

中国鼠疫自然疫源地分型研究

V. 鼠疫宿主生物学特征

秦长育 许磊 张荣祖 刘起勇 李贵昌 方喜业

【摘要】 目的 研究中国鼠疫自然疫源地鼠疫宿主生物学特征。方法 应用现代动物分类学技术,鉴定整理中国鼠疫自然疫源地鼠疫宿主种属区系分布,通过微生物学动物生态学综合实验,确定鼠疫主要宿主在鼠疫自然疫源地的分布型。结果 中国鼠疫自然疫源地有鼠疫宿主86种(主要宿主14种、次要宿主和偶然宿主72种)。结论 明确了中国鼠疫自然疫源地鼠疫主要宿主分布型生物学特征和生态作用。

【关键词】 鼠疫主要宿主;生物学特征;生态作用

Ecological-geographic landscapes of natural plague foci in China V. Biological characteristics of major natural reservoirs of *Yersinia pestis* QIN Chang-yu¹, XU Lei², ZHANG Rong-zu³, LIU Qi-yong⁴, LI Gui-chang⁴, FANG Xi-ye⁵. 1 Ningxia Hui Autonomous Region Center for Disease Control and Prevention, Yinchuan 750004, China; 2 Institute of Zoology of Chinese Academy of Sciences; 3 Institute of Geography of Chinese Academy of Sciences; 4 Institute for Communicable Disease Control and Prevention, Chinese Center for Disease Control and Prevention, State Key Laboratory for Infectious Diseases Prevention and Control; 5 Institute of Laboratory Animal Sciences of Chinese Academy of Medical Sciences, Compared medical Research Center of Peking Union Medical College
Corresponding author: FANG Xi-ye, Email: xiye Fang@hotmail.com; LIU Qi-yong, Email: liuqi yong@icdc.cn

This work was supported by the Major National Science and Technology Projects of China (No. 2008ZX10004-010).

【Abstract】 Objective To study the biological characteristics of natural reservoirs of *Yersinia* (*Y.*) *pestis* in China. **Methods** Species and genera of natural reservoirs of *Y. pestis* in China and their faunal distribution were characterized with modern taxonomic techniques. The ecological roles of natural reservoirs of *Y. pestis* in the natural plague foci were determined according to the animal ecological experiments. **Results** There were 86 species of natural reservoirs of *Y. pestis* including 14 major reservoirs and 72 kinds of the secondary or occasional reservoirs. **Conclusion** The biological characteristics of major reservoirs of *Y. pestis* and their roles in natural plague foci were defined.

【Key words】 Major reservoirs of *Yersinia pestis*; Biological characteristics; Ecological effects

中国鼠疫自然疫源地分布的哺乳类、鸟类动物至少1000余种,但是鼠疫宿主却只有86种。而这些鼠疫宿主,在鼠疫自然疫源地的生态作用并非完全相同,可区分为鼠疫主要宿主、次要宿主和偶然宿主。鼠疫主要宿主是造成鼠疫危害的“罪魁祸首”,

在鼠疫自然疫源地对形成鼠疫生物群落、维持鼠疫自然疫源性、维护鼠疫生物群落的延续起主要作用。鼠疫次要宿主和偶然宿主不具有鼠疫主要宿主的生物学特征,对维持鼠疫自然疫源性、维护鼠疫生物群落的种族延续不起主要作用。明确鼠疫主要宿主、主要宿主分布型及其在鼠疫自然疫源地的生物学基础地位和生物学特征,是认知中国鼠疫自然疫源地生物学的核心问题,可为中国鼠疫预防控制、应急反恐、生物安全、监测预报软件技术平台建设以及鼠疫自然疫源地分型指征的标准建立提供基础理论依据。

DOI: 10.3760/cma.j.issn.0254-6450.2012.07.011

基金项目:国家科技重大专项课题(2008ZX10004-010)

作者单位:750004 银川,宁夏回族自治区疾病预防控制中心(秦长育);中国科学院动物研究所(许磊);中国科学院地理研究所(张荣祖);中国疾病预防控制中心传染病预防控制所、传染病预防控制国家重点实验室(刘起勇、李贵昌);中国医学科学院实验动物研究所,协和医学院比较医学研究中心(方喜业)

秦长育、许磊、方喜业同为第一作者

通信作者:方喜业, Email: xiye Fang@hotmail.com; 刘起勇, Email:

liuqi yong@icdc.cn

资料与方法

1. 资料:中国(除台湾地区)鼠疫自然疫源地资

源、综合自然地理环境要素、鼠疫生物地理群落基础要素、鼠疫主要宿主的分布、鼠疫主要媒介的分布、鼠疫菌主要基因组型的分布资料;中国综合自然地理区划、植被分布区划、动物分布区划、动物地理、哺乳动物分布等基础背景资料^[1-3]。

2. 确定宿主分类方法及指征标准^[1-5]:

(1)鼠疫主要宿主:①对形成鼠疫生物群落,维持鼠疫自然疫源性和生物群落延续起主要作用;②鼠疫菌主要基因组型的长期优势带菌者;③与鼠疫菌主要基因组型生态位相适应的宿主动物;④与鼠疫菌主要基因组型生态位相对感受性、敏感性、抗性的宿主动物;⑤具有频率较高菌血症的宿主动物;⑥冬眠或隐性带菌的宿主动物;⑦鼠疫自然疫源地分布广泛的优势动物种群;⑧具有季节性、不间断周期性的动物鼠疫流行规律的宿主动物;⑨主要宿主动物的洞穴结构,直接为鼠疫媒介、间接为鼠疫菌生存创造稳定的小气候生态环境。

(2)鼠疫次要宿主:①不具有鼠疫主要宿主生物学特征;②参与动物鼠疫流行,有加速和扩大动物鼠疫流行的作用。

(3)鼠疫偶然宿主:①不具有鼠疫主要宿主、次要宿主生物学特征;②在鼠疫自然疫源地只是偶然被鼠疫菌感染,是鼠疫的受波及者。

结 果

1. 主要宿主分布型^[6-8]:

(1)基本概念:①中国综合自然地理环境形成的三大自然区(东部季风区、西北干旱区、青藏高原区)和三大自然带(温度带、湿度带、垂直温度-湿度带)地域差异和自然景观分异,促成了中国鼠疫自然疫源地鼠疫生态地理景观多态性(鼠疫生态地理景观型),导致形成了惟中国自身独有的鼠疫主要宿主分布型。②自然地势奠定了中国鼠疫生态地理景观型和鼠疫主要宿主分布型的基础。③鼠疫主要宿主、鼠疫主要媒介、鼠疫菌主要基因组型对环境生态位的适应。④综合自然地理环境多态性、重复性引发鼠疫生物群落物种间行为生态的互相适应。

(2)指征:鼠疫生态地理景观型、植被型、鼠疫菌生物型和鼠疫主要宿主4个指征。

(3)宿主种群组成^[5,9]:根据1945—2001年全国鼠疫自然疫源地鼠疫疫情信息资源统计,鼠疫宿主有2纲(哺乳纲、鸟纲)8目17科55属86种(表1)。

(4)主要宿主^[5,9-11]:根据鼠疫主要宿主的指征标准及鼠疫宿主动物实验已明确中国鼠疫自然疫源地

表1 宿主种群组成

纲	目(8)	科(17)	属(55)	种(86)
哺乳纲	兔形目	鼠兔科	1	2
		兔科	2	3
	啮齿目	松鼠科	7	13
		鼠科	8	20
		跳鼠科	4	4
		鼯形鼠科	1	1
		仓鼠科	10	15
	食虫目	鼯鼯科	3	4
	树鼯目	树鼯科	1	1
	食肉目	鼬科	2	3
		犬科	2	4
		猫科	3	5
		灵猫科	1	1
		偶蹄目	牛科	5
		鹿科	2	2
鸟纲	雀形目	鹁科	2	2
	隼形目	鹰科	1	1

鼠疫主要宿主有14种:灰旱獭(*Marmota baibacina* Brunalt, 1843),长尾旱獭(*Marmota caudata* Jagemont, 1844),喜马拉雅旱獭(*Marmota himalayana* Hodgson, 1841),西伯利亚旱獭(*Marmota sibirica* Radde, 1862),长尾黄鼠(*Spermophilus undulatus* Pallas, 1778),达乌尔黄鼠(*Spermophilus dauricus* Brundt, 1843),阿拉善黄鼠(*Spermophilus alashanicus* Büchner, 1888),长爪沙鼠(*Meriones unguiculatus* Milne-Edwards, 1867),大沙鼠(*Rhombomys opimus* Lichtenstein, 1823),青海田鼠(*Lasiopodomys fuscus* Büchner, 1889),布氏田鼠(*Lasiopodomys brandtii* Radde, 1861),玉龙绒鼠(*Eotuenomys proditor* Hinton, 1923),高山姬鼠(齐氏姬鼠)(*Apodemus chevrieri* Milne-Edwards, 1868),黄胸鼠(*Rattus tanezumi* Temminck, 1844)。

(5)生物学特征^[1,2,12,13]:

A 天山森林草原疫源地灰旱獭长尾黄鼠分布型:分布于天山高原、高寒、高旱森林草原鼠疫生态地理景观,由古典生物型鼠疫菌引发的旱獭黄鼠型鼠疫自然疫源地(图1)。

B 帕米尔高原南天山高寒草原疫源地长尾旱獭灰旱獭分布型:分布于帕米尔高原南天山,高原、高旱、高寒草原鼠疫生态地理景观,由古典生物型鼠疫菌引发的旱獭型鼠疫自然疫源地(图1)。

C 青藏高原高寒草甸高寒草原疫源地喜马拉雅旱獭分布型:分布于青藏高原,高原、高寒、高旱、高寒草甸高寒草原鼠疫生态地理景观,由古典生物型鼠疫菌引发的旱獭型鼠疫自然疫源地(图2)。

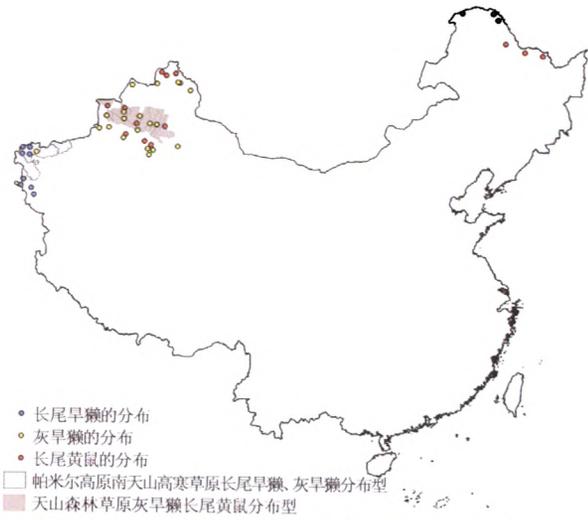


图1 长尾旱獭、灰旱獭、长尾黄鼠分布型

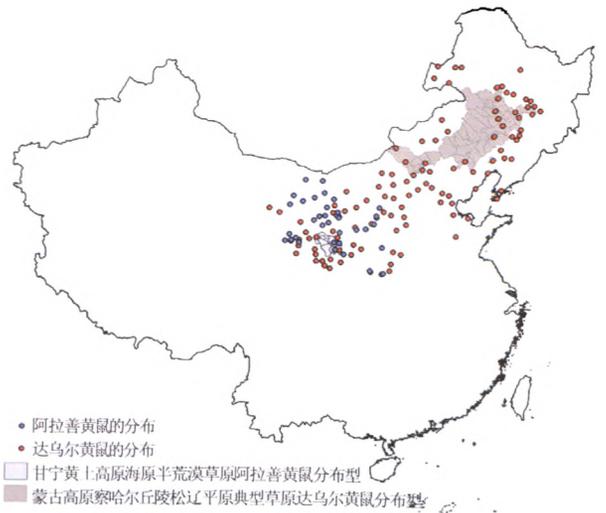


图3 达乌尔黄鼠、阿拉善黄鼠分布型

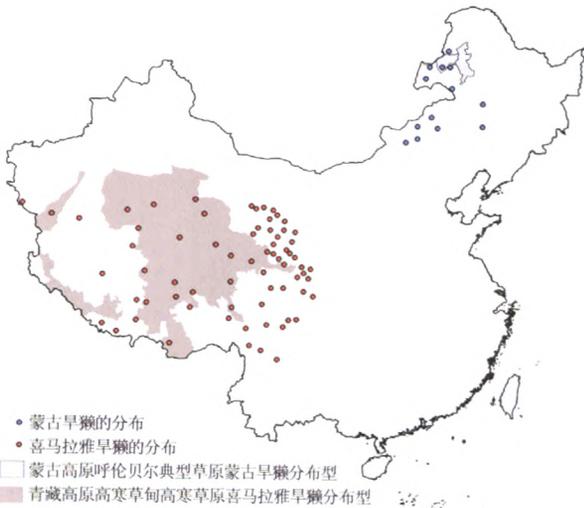


图2 喜马拉雅旱獭、西伯利亚旱獭分布型

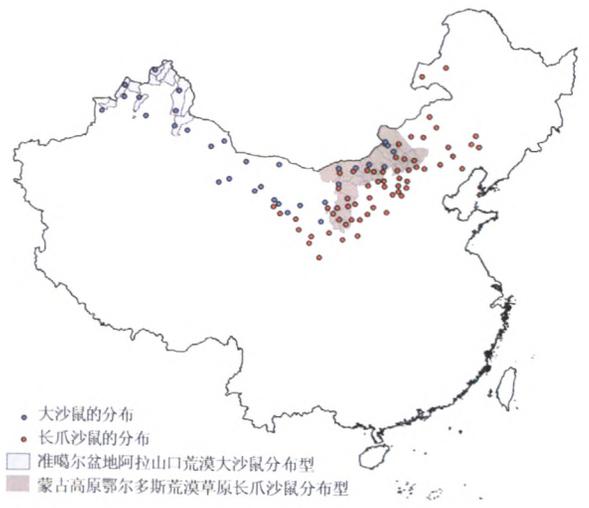


图4 长爪沙鼠、大沙鼠分布型

D 蒙古高原呼伦贝尔典型草原疫源地蒙古旱獭分布型:分布于蒙古高原,高原、高寒、高旱典型草原鼠疫生态地理景观,由古典生物型鼠疫菌引发的旱獭型鼠疫自然疫源地(图2)。

E 蒙古高原察哈尔丘陵松辽平原典型草原疫源地达乌尔黄鼠分布型:分布于察哈尔丘陵松辽平原,高原、高寒、高旱典型草原鼠疫生态地理景观,由古典生物型鼠疫菌引发的黄鼠型鼠疫自然疫源地(图3)。

F 甘宁黄土高原海原半荒漠草原疫源地阿拉善黄鼠分布型:分布于甘宁黄土高原,高原、高寒、高旱半荒漠草原鼠疫生态地理景观,由中世纪生物型鼠疫菌引发的黄鼠型鼠疫自然疫源地(图3)。

G 蒙古高原鄂尔多斯荒漠草原疫源地长爪沙鼠分布型:分布于蒙古高原,高原、高温、高旱荒漠草原鼠疫生态地理景观,由中世纪生物型鼠疫菌引发的沙鼠型鼠疫自然疫源地(图4)。

H 准噶尔盆地阿拉山口荒漠疫源地大沙鼠分布型:分布于准噶尔盆地,高原、高温、高旱荒漠鼠疫生态地理景观,由中世纪生物型鼠疫菌引发的沙鼠型鼠疫自然疫源地(图4)。

I 青藏高原巴颜喀拉山石渠高寒草甸疫源地青海田鼠分布型:分布于青藏高原高寒草甸草原,高原、高寒、高旱鼠疫生态地理景观,由田鼠生物型鼠疫菌引发的田鼠型鼠疫自然疫源地(图5)。

J 蒙古高原锡林郭勒半荒漠草原疫源地布氏田鼠分布型:分布于蒙古高原,高原、高寒、高旱荒漠鼠疫生态地理景观,由田鼠生物型鼠疫菌引发的田鼠型鼠疫自然疫源地(图5)。

K 横断山系三江并流纵谷混交林疫源地玉龙绒鼠、高山姬鼠(齐氏姬鼠)分布型:分布于横断山剑川、丽江三江并流纵谷景观区,高原、高寒、高旱与平原、高温、高湿过渡带鼠疫生态地理景观,由古典生

物型鼠疫菌引发的玉龙绒鼠高山姬鼠(齐氏姬鼠)型鼠疫自然疫源地(图6)。

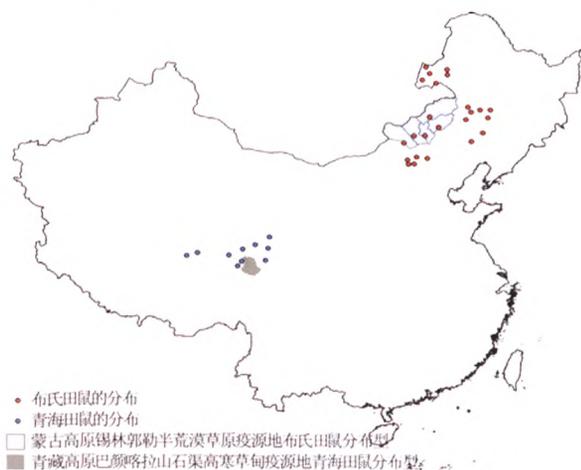


图5 青海田鼠、布氏田鼠分布型

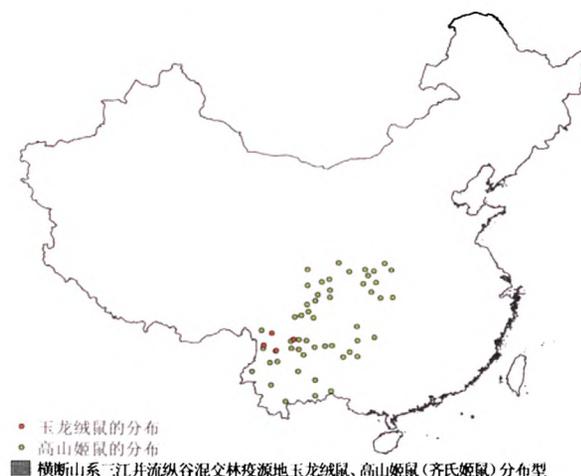


图6 玉龙绒鼠、高山姬鼠(齐氏姬鼠)分布型

L 滇西南(南横断山)闽粤川平原居民区农田疫源地黄胸鼠分布型:分布于滇西南闽粤川平原,平原、高温、高湿居民区农田生态地理景观,家鼠型鼠疫自然疫源地(图7)。

2. 主要宿主分布型与动物地理区划关系:鼠疫主要宿主分布型与动物地理区划密切相关,但是二者并非完全一致。因为鼠疫主要宿主的分布,除了受动物地理区划的影响之外,还要受鼠疫生态地理景观型(多态性)、鼠疫主要宿主、鼠疫主要媒介、鼠疫菌主要基因组型的生态生理遗传生物学及对环境生态位适应性选择作用的影响。因此,鼠疫主要宿主分布型与动物地理区划之间具有相关性,但并不完全吻合。如果用动物地理区划代替鼠疫主要宿主分布型,体现不出鼠疫主要宿主分布型原有的生态生物学特征。因为鼠疫主要宿主分布型在一定程度上取决于鼠疫地



图7 黄胸鼠分布型

理景观型(多态性)特征的影响,进而形成鼠疫自然疫源地特有的鼠疫主要宿主分布型^[9]。

3. 鼠疫主要宿主的生态作用:鼠疫主要、次要和偶然宿主在相对独立的鼠疫自然疫源地,可能有多种动物同时被鼠疫菌感染成为鼠疫宿主。这些鼠疫宿主的区系分布、生态生理遗传生物学特征,决定了鼠疫自然疫源地的性质、疫源地的结构和鼠疫自然疫源地生物学基本规律。

鼠疫主要宿主有特定的分布区、特定的鼠疫生态地理景观型、鼠疫主要媒介和鼠疫菌主要基因组型。鼠疫主要宿主的生态生理遗传学特性直接影响动物鼠疫流行的季节性、年际数量消长、空间分布和动物鼠疫流行的周期性变化规律。研究鼠疫主要宿主是具有实践价值和理论意义的重要课题,因此,几十年来受到学术界高度重视。在理论上普遍认为鼠疫主要宿主对维持鼠疫自然疫源性、维护鼠疫生物群落延续起主要作用。如果鼠疫主要宿主种群消失,鼠疫自然疫源性便自然消失,鼠疫生物群落便自然解体,鼠疫自然疫源地即不复存在。鼠疫主要宿主生态学特征和生物学基本规律是制定中国鼠疫预防控制、监测预报、防治措施、战略对策的理论基础。

4. 主要宿主分布型的生态作用:鼠疫主要宿主分布型受综合地理环境(三大自然区和三大自然带、地域差异和自然景观分异)的影响,形成了鼠疫生态地理景观多态性(鼠疫生态地理景观型),进而促成了鼠疫主要宿主对环境生态位适应性和鼠疫生物群落物种间相互适应性,结果形成了惟中国独有的鼠疫主要宿主分布型。

分布在中国鼠疫自然疫源地型、鼠疫自然疫源地亚型的鼠疫主要宿主生态生理遗传生物学差异、

鼠疫主要宿主分布型的不同,致使中国鼠疫自然疫源地型、鼠疫自然疫源地亚型的生物学特征在空间分布、流行动态、传播途径、保存机制等诸多方面都表现出各具特色的生物学基本规律(如旱獭、黄鼠型疫源地,沙鼠型疫源地,家鼠型疫源地,田鼠、鼠兔型疫源地等)。

鼠疫主要宿主分布型的生物学特征为鼠疫自然疫源地分型研究,为区划鼠疫自然疫源地类型,为认识掌握鼠疫自然疫源地型、鼠疫自然疫源地亚型鼠疫生物学基本规律奠定了基础,更为鼠疫预防控制、应急防恐、生物安全以及中国鼠疫监测预报软件技术平台体系建设提供科学依据。

讨 论

鼠疫自然疫源地分型研究主要目的是寻求建立预防控制鼠疫的基础理论和科学措施^[14-29]。鼠疫宿主、主要宿主是鼠疫生物群落、生物地理群落的重要成员。鼠疫主要宿主、次要宿主和偶然宿主在鼠疫自然疫源地内起不同作用。鼠疫主要宿主是鼠疫自然疫源地分型研究的重要指征。在总结以鼠疫主要宿主为中心消除鼠疫危害的历史事件中,归纳起来有两种不同的理念:

1. 改造鼠疫主要宿主生态地理景观,改变鼠疫主要宿主生存环境。位于欧亚大陆草原旱獭(*Marmota bobak* Muller, 1776)鼠疫自然疫源地,是第一次世界鼠疫大流行的起源地之一(发生于5—6世纪,史称游西蒂安娜瘟疫),当时流行几乎遍及所有国家,持续50年,死亡约1亿人,距今约有1500年。由于人类活动的影响完全改造了草原旱獭的生态地理景观,改变了旱獭的生存环境,最终导致草原旱獭完全被消灭。旱獭是繁殖率较低,对生存环境要求比较严格的异温动物,一旦旱獭数量大幅度降低,若想恢复到正常旱獭密度则存在一定难度。事实证明在单宿主疫源地,通过改造鼠疫主要宿主的生态地理景观,改变鼠疫主要宿主生存环境,做到消灭旱獭是有可能的。目前欧洲的草原旱獭已经绝迹,由于旱獭种群的灭绝,鼠疫菌和鼠疫自然疫源地便自然不复存在。

2. 大幅度降低主要宿主数量或密度,对鼠疫主要宿主生态地理景观、生存环境基本不采取措施。

【事例一】最著名的是前苏联“灭鼠拔源”理念。1933—1941年,在里海西北部小黄鼠鼠疫自然疫源地进行大规模的“灭鼠拔源”。结果在拔源地区,小黄鼠数量大幅下降,致使很难检出鼠疫菌。但

由于第二次世界大战的影响半途终止,最终并没有完全彻底拔除鼠疫疫源,却取得了半个多世纪(1935—2010年)疫源地健康化的效果,迄今在这一地区再未发现一例鼠疫病例。

1958年,以我国通辽地区为中心的松辽平原达乌尔黄鼠疫源地同样进行了“灭鼠拔源”,也取得了疫源地健康化的效果。从1958年至今半个多世纪,该疫源地迄今没发现一例鼠疫病例。

【事例二】1910—1911年和1920—1921年在西伯利亚旱獭、达乌尔黄鼠鼠疫自然疫源地引发东北肺鼠疫大流行,死亡人数达数十万。主要通过商贸超数量扑杀獭(年扑杀獭量100万至200万只)来控制疫情,持续达20余年,旱獭数量急剧下降。从1935年至今,扑杀獭地区再未检出鼠疫菌。目前该地区动物鼠疫已处于静息状态,但是在该疫源地未进行扑杀獭的地区,动物鼠疫仍然存在。

上述两事例说明,虽然没有经过对主要宿主生态地理景观的改造和彻底改变主要宿主的生存环境,但是通过大幅度降低主要宿主密度,可以在较长时期内取得鼠疫自然疫源地健康化的效果。但是,个别地区仍可发生较少的动物疫情,因此,若想彻底消灭鼠疫自然疫源性几乎是不可能的。

鼠疫菌约在1500—20000年前,由假结核耶尔森菌突变为鼠疫耶尔森菌的观点基本上为学术界所接受。若按鼠疫菌起源的地质年代分析,鼠疫菌被认为是较年轻的、活跃和最具生命力的、对环境生态位广适应性物种。从三次世界鼠疫大流行至今,鼠疫菌克服了自然选择的压力,进化遗传演变成现代的广适应性鼠疫菌种群。因此,现代世界鼠疫自然疫源地范围不仅没有缩小,反而逐渐扩大,并在人类活动的影响下,由欧亚大陆原发性鼠疫自然疫源地扩大到美洲、非洲、大洋洲(除澳大利亚),成为遍布世界性的鼠疫自然疫源地。

参 考 文 献

[1] Ji SL, He JG, Teng YF, et al. Discovery and research of plague natural foci. Chin J Epidemiol, 1990, 11 Suppl 1: S1-42. (in Chinese)
纪树立, 贺建国, 滕云峰, 等. 中国鼠疫自然疫源地的发现与研究. 中华流行病学杂志, 1990, 11 特 1: 1-42.

[2] Fang XY. Natural focuses of plague in China. Beijing: People's Medical Publishing House, 1990. (in Chinese)
方喜业. 中国鼠疫自然疫源地. 北京: 人民卫生出版社, 1990.

[3] Zhang G, Zhang GJ, Wang SR, et al. Survey of natural focuses of Plague and epidemic situations in China. Chin J Ctrl Endem Dis,

- 2002, 17(2): 101. (in Chinese)
张贵, 张贵军, 王身荣, 等. 我国鼠疫自然疫源地及疫情概况. 中国地方病防治杂志, 2002, 17(2): 101.
- [4] Zhang RZ. Zoogeography of China. Beijing: Science Press, 2004. (in Chinese)
张荣祖. 中国动物地理. 北京: 科学出版社, 2004.
- [5] Zheng ZM, Jiang ZK, Chen AG. Rodent Zoology. Shanghai: Shanghai Jiaotong Univ Press, 2008: 34-139. (in Chinese)
郑智民, 姜志宽, 陈安国. 啮齿动物学. 上海: 上海交通大学出版社, 2008: 34-139.
- [6] Zhang RZ. Chinese mammal distribution. Beijing: China Forestry Publishing House, 1997. (in Chinese)
张荣祖. 中国哺乳动物分布. 北京: 中国林业出版社, 1997.
- [7] Sun RY. Elementary of animal ecology. Beijing: Beijing Normal University Press, 2001. (in Chinese)
孙儒泳. 动物生态学原理. 北京: 北京师范大学出版社, 2001.
- [8] 孙鸿烈, 张荣祖. 中国生态环境建设地带性原理与实践. 北京: 科学出版社, 2004.
- [9] Wang YS, Liu QY, Cong XB, et al. Plague reservoirs and their classification in natural loci of China. Chin J Vector Bio & Contr, 2007, 18(2): 127-132. (in Chinese)
王玉山, 刘起勇, 丛显斌, 等. 中国鼠疫自然疫源地宿主动物名称与分类地位. 中国媒介生物学及控制杂志, 2007, 18(2): 127-132.
- [10] Wilson DE, Reeder DM. Mammal species of the world, a taxonomic and geographic reference. The Johns Hopkins University Press, 2005.
- [11] Luo ZX, Chen W, Gao W, et al. Chinese Fauna Sinica. Beijing: Science Press, 2000. (in Chinese)
罗泽珣, 陈卫, 高武, 等. 中国动物志·兽纲·啮齿目(下册)·仓鼠科. 北京: 科学出版社, 2000.
- [12] Wu LD, Chen YH, Bo LS, et al. Plague, A Manual for Medical and Public Health Workers. Weishengshu National Quarantine Service, Shanghai station, 1939. (in Chinese)
伍连德, 陈永汉, 伯力士, 等. 鼠疫概论. 卫生署海港检疫处, 上海海港检疫所, 1939.
- [13] 库加金. 动物生态学. 北京: 高等教育出版社, 1985.
- [14] 苏联自然疫源地考察团文集. 北京: 中国医学科学院流行病学微生物学研究所, 1960: 1-61.
- [15] 中国医学科学院微生物学研究所, 通辽市卫生防疫站, 内蒙古哲里木盟鼠疫防治站, 等. 关于通辽鼠疫自然疫源地基本规律及消灭鼠疫自然疫源性的研究. 北京: 中华人民共和国科学技术委员会, 1964.
- [16] 中共通辽市委地方病领导小组. 十四年防治鼠疫和消灭鼠疫疫源工作报告. 1962: 1-47.
- [17] Sheng HL, Da Qin Si Zhi, Lu HJ. The Mammalian of China. Beijing: China Forestry Publishing House, 1999. (in Chinese)
盛和林, 大秦司之, 陆厚基. 中国野生哺乳动物. 北京: 中国林业出版社, 1999.
- [18] Фенюк Б.К.; Экологические Факторы очаговости и Эдизоотологии Чумы Грызунов 2. Эзначеие Второстепенных Носителей Чумы. Тд. Научн. Конфер. Поевям 25-летн. юб. ин-та "Микроб" август 1944г 37-50 Изд. ин-та "Микроб" Саратов 1948.
- [19] Камнев И. И. Вопросы природной очаговости чумы в Северно-Восточной Китае в дределах Манч-журской равнины, Авторефератыканд.дисс. Саратов, 1958.
- [20] Anisimov AP, Lindler LE, Pier GB. Intraspecific diversity of *Yersinia pestis*. Clin Microbiol Rev, 2004, 17(2): 434-464.
- [21] Stenseth NC, Atshabar BB, Begon M, et al. Plague: past, present, and future. Plos Medicine, 2008, 5(1): 9-13.
- [22] Benedict C. Bubonic plague in nineteenth-century China. Calif: Stanford University Press, 1996.
- [23] Gage KL. Plague surveillance. Plague Manual. Geneva: World Health Organ, 1999: 135-165.
- [24] Gage KL, Kosoy MY. Natural history of plague; perspectives from more than a century of research. Annu Rev Entomol, 2005, 50: 505-528.
- [25] Gorschkov OV, Savostina EP, Popov lu A, et al. Genotyping *Yersinia pestis* strains from various natural foci. Mol Gen Mikrobiol Virusol, 2000(3): 12-17.
- [26] Guiyoule A, Grimont F, Iteman I, et al. Plague pandemics investigated by ribotyping of *Yersinia pestis* strains. J Clin Microbiol, 1994, 32: 633-641.
- [27] Huang XZ, Chu MC, Engelthaler DM, et al. Genotyping of a homogeneous group of *Yersinia pestis* strains isolated in the United States. J Clin Microbiol, 2002, 40(4): 1164-1173.
- [28] Hubbert WT, Goldenberg MI. Natural resistance to plague: genetic basis in the vole (*Microtus californicus*). Am J Trop Med Hyg, 1970, 19(6): 1015-1019.
- [29] Kozakevich VP. Dependence of susceptibility of little susliks to plague on their physiological status. Probl Osoboopasnih Infekt, 1969, 5(9): 74-80.

(收稿日期: 2012-04-09)

(本文编辑: 卢亮平)