В.М., редакторы. Горно-Алтайский природный очаг чумы: Ретроспективный анализ, эпизоотологический мониторинг, современное состояние. Новосибирск: Наука-Центр; 2014. 272 с.
18. Платонов М.Е., Евсеева В.В., Светоч Т.Э., Ефременко Д.В., Кузнецова И.В., Дентовская С.В., Куличенко А.Н., Анисимов А.П. Филогеография полевочных штаммов *Yersinia pestis* из природных очагов Кавказа и Закавказья. *Молекулярная генетика, микробиология и вирусология*. 2012; 3:18–21.
19. Платонов М.Е., Евсеева В.В., Ефременко Д.В., Афанасьев М.В., Вержуцкий Д.Б., Кузнецова И.В., Шестопапов М.Ю., Дентовская С.В., Куличенко А.Н., Балахонов С.В., Анисимов А.П. Внутривидовая принадлежность рамнозопозитивных штаммов *Yersinia pestis* из природных очагов чумы Монголии. *Молекулярная генетика, микробиология и вирусология*. 2015; 33(1):23–8.
20. Никифоров К.А., Одинокоев Г.Н., Новичкова Л.А., Ерошенко Г.А. Дифференциация штаммов *Yersinia pestis* Алтайско-Гиссарской группы неосновных подвидов методом ПЦР. *Проблемы особо опасных инфекций*. 2015; 1:71–4. DOI: 10.21055/0370-1069-2015-1-71-74.
21. Никифоров К.А., Альхова Ж.В., Куклева Л.М., Нарышкина Е.А., Оглодин Е.Г., Ерошенко Г.А., Кутырев В.В. Филогенетический анализ штаммов *Yersinia pestis* кавказского подвида из очагов Кавказа и Закавказья по данным полногеномного секвенирования. *Генетика*. 2019; 55(4):398–405. DOI: 10.1134/S0016675819040076.
22. Сердюк Н.С., Евченко И.В., Кузнецова И.В., Жилченко Е.Б., Жаринова Н.В., Коняева О.А., Мезенцев В.М., Вольякина А.С., Котенев Е.С., Платонов М.Е., Анисимов А.П., Куличенко А.Н. Определение филогенетического родства штаммов *Yersinia pestis* из природных очагов чумы Кавказа методом мультилокусного VNTR-анализа. *Журнал микробиологии, эпидемиологии и иммунобиологии*. 2017; 1:35–41. DOI: 10.36233/0372-9311-2017-1-35-41.
23. Слудский А.А. Эпизоотология чумы (обзор исследований и гипотез). (Деп. в ВИНТИ 11.08.2014, № 231-В-2014). Саратов; 2014. Ч. 1. 313 с. [Электронный ресурс]. URL: www.microbe.ru/deponir/.
24. Christie A.B., Chen T.H., Elberg S.S. Plague in camels and goats: their role in human epidemics. *J. Infect. Dis.* 1980; 141(6):724–6. DOI: 10.1093/infdis/141.6.724.
25. Дегтярева Л.В., Лабунец Н.Ф., Осипова С.П., Щедрин В.И. Способность некоторых видов блох обыкновенной полевки из высокогорного Дагестана передавать и сохранять возбудителя чумы. *Паразитология*. 1990; 24(2):106–12.
26. Видяева Н.А., Ерошенко Г.А., Шавина Н.Ю., Коннов Н.П., Кузнецов О.С., Одинокоев Г.Н., Кутырев В.В. Изучение способности к образованию биопленок у штаммов *Yersinia pestis* основного и неосновных подвидов. *Журнал микробиологии, эпидемиологии и иммунобиологии*. 2009; 5:13–9.
27. Кутырев В.В., Ерошенко Г.А., Попов Н.В., Видяева Н.А., Коннов Н.П. Молекулярные механизмы взаимодействия возбудителя чумы с беспозвоночными животными. *Молекулярная генетика, микробиология и вирусология*. 2009; 4:6–13.
28. Nham T., Filali S., Danne C., Derbise A., Carniel E. Imaging of bubonic plague dynamics by *in vivo* tracking of bioluminescent *Yersinia pestis*. *PLoS One*. 2012; 7(4):e34714. DOI: 10.1371/journal.pone.0034714.
29. Подладчикова О.Н. Современные представления о молекулярных механизмах патогенеза чумы. *Проблемы особо опасных инфекций*. 2017; 3:33–40. DOI: 10.21055/0370-1069-2017-3-33-40.
30. Анисимов Н.В., Комбарова Т.И., Платонов М.Е., Иванов С.А., Сухова М.А., Дентовская С.В., Анисимов А.П. Способ отбора филогенетически близких штаммов *Yersinia pestis*, отличающихся по вирулентности для морских свинок. *Инфекция и иммунитет*. 2015; 4:35–7.
31. Анисимов Н.В., Кисличкина А.А., Платонов М.Е., Евсеева В.В., Кадникова Л.А., Липатникова Н.А., Богун А.Г., Дентовская С.В., Анисимов А.П. О происхождении гипервирулентности возбудителя чумы. *Медицинская паразитология и паразитарные болезни*. 2016; 1:26–32.
32. Narankhatan N. Some characters of the pathogen *Y. pestis* found in patients with plague (2000–2015). In: Current Issues on Zoonotic Diseases. Ulaanbaatar; 2021. Vol. 24. P. 65–6.
33. Балахонов С.В., Логачев А.И., Михайлов Е.П., Шестопапов М.Ю., Белькова С.А., Ивженко Н.И., Мищенко А.И.

К характеристике штаммов чумного микроба, выделенных в Горно-Алтайском природном очаге в 1993–2000 гг. *Карантинные и зоонозные инфекции в Казахстане*. 2001; 4:64–8.

34. Трухачев А.Л., Лебедева С.А., Иванова В.С. Современное представление о вирулентности и эпидемической опасности штаммов «полевочей» (рамнозопозитивной) разновидности возбудителя чумы. *Эпидемиология и инфекционные болезни*. 2007; 5:46–9.

35. Корзун В.М., Балахонov С.В., Косилко С.А., Михайлов Е.П., Мищенко А.И., Денисов А.В., Рождественский Е.Н., Чипанин Е.В., Базарова Г.Х., Ярыгина М.Б., Абибулаев Д.Э., Шефер В.В. Особенности эпизоотической и эпидемической активности Горно-Алтайского природного очага чумы в 2012–2016 годах. *Эпидемиология и вакцинопрофилактика*. 2017; 16(1):36–8.

36. Попова А.Ю., Балахонov С.В., Щучинов Л.В., Матросов А.Н., Михайлов Е.П., Мищенко А.И., Денисов А.В., Шефер В.В., Шестаков В.А., Рождественский Е.Н., Чипанин Е.В., Корзун В.М., Косилко С.А., Иннокентьева Т.И., Ярыгина М.Б., Сбитнева С.В., Тагызова С.Л., Архипов Г.С., Щербакова С.А., Топорков В.П., Куклев Е.В., Раздорский А.С., Кузнецов А.А., Слудский А.А., Попов Н.В., Ермаков Н.М., Кутырев В.В. Организация противоэпидемических и профилактических мероприятий по чуме на территории Кош-Агачского района Республики Алтай и оценка их эффективности. *Инфекционные болезни*. 2018; 16(4):5–15. DOI: 10.20953/1729-9225-2018-4-5-15.

References

1. Nikiforov K.A., Morozov O.A., Nosov N.Yu., Kukleva L.M., Eroshenko G.A., Kutyrev V.V. [Population structure, taxonomy and genetic features of *Yersinia pestis* strains of the subspecies *central asiatica*]. *Genetika [Genetics]*. 2018; 54(10):1125–35. DOI: 10.1134/S0016675818100107.

2. Kutyrev V.V., Eroshenko G.A., Motin V.L., Nosov N.Y., Krasnov J.M., Kukleva L.M., Nikiforov K.A., Al'hova J.V., Oglodin E.G., Guseva N.P. Phylogeny and classification of *Yersinia pestis* through the lens of strains from the plague foci of Commonwealth of Independent States. *Front. Microbiol.* 2018; 9:1106. DOI: 10.3389/fmicb.2018.01106.

3. Kislichkina A.A., Kadnikova L.A., Maiskaya N.V., Platonov M.E., Blagodatskikh S.A., Mukhina T.N., Solomentsev V.I., Bogun A.G., Anisimov A.P. [Improving the intraspecific classification of *Yersinia pestis* based on whole genome sequencing data]. *Infektsiya i Immunitet [Infection and Immunity]*. 2016; 6(3):46.

4. Popova A.Yu., Kutyrev V.V., editors. [Cadastre of Epidemic and Epizootic Manifestations of Plague on the Territory of the Russian Federation and Neighboring Countries (1876–2016)]. Saratov; 2016. 248 p.

5. Korzun V.M., Balakhonov S.V., Chipanin E.V., Denisov A.V., Mikhailov E.P., Mishchenko A.I., Yarygina M.B., Rozhdestvensky E.N., Fomina L.A. [Formation, development and functioning of the natural plague focus in Gorny Altai]. *Meditsinskaya Parazitologiya i Parazitarnyye Bolezni [Medical Parasitology and Parasitic Diseases]*. 2016; (1):17–25.

6. Verzhutsky D.B., Ad'yasuren Z. [Natural foci of plague in Mongolia: an annotated list]. *Baikalsky Zoologicheskyy Zhurnal [Baikal Zoological Journal]*. 2019; (2):92–103.

7. Qin C.Y., Xu L., Zhang R.Z., Liu Q.Y., Li G.C., Fang X.Y. [Eco-geographic landscapes of natural plague foci in China V. Biological characteristics of major natural reservoirs of *Yersinia pestis*]. *Zhonghua Liu Xing Bing Xue Za Zhi*. 2012; 33(7):692–7. (in Chinese)

8. Mahmoudi A., Kryštufek B., Sludsky A., Schmid B.V., De Almeida A.M.P., Lei X., Ramasindrazana B., Bertherat E., Yeszhanov A., Stenseth N.C., Mostafavi E. Plague reservoir species throughout the world. *Integr. Zool.* 2021; 16(6):820–33. DOI: 10/1111/1749-4877.12511.

9. Trukhachev A.L., Vasil'eva E.A., Lebedeva S.A., Sinyutkina V.V., Rakin A.V. [Differentiation of plague agent strains for strains of the main and non-main subspecies, using PCR with registration of results in real-time mode]. In: Popova A.Yu., Kutyrev V.V., editors. [Common Threats – Joint Actions. The Response of the BRICS States to the Challenges of Dangerous Infectious Diseases: Proceedings of International Conference (June 23–24, 2015, Moscow)]. Moscow; 2015. P. 384–6.

10. Popov N.V., Eroshenko G.A., Karnaukhov I.G., Kuznetsov A.A., Matrosov A.N., Ivanova A.V., Porshakov A.M., Lyapin M.N., Korzun V.M., Verzhutsky D.B., Ayazbaev T.Z., Lopatin A.A., Ashibokov U.M., Balakhonov S.V., Kulichenko A.N., Kutyrev V.V. [Epidemiological and epizootic situation on plague in the Russian Federation and forecast for its development for 2020–2025]. *Problemy Osobo Opasnykh Infektsii [Problems of Particularly Dangerous Infections]*. 2020; (1):43–50. DOI: 10.21055/0370-1069-2020-1-43-50.

11. Zhou D., Tong Z., Song Y., Han Y., Pei D., Pang X., Zhai J., Li M., Cui B., Qi Z., Jin L., Dai R., Du Z., Wang J., Guo Z.,

Wang J., Huang P., Yang R. Genetics of metabolic variations between *Yersinia pestis* biovars and the proposal of a new biovar, *microtus*. *J. Bacteriol.* 2004; 186(15):5147–52. DOI: 10.1128/JB.186.15.5147-5152.2004.

12. Kolodziejek A.M., Hovde C.J., Minnich S.A. *Yersinia pestis* Ail: multiple roles of a single protein. *Front. Cell. Infect. Microbiol.* 2012; 2:103. DOI: 10.3389/fcimb.2012.00103.

13. Fan Zhenya, Zhou Xiang, Luo Yunheng, Liu Jun, Wang Shenrong, Zhang Yaoxing, Jin Lingling, Li Feng. The plague of vole (*Microtus brandti*) is harmless to human being. In: 7th Intern. Congr. on *Yersinia*. Nijmegen, June 14–16. *Medische Microbiol.* 1998; 6(Suppl. II):42.

14. Lowell J.L., Antolin M.F., Andersen G.L., Hu P., Stokowski R.P., Gage K.L. Single-nucleotide polymorphisms reveal spatial diversity among clones of *Yersinia pestis* during plague outbreaks in Colorado and the Western United States. *Vector Borne Zoonotic Dis.* 2015; 15(5):291–302. DOI: 10.1089/vbz.2014.1714.

15. Balakhonov S.V., Shestopalov M.Yu., Romanova I.F. [Results of the VNTR-analysis in the locus (5'-CAAA-3')n of *Yersinia pestis* strains from the active natural foci of plague of Siberia]. *Molekulyarnaya Genetika, Mikrobiologiya i Virusologiya [Molecular Genetics, Microbiology and Virology]*. 2009; (3):14–6.

16. Eroshenko G.A., Odinkov G.N., Kukleva L.M., Krasnov Ya.M., Kutyrev V.V. [Comparative analysis of the nucleotide sequence of the *yadA*, *inv*, and *ail* genes and their expression in strains of *Yersinia pestis* of the main and non-main subspecies and *Yersinia pseudotuberculosis*]. *Genetika [Genetics]*. 2010; 46(6):734–41.

17. Balakhonov S.V., Korzun V.M., editors. [Gorno-Altai Natural Focus of Plague: Retrospective Analysis, Epizootiological Monitoring, Current State]. Novosibirsk; 2014. 272 p.

18. Platonov M.E., Evseeva V.V., Svetoch T.E., Efremenko D.V., Kuznetsova I.V., Dentovskaya S.V., Kulichenko A.N., Anisimov A.P. [Phylogeography of vole strains of *Yersinia pestis* from natural foci of the Caucasus and Transcaucasia]. *Molekulyarnaya Genetika, Mikrobiologiya i Virusologiya [Molecular Genetics, Microbiology and Virology]*. 2012; (3):18–21.

19. Platonov M.E., Evseeva V.V., Efremenko D.V., Afanas'ev M.V., Verzhutsky D.B., Kuznetsova I.V., Shestopalov M.Yu., Dentovskaya S.V., Kulichenko A.N., Balakhonov S.V., Anisimov A.P. [Intraspecific appurtenance of rhamnose-positive strains of *Yersinia pestis* from natural plague foci in Mongolia]. *Molekulyarnaya Genetika, Mikrobiologiya i Virusologiya [Molecular Genetics, Microbiology and Virology]*. 2015; 33(1):23–8.

20. Nikiforov K.A., Odinkov G.N., Novichkova L.A., Eroshenko G.A. [Differentiation between *Yersinia pestis* strains of Altaic-Gissar group of non-main subspecies by means of PCR]. *Problemy Osobo Opasnykh Infektsii [Problems of Particularly Dangerous Infections]*. 2015; (1):71–4. DOI: 10.21055/0370-1069-2015-1-71-74.

21. Nikiforov K.A., Al'khova Zh.V., Kukleva L.M., Naryshkina E.A., Oglodin E.G., Eroshenko G.A., Kutyrev V.V. [Phylogenetic analysis of *Yersinia pestis* strains of the Caucasian subspecies from the foci of the Caucasus and Transcaucasia based on whole genome sequencing data]. *Genetika [Genetics]*. 2019; 55(4):398–405. DOI: 10.1134/S0016675819040076.

22. Serdyuk N.S., Evchenko I.V., Kuznetsova I.V., Zhilchenko E.B., Zharinova N.V., Konyaeva O.A., Mezentsev V.M., Volynkina A.S., Kotenev E.S., Platonov M.E., Anisimov A.P., Kulichenko A.N. [Determination of the phylogenetic relations between *Yersinia pestis* strains from natural plague foci of Caucasus using multilocus VNTR analysis]. *Zhurnal Mikrobiologii, Epidemiologii i Immunobiologii [Journal of Microbiology, Epidemiology and Immunobiology]*. 2017; (1):35–41. DOI: 10.36233/0372-9311-2017-1-35-41.

23. Sludsky A.A. [Epizootiology of Plague (Review of Studies and Hypotheses)]. (Dep. at VINITI 11.08.2014, No. 231-B-2014). Saratov; 2014. Part 1. 313 p. [Internet]. Available from: www.microbe.ru/deponir/.

24. Christie A.B., Chen T.H., Elberg S.S. Plague in camels and goats: their role in human epidemics. *J. Infect. Dis.* 1980; 141(6):724–6. DOI: 10.1093/infdis/141.6.724.

25. Degtyareva L.V., Labunets N.F., Osipova S.P., Shchedrin V.I. [The ability of some fleas species of common vole from high-mountain Dagestan to transmit and preserve the plague pathogen]. *Parazitologiya [Parasitology]*. 1990; 6(2):106–12.

26. Vidyayeva N.A., Eroshenko G.A., Shavina N.Yu., Konnov N.P., Kuznetsov O.S., Odinkov G.N., Kutyrev V.V. [Studies of the ability to form biofilms in strains of *Yersinia pestis* of the main and non-main subspecies]. *Zhurnal Mikrobiologii, Epidemiologii i Immunobiologii [Journal of Microbiology, Epidemiology and Immunobiology]*. 2009; (5):13–9.

27. Kutyrev V.V., Eroshenko G.A., Popov N.V., Vidyayeva N.A., Konnov N.P. [Molecular mechanisms of the plague pathogen interaction with invertebrates]. *Molekulyarnaya Genetika, Mikrobiologiya i Virusologiya [Molecular Genetics, Microbiology and Virology]*. 2009; (4):6–13.

28. Nham T., Filali S., Danne C., Derbise A., Carniel E. Imaging of bubonic plague dynamics by *in vivo* tracking of bioluminescent

Yersinia pestis. *PLoS One*. 2012; 7(4):e34714. DOI: 10.1371/journal.pone.0034714.

29. Podladchikova O.N. [Modern views on the molecular mechanisms of plague pathogenesis]. *Problemy Osobo Opasnykh Infektsii [Problems of Particularly Dangerous Infections]*. 2017; (3):33–40. DOI: 10.21055/0370-1069-2017-3-33-40.

30. Anisimov N.V., Kombarova T.I., Platonov M.E., Ivanov S.A., Sukhova M.A., Dentovskaya S.V., Anisimov A.P. [A method for selecting phylogenetically related *Yersinia pestis* strains that differ in virulence for guinea pigs]. *Infektsiya i Immunitet [Infection and Immunity]*. 2015; (4):35–7.

31. Anisimov N.V., Kislichkina A.A., Platonov M.E., Evseeva V.V., Kadnikova L.A., Lipatnikova N.A., Bogun A.G., Dentovskaya S.V., Anisimov A.P. [On the origin of the hypervirulence of the plague pathogen]. *Meditsinskaya Parazitologia i Parazitarnye Bolezni [Medical Parasitology and Parasitic Diseases]*. 2016; (1):26–32.

32. Narankhatan N. Some characters of the pathogen *Y. pestis* found in patients with plague (2000–2015). In: *Current Issues on Zoonotic Diseases*. Ulaanbaatar; 2021. Vol. 24. P. 65–6.

33. Balakhonov S.V., Logachev A.I., Mikhailov E.P., Shestopalov M.Yu., Bel'kova S.A., Ivzhenko N.I., Mishchenko A.I. [On the characteristics of the plague microbe strains isolated in the Gorno-Altai natural focus in 1993–2000]. *Karantinnye i Zoonoznye Infektsii v Kazakhstane [Quarantine and Zoonotic Infections in Kazakhstan]*. 2001; (4):64–8.

34. Trukhachev A.L., Lebedeva S.A., Ivanova V.S. [Modern concept of virulence and epidemic hazard of the strains of “vole” (rhamnose-positive) variety of plague pathogen]. *Epidemiologiya i Infektsionnye Bolezni [Epidemiology and Infectious Diseases]*. 2007; (5):46–9.

35. Korzun V.M., Balakhonov S.V., Kosilko S.A., Mikhailov E.P., Mishchenko A.I., Denisov A.V., Rozhdestvensky E.N., Chipanin E.V., Bazarova G.Kh., Yarygina M.B., Abibulaev D.E., Shefer V.V. [Peculiarities of epizootic and epidemic activity of the Gorno-Altai natural plague focus in 2012–2016]. *Epidemiologiya i Vaksynoprofilaktika [Epidemiology and Vaccinal Prevention]*. 2017; 16(1):36–8.

36. Popova A.Yu., Balakhonov S.V., Shchuchinov L.V., Matrosov A.N., Mikhailov E.P., Mishchenko A.I., Denisov A.V., Shefer V.V., Shestakov V.A., Rozhdestvensky E.N., Chipanin E.V., Korzun V.M., Kosilko S.A., Innokent'eva T.I., Yarygina M.B., Sbitneva S.V., Tagyzova S.L., Arkhipov G.S., Shcherbakova S.A., Toporkov V.P., Kuklev E.V., Razzdorsky A.S., Kuznetsov A.A., Sludsky A.A., Popov N.V., Ermakov N.M., Kutyrev V.V. [Management of anti-epidemic and preventive measures as regards plague in the Kosh-Agach district of the Republic of Altai and assessment of their effectiveness]. *Infektsionnye Bolezni [Infectious Diseases]*. 2018; 16(4):5–15. DOI: 10.20953/1729-9225-2018-4-5-15.

Authors:

Sludsky A.A., Devdariani Z.L. Russian Research Anti-Plague Institute “Microbe”. 46, Universitetskaya St., Saratov, 410005, Russian Federation. E-mail: rusrap@microbe.ru.

Об авторах:

Слудский А.А., Девдариани З.Л. Российский научно-исследовательский противочумный институт «Микроб». Российская Федерация, 410005, Саратов, ул. Университетская, 46. E-mail: rusrap@microbe.ru.