

Взаимоотношения представителей восьми родов отряда *Siphonaptera* и *Yersinia pestis* из тувинского природного очага чумы

Л. П. Базанова, А. Я. Никитин (nikitin@irk.ru)

DOI: 10.31631/2073-3046-2018-17-3-32-37

ФКУЗ Иркутский научно-исследовательский противочумный институт
Роспотребнадзора, Иркутск. E-mail: adm@chumin.irkutsk.ru

Резюме

Взаимоотношения чумного микроба и блох являются необходимым условием оценки роли переносчиков в поддержании циркуляции возбудителя. Цель работы – сравнительный анализ частоты формирования чумным микробом «глыбок» и «блоков» в организме блох, паразитирующих на основном и второстепенных носителях возбудителя чумы в Тувинском природном очаге. Материалы и методы. Проанализированы результаты опытов с представителями восьми родов отряда *Siphonaptera* и *Yersinia pestis* subsp. *pestis* из Тувинского очага. В качестве прокормителей блох использованы млекопитающие с различной эпизоотологической ролью в очаге. Оценивали частоту образования «блоков», бактериальных «глыбок» и гибели инфицированных насекомых. Результаты и обсуждение. Наиболее высокий уровень блокообразования наблюдали у *Citellophilus tesquorum altaicus*, *Frontopsylla elatoides*, *Neopsylla mana*, *Oropsylla alaskensis*, *Rhadinopsylla li transbaicalica* – паразитов основного носителя – *Spermophilus undulatus*. Формирование «глыбок» чаще отмечали у *F. hetera*, *Paradoxopsyllus scalonae*, *P. scorodumovi*, *P. dashidorzhi*, *Amphipsylla primaris* – эктопаразитов второстепенных носителей – *Ochotona pallasi*, *Alticola strelzovi*. Выявлена положительная связь между частотой образования конгломератов возбудителя в организме блох и их смертностью. При условии высокой степени агрегированности микроба наблюдалась максимальная гибель переносчика. Предполагается, что блохи основного носителя в большей степени участвуют в распространении чумного микроба, а эктопаразиты второстепенных носителей в его персистенции.

Ключевые слова: *Yersinia pestis*, носитель, блоха, «блок» преджелудка, бактериальные «глыбки»

Для цитирования: Базанова Л. П., Никитин А. Я. Взаимоотношения представителей восьми родов отряда *Siphonaptera* и *Yersinia pestis* из тувинского природного очага чумы. Эпидемиология и Вакцинопрофилактика. 2018; 17 (3): 32–37. DOI: 10.31631/2073-3046-2018-17-3-32-37

Relationship of the Representatives of Eight Genera of Siphonaptera Order and Yersinia Pestis from Tuva Natural Plague Focus

L. P. Bazanova, A. Ya. Nikitin (nikitin@irk.ru)

DOI: 10.31631/2073-3046-2018-17-3-32-37

Irkutsk Antiplague Research Institute of Rosпотребнадзор, Irkutsk, Russia. E-mail: adm@chumin.irkutsk.ru

Abstract

Mutual relations of *Yersinia pestis* and fleas are a necessary condition to estimation the role of carriers in maintenance of the causative agent circulation. Objective – the comparative analysis of frequency of «conglomerate» and «block» formations by *Y. pestis* in fleas parasitizing on the main and minor carriers in the Tuva natural focus. Materials and methods. Results of experiments with representatives of eight genera of *Siphonaptera* order and *Y. pestis* subsp. *pestis* from the Tuva focus were analyzed. Mammals with various epizootological roles in the focus were used as flea fooders. Frequency of «block» and bacterial «conglomerate» formations and death of the infected insects was estimated. Results and discussion. The highest level of block formation was observed in *Citellophilus tesquorum altaicus*, *Frontopsylla elatoides*, *Neopsylla mana*, *Oropsylla alaskensis*, *Rhadinopsylla li transbaicalica* – parasites of the basic carrier (*Spermophilus undulates*). Formation of «conglomerates» was more often revealed in *F. hetera*, *Paradoxopsyllus scalonae*, *P. scorodumovi*, *P. dashidorzhi*, *Amphipsylla primaris* – ectoparasites of the minor carriers (*Ochotona pallasi*, *Alticola strelzovi*). Positive connection between frequency of *Y. pestis* conglomerate formations in fleas and their death rate was detected. Maximal death rate of the carrier was observed at high degree of *Y. pestis* aggregation. It was supposed that fleas of the basic carrier participated in a greater degree in *Y. pestis* distribution and ectoparasites of the secondary carriers – in its persistence.

Key words: *Yersinia pestis*, carrier, flea, proventriculus «block», bacterial «conglomerate»

For citation: Bazanova L. P., Nikitin A. Ya. Relationship of the Representatives of Eight Genera of *Siphonaptera* Order and *Yersinia Pestis* from Tuva Natural Plague Focus. Epidemiology and Vaccinal Prevention. 2018; 17 (3): DOI: 10.31631/2073-3046-2018-17-3-32-37 (in Russian)

Введение

Блохи (отряд *Siphonaptera*) представляют одну из наиболее важных групп кровососущих насекомых,

являясь переносчиками различных возбудителей болезней человека и животных, из которых первостепенное значение имеет возбудитель чумы.

Взаимоотношения возбудителя чумы с организмом блохи отличаются разнообразием, а их исход зависит как от свойств циркулирующих штаммов *Yersinia pestis*, так и от видовых особенностей переносчика [1]. Способность чумного микроба к агрегированию и образованию внеклеточной биопленки проявилась в организме блох в виде феномена «блока» преджелудка, что служит основой для реализации трансмиссивной передачи возбудителя и его длительной персистенции [2–4]. Предшествующее блокообразованию формирование конгломератов («глыбок») у насекомых трактуется как физическое состояние агрегированности чумного микроба, а «блок» преджелудка как высшая степень этого состояния [5, 6]. На блохах из сибирских природных очагов чумы показано, что формирование чумным микробом бактериальных «глыбок» в организме этих насекомых не только начальная стадия блокообразования, но и самостоятельное явление, позволяющее осуществлять трансмиссию возбудителя, причем в отдельных случаях с агональной бактериемией у прокормителя [7, 8].

В Тувинском природном очаге основным носителем чумного микроба – длиннохвостый суслик (*Spermophilus undulatus*). Роль монгольской пищухи (*Ochotona pricei*), даурской пищухи (*O. daurica*) и плоскочерепной полевки (*Alticola strelzovi*) оценивается как второстепенная [9]. Основу таксоценоза блох длиннохвостого суслика составляют шесть видов: *Citellophilus tesquorum altaicus* (Ioff, 1936), *Oropsylla alaskensis* (Baker, 1904), *Frontopsylla elatoides elatoides* Wagner, 1928, *Rhadinopsylla li transbaicalica* Ioff et Tiflov, 1947, *Neopsylla mana* Wagner, 1927, *F. hetera* Wagner, 1933. Первые три вида – специфичные паразиты длиннохвостого суслика, остальные могут паразитировать на широком круге хозяев в степных биотопах. Тем не менее, четвертый и пятый виды из таксоценоза предпочитают в качестве прокормителя суслика, шестой является массовым паразитом пищух и обычным паразитом суслика [10]. Монгольская пищуха заселяет в Туве обширные территории, часто совместно с основным носителем – длиннохвостым сусликом. Естественная зараженность возбудителем чумы в Тувинском природном очаге установлена для нескольких массовых видов блох монгольской пищухи: *Ctenophyllus hirticrus* (Jordan et Rothschild, 1923), *Paramonopsyllus scalonae* (Vovchinskaya, 1950), *Amphalius runatus* (Jordan et Rothschild, 1923), *Frontopsylla hetera* Wagner, 1933, *Paradoxopsyllus dashidorzhii* Scalon, 1953, а для *P. scorodumovi* Scalon, 1935 выявлена возможность передачи чумного микроба [10].

В последние годы в Тувинском природном очаге наблюдается трансформация паразитоценозов и возрастание эпизоотической активности [11, 12]. В этой связи анализ взаимоотношений чумного микроба и блох, паразитирующих на зверьках с разной эпизоотической ролью в очаге, является одним

из необходимых условий при оценке эффективности переносчиков в циркуляции возбудителя.

Цель работы – сравнительный анализ частоты формирования чумным микробом «глыбок» и «блоков» в организме блох, паразитирующих на основном и второстепенном носителях возбудителя чумы в Тувинском природном очаге, для оценки их векторного потенциала.

Материалы и методы

Проанализированы данные, полученные при экспериментальных исследованиях взаимоотношений с чумным микробом блох 11 видов восьми родов: *C. tesquorum altaicus*, *F. elatoides*, *F. hetera*, *N. mana*, *O. alaskensis*, *R. li transbaicalica*, *P. scalonae*, *P. scorodumovi*, *P. dashidorzhii*, *Amphipsylla primaris*, *Xenopsylla cheopis*. В опытах использованы 10 видов блох-переносчиков возбудителя из Тувинского природного очага чумы. Для сравнительного анализа взяты данные опытов со штаммами чумного микроба, изолированными на территории Тувинского очага, и блохой *X. cheopis* как представителя вида высокоактивных переносчиков чумы и модельным объектом для многих экспериментальных исследований [3, 6, 13]. Взятых в эксперименты блох и их прокормителей инфицировали типичными для Тувинского природного очага штаммами *Yersinia pestis* subsp. *pestis*. Опыты с эктопаразитами из Тувинского природного очага с использованием естественных прокормителей (*S. undulatus*, *O. pallasi*, *A. strelzovi*) проведены на базе лаборатории Монгун-Тайгинского эпидотряда Тувинской противочумной станции. Опыты с *X. cheopis* осуществлены в лаборатории экспериментальных животных Иркутского противочумного института на лабораторных белых мышах – *Mus musculus*. Объекты и объем исследованного материала приведены в таблице 1.

Подробно методы заражения, содержания насекомых, исследования органов экспериментальных зверьков, использованных для подкормок эктопаразитов, отражены в ранее опубликованных работах [7, 14–16]. Особенности взаимоотношений возбудителя чумы с блохами оценивали по доле особей с бактериальными «глыбками» и полными «блоками» в расчете на одну подкормку и индексу агрегированности микроба (отношение доли блох с «блоками» к доле насекомых с «глыбками»). Кроме того, учитывали показатель смертности инфицированных насекомых для установления влияния зараженности блох чумным микробом на их жизнедеятельность. Статистическая обработка проведена стандартными методами вариационной статистики [17].

Результаты и обсуждение

В таблице 2 приведены средние значения доли блох с «блоками» и бактериальными «глыбками» за одну подкормку в опытах с использованием разных прокормителей. Установлено, что

Таблица 1.

Объекты и объем исследованного в экспериментах материала
 The objects and the volume of the material studied in the experiments

Виды блох Types of fleas	Количество исследованных имаго Number of imago examined
<i>Amphipsylla primaris primaris</i>	662
<i>Citellophilus tesquorum altaicus</i>	14135
<i>Frontopsylla elatoides elatoides</i>	491
<i>F. hetera</i> Wagner	158
<i>Noopsylla. mana</i>	194
<i>Oropsylla alaskensis</i>	218
<i>Paradoxopsyllus scorodumovi</i>	304
<i>P. dashidorzhii</i>	115
<i>P. scalonae</i>	115
<i>Rhadinopsylla li transbaikalica</i>	249
<i>Xenopsylla cheopis</i>	3384
Всего блох: Total fleas:	20 025
Виды зверьков: Types of animals:	Количество исследованных особей Number of examined animals
Длиннохвостый суслик Long-tailed gopher (<i>Spermophilus undulatus</i>)	587
Монгольская пищуха Mongolian pika (<i>Ochotona pallasi</i>)	79
Плоскочерепная полевка Strelzow's Mountain Vole (<i>Alticola strelzovi</i>)	32
Белая мышь White mouse (<i>Mus musculus</i>)	918
Всего зверьков Total animals:	1616

формирование бактериальных «глыбок» происходит у всех 10 исследованных видов из Тувинского природного очага чумы, даже в случае отсутствия формирования полных «блоков».

Выявлено (см. табл. 2), что у блох основного носителя более высокий показатель блокообразования ($1,5 \pm 0,13\%$) и индекс агрегированности возбудителя ($0,11 \pm 0,05$), но доля особей со сформировавшимися «глыбками» ($16,8 \pm 0,65\%$) меньше, чем у эктопаразитов зверьков, играющих второстепенную роль в эпизоотическом процессе ($0,69 \pm 0,11$; $0,03 \pm 0,01$; $27,10 \pm 0,82$ соответственно). Несмотря на небольшое число сравниваемых видов, различия по доле особей с «глыбками» среди блох основного и второстепенного носителей чумы статистически значимы ($t = 2,73$; $df = 8$; $P < 0,05$).

Индекс агрегированности микроба показывает, что у эктопаразитов суслика в эксперименте на сто особей с «глыбками» приходится от двух до 28 (в среднем 11), а у блох *O. pallasi* – от нуля до двух особей с «блоком». У блохи *A. primaris*, довольно часто встречающейся как на плоскочерепной полевке, так и на монгольской пищухе, формируется до восьми «блоков» на сто особей с «глыбками», что также меньше, чем в среднем у блох

длиннохвостого суслика (см. табл. 2). Поскольку процесс образования «блоков» и «глыбок» имеет у блох основного носителя в Тувинском природном очаге чумы сезонные особенности [15], вывод о характере различий в частоте их формирования у насекомых с разных хозяев требует более тщательного анализа с учетом времени проведения отдельных экспериментов.

Блоха *C. tesquorum* относится к активным переносчикам [1]. В организме активных переносчиков формирование «глыбок» чаще сопровождается блокообразованием, что обеспечивает агональную бактериемию у зверьков, а значит и дальнейшую трансмиссию возбудителя. Из всех взятых в анализ видов блох диких зверьков именно у этих насекомых максимальный индекс агрегированности чумного микроба (см. табл. 2). Еще более высокий показатель отмечен у *X. cheopis*, самого известного и высокоактивного в настоящее время переносчика, у которого данный индекс превышает единицу. Этот факт свидетельствует, что в организме *X. cheopis* формируются в основном «блоки», причем в большинстве случаев без начальной стадии формирования – бактериальных «глыбок».

В таблице 3 приведены данные о смертности зараженных возбудителем чумы блох после

Таблица 2.

Степень агрегированности возбудителя в организме переносчиков из Тувинского природного очага чумы
 The degree of aggregation of the pathogen in the body from the Tuva natural foci of the plague

Основной хозяин блох и прокормитель в опытах The main host of fleas and the feeder in experiments	Роль в эпизоотиче- ском процессе Role in the epizootic process	Виды блох Types of fleas	Средняя за подкормку доля блох Average for top dressing the proportion of fleas (%)		Индекс агрегиро- ванности Aggregation index
			с «блоками» with «block»	с «глыбками» with «conglomerate»	
S. undulatus	Основной носитель Main vector	C. tesquorum altaicus	1,7 ± 0,48	20,8 ± 3,77	0,08
		F. elatoides	0,4 ± 0,20	18,4 ± 5,44	0,02
		N. mana	2,4 ± 1,29	8,5 ± 1,64	0,28
		O. alaskensis	2,8 ± 2,78	21,3 ± 12,20	0,13
		R. li transbaicalica	0,5 ± 0,48	14,9 ± 4,10	0,03
Среднее для блох основного носителя Mean for fleas main vector			1,5 ± 0,13	16,8 ± 0,65	0,11 ± 0,05
O. pallasi	Второстепенные носители Secondary vektors	F. hetera	0	17,5 ± 6,02	0
		P. scalonae	0,4 ± 0,45	29,1 ± 4,55	0,02
		P. scorodumovi	0,5 ± 0,24	26,7 ± 5,53	0,02
		P. dashidorzhii	0,3 ± 0,33	36,0 ± 10,7	0,01
A. strelzovi		A. primaris*	2,2 ± 0,42	26,2 ± 2,13	0,08
Среднее для блох второстепенных носителей Mean for fleas Secondary vector			0,69 ± 0,11	27,1 ± 0,82	0,03 ± 0,01
Модельные объекты Model objects					
M. musculus – не является носителем в Тувинском природном очаге чумы is not a vector in Tuva natural foci of plague		X. cheopis – не является переносчиком в Тувинском природном очаге чумы is not a carrier in Tuva natural foci of plague	5,4 ± 1,42	5,3 ± 1,46	1,01

Примечание: *блоха эвризоидна и одинаково часто паразитирует на *A. strelzovi* и *O. pallasi*

их кормления на животных с разной эпизоотологической ролью. Статистически значимые различия в смертности насекомых, принадлежащих к паразитам основного и второстепенного носителя, отсутствуют.

При сравнении данных таблиц 2 и 3 наблюдается определенная положительная связь между величиной индекса агрегированности микроба и смертностью насекомых. Так, минимальные значения показателя агрегированности (см. табл. 2) и смертности (см. табл. 3) характерны для блох второстепенного носителя, максимальные – для *X. cheopis*.

Чтобы оценить влияние образования конгломератов микроба («глыбок», частичных и полных блоков) в организме насекомых на их выживаемость, все подкормки в двух экспериментах с модельным объектом – *X. cheopis* – разделили на три группы: с низким (до 20%), средним (от 21 до 40%)

и высоким (41% и выше) уровнем агрегированности возбудителя. В группе с низкой агрегированностью микроба (в среднем за подкормку $9,8 \pm 1,30\%$) смертность насекомых составила $3,7 \pm 0,80\%$. В группе со средним уровнем ($26,5 \pm 2,30\%$) смертность блох возросла до $10,0 \pm 3,87\%$. При условии высокой степени агрегированности микроба ($53,1 \pm 4,81\%$) наблюдалась максимальная гибель переносчика: $33,7 \pm 11,76\%$. Однофакторный дисперсионный анализ представленных данных указывает на существенное влияние уровня образования конгломератов микроба на выживаемость блох ($df = 24$; $F = 14,0$; $P < 0,001$). Следовательно, если с увеличением количества эктопаразитов с агрегатами микроба повышается и гибель блох, можно предположить, что именно среди погибших имаго высока доля особей, в организме которых из конгломератов возбудителя начали формироваться блоки преджелудка. В этой

Таблица 3.

Смертность инфицированных чумным микробом блох-переносчиков из Тувинского природного очага чумы и модельного объекта

Mortality of plague-infected fleas from Tuva natural foci of plague and model object infected with plague microbe

Эпизоотологическая роль прокормителя в Тувинском природном очаге чумы Epizootological role of the feeder in the Tuva natural foci of the plague	Виды блох Types of fleas	Средняя за подкормку доля погибших блох The average percentage of dead fleas for feeding (%)
Основной носитель возбудителя: The main vector of the pathogen <i>S. undulatus</i>	<i>C. tesquorum altaicus</i>	8,3 ± 2,03
	<i>F. elatoides</i>	5,9 ± 3,44
	<i>N. mana</i>	10,4 ± 6,42
	<i>O. alaskensis</i>	11,3 ± 7,52
	<i>R. li transbaicalica</i>	20,1 ± 7,24
Среднее значение для блох основного носителя Average value for fleas main vector		11,2 ± 2,41
Второстепенные носители возбудителя Secondary vector: <i>O. pricei</i> , <i>A. strelzovi</i>	<i>F. hetera</i>	4,3 ± 2,03
	<i>P. scalonae</i>	6,5 ± 2,21
	<i>P. scorodumovi</i>	18,0 ± 3,18
	<i>P. dashidorzhii</i>	8,7 ± 2,03
	<i>A. primaris</i>	5,4 ± 2,46
Среднее значение для блох второстепенных носителей Mean for fleas secondary vector		8,6 ± 2,46
Модельные объекты Model objects		
<i>M. musculus</i>	<i>X. cheopis</i>	13,2 ± 5,10

связи становится понятной причина самой высокой смертности в процессе подкормок у модельного объекта *X. cheopis* (см. табл. 3), отличающегося максимальной способностью к блокообразованию (индекс агрегированности 1,01, см. табл. 2) и минимальной гибели блох второстепенных носителей (индекс агрегированности $0,03 \pm 0,01$, см. табл. 2).

Несомненно, что организм насекомого, так же, как и целый ряд факторов внешней среды, оказывает существенное влияние на процесс интенсивного размножения чумного микроба и его агрегирования [5, 7]. Однако ведущая роль в этом процессе принадлежит уникальным свойствам возбудителя чумы, которые позволяют патогену приживаться в организме блохи, защищают его от бактерицидного влияния ферментов кишечного тракта, обеспечивают формирование «микроколоний» и блока желудка. Эти свойства выработались в процессе эволюции *Y. pestis* и детерминированы рядом специализированных генетических структур генома возбудителя чумы [3, 6, 13].

Закключение

Как показал анализ полученных в опытах данных, процесс образования агрегированных форм микроба в желудочно-кишечном тракте блох («глыбки», «блоки») определяет не только векторную активность

переносчика, но и связан с ролью его прокормителя (хозяина) в эпизоотическом процессе. Установлено, во-первых, что формирование «глыбок» происходит у всех исследованных 11 видов восьми родов отряда *Siphonaptera*, причем различия между активными и неактивными переносчиками по данному показателю в целом недостоверны. Во-вторых, у видов блох основного носителя в Тувинском природном очаге чумы уровень блокообразования и индекс агрегированности микроба выше, а доля особей с «глыбками» ниже, чем у эктопаразитов второстепенных носителей. Возможно, в этой связи блохи основного носителя играют главную роль в распространении чумного микроба в период активизации эпизоотического процесса в очаге. В то время как блохи второстепенных носителей, вероятно, в большей степени поддерживают персистенцию возбудителя.

Полученные данные о смертности зараженных возбудителем чумы эктопаразитов показали, что образование конгломератов микроба в желудочно-кишечном тракте оказывает различное влияние на выживаемость блох – активных и малоактивных переносчиков. Так, у эктопаразитов с наивысшим уровнем блокообразования и индексом агрегированности, то есть *X. cheopis* и специфичных блох основного носителя возбудителя чумы в Тувинском природном очаге, отмечена их более низкая выживаемость по сравнению

с переносчиками, паразитирующими на зверьках, имеющих второстепенное эпизоотологическое значение. Особенно высокие показатели частоты блокообразования и гибели установлены для *X. cheopis* – вида исторически не контактировавшего с возбудителем чумы на исследуемой территории. Эти данные согласуются с мнением авторов [18], которые на примере анализа расселения и векторной активности трех наиболее эффективных из известных на сегодняшний день в мире переносчиков (*X. cheopis*, *X. brasiliensis*

и *X. vexabilis*) пришли к выводу о связи высокой частоты «блокирования» с исторической молодостью рассматриваемых паразитарных систем. Можно предположить, что именно эта причина лежит в основе высокой частоты блокообразования и гибели в процессе эксперимента у блох основного носителя в Тувинском природном очаге чумы.

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

Литература

1. Ващенко В. С. Блохи (*Siphonaptera*) – переносчики возбудителей болезней человека и животных. Л.: Наука. 1988: 160.
2. Perry DR. A plague of fleas: survival and transmission of *Yersinia pestis*. ASM News. 2003; 69 (7): 385–389.
3. Hinnebusch BJ. The evolution of flea-borne transmission in *Yersinia pestis*. Current Issues of Molecular Biology. 2005; 7: 197–212.
4. Eisen RJ, Gage KL. Adaptive strategies of *Yersinia pestis* to persist during inter-epizootic and epizootic periods. Veterinary Research. 2009; 40: 1.
5. Брюханова Г. Д., Бейер А. П., Грижебовский Г. М., Ефременко В. И., Щедрин В. И., Смирнова Е. Б. Значение агрегированности чумного микроба в передаче его блохами. Медицинская паразитология. 1999; 3: 37–40.
6. Кутырев В. В., Коннов Н. П., Волков Ю. П. Возбудитель чумы: ультраструктура и локализация в переносчике. М.: Медицина; 2007.
7. Базанова Л. П., Никитин А. Я., Маевский М. П., Капустин Ю. М. Изменчивость и агрегированность возбудителя чумы как способ его сохранения в организме *Citellophilus tesquorum altaicus* (*Siphonaptera*). Проблемы особо опасных инфекций. 2004; 88 (2): 29–33.
8. Базанова Л. П. Взаимоотношения чумного микроба (*Yersinia pestis*) и блох (*Siphonaptera*): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Улан-Удэ; 2009.
9. Вержуцкий Д. Б., Окунев Л. П., Чумаков А. В., Федоров С. В. О степени участия разных видов мелких млекопитающих в эпизоотическом процессе в Тувинском очаге чумы. Актуальные аспекты природноочаговых болезней: Материалы межрегиональной научно-практической конференции. Омск, 2001: 165–166.
10. Вержуцкий Д. Б., Галацевич Н. Ф., Ковалева Н. И., Чумакова Н. А., Акимова И. С., Немкова Н. К. Аннотированный список видов блох, инфицированных возбудителем чумы в Тувинском природном очаге. Байкальский зоологический журнал. 2016; 19: 121–125.
11. Балахонov С. В., Корзун В. М., Косилко С. А., Вержуцкий Д. Б., Чипанин Е. В., Ярыгина М. Б. и др. Эпизоотическая и эпидемическая обстановка в Сибирских природных очагах чумы. Current Issues on Zoonotic Diseases. Ulaanbaatar, 2017; 22: 103–116.
12. Вержуцкий Д. Б., Холин А. В., Климов В. Т., Акимова И. С., Галацевич Н. Ф., Немкова Н. К. и др. Эпизоотическая активность Тувинского очага чумы и ее особенности на современном этапе: Актуальные проблемы болезней, общих для человека и животных: Материалы Всероссийской научно-практической конференции. Ставрополь, 2017: 14–16.
13. Hinnebusch BJ, Chouikha I, Sun Yi-Ch. Ecological Opportunity, Evolution, and the Emergence of Flea-Borne Plague. Infection and Immunity. 2016; 84:1932–1940.
14. Базанова Л. П., Томакова Е. Г., Маевский М. П. Значение блокированных и неблокированных блох *Citellophilus tesquorum altaicus* (Ioff, 1936) в передаче чумной инфекции. Проблемы особо опасных инфекций. 2003; 86: 14–20.
15. Базанова Л. П., Никитин А. Я., Попков А. Ф., Маевский М. П. Сезонные особенности трансмиссии возбудителя чумы длиннохвостому суслику блохами *Citellophilus tesquorum* в Туве. Зоологический журнал. 2007; 86 (7): 846–852.
16. Базанова Л. П., Климов В. Т. К оценке эпизоотологической роли блох длиннохвостого суслика в Тувинском природном очаге чумы. Медицинская паразитология и паразитарные болезни. 2008; 4: 55–59.
17. Ивантер Э. В., Коросов А. В. «Элементарная биометрия». Петрозаводск: ПетрГУ; 2013.
18. Сунцов В. В., Сунцова Н. И. Чума. Происхождение и эволюция эпизоотической системы (экологические, географические и социальные аспекты). М.: Товарищество научных изданий КМК; 2006.

References

1. Vashchenkov V. S. Fleas (*Siphonaptera*) – vectors of the causative agents of human and animal illnesses. Leningrad: Nauka; 1988 (in Russian).
2. Perry DR. A plague of fleas: survival and transmission of *Yersinia pestis*. ASM News. 2003; 69 (7): 385–389.
3. Hinnebusch BJ. The evolution of flea-borne transmission in *Yersinia pestis*. Current Issues of Molecular Biology. 2005; 7: 197–212.
4. Eisen RJ, Gage KL. Adaptive strategies of *Yersinia pestis* to persist during inter-epizootic and epizootic periods. Veterinary Research. 2009; 40: 1.
5. Brukhanova G. D., Beier A. P., Grizhebovsky G. M., Efremenko V. I., Schedrin V. I., Smirnova E. B. Significance of plague microbe aggregation in flea transmission. Meditsinskaya parazitologiya. 1999; 3: 37–40 (in Russian).
6. Kutayev V. V., Konnov N. P., Volkov Yu. P. The plague causative agent: ultrastructure and localization in the vector. Moscow: Meditsina; 2007 (in Russian).
7. Bazanova L. P., Nikitin A. Ya., Maevsky M. P., Kapustin Yu. M. Variability and aggregation of the plague agent as a way of its preservation in *Citellophilus tesquorum altaicus* (*Siphonaptera*). Problemi osobo opasnih infekcy. [Problems of Particularly Dangerous Infections]. 2004; 88 (2): 29–33 (in Russian).
8. Bazanova L. P. Mutual relations of the plague microbe (*Yersinia pestis*) and fleas (*Siphonaptera*): Dr. Sci. (Med.). Ulan-Ude; 2009 (in Russian).
9. Verzhutsky D. B., Okunev L. P., Chumakov A. V., Feodorov C. B. About the degree of participation of different small mammal species in epizootic process in the Tuva plague focus. Actual aspects of natural focal illnesses: Materialy mezhrayonalnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii. Omsk, 2001: 165–166 (in Russian).
10. Verzhutsky D. B., Galatsevich N. F., Kovaleva N. I., Chumakova N. A., Akimova I. S., Nemkova N. K. Annotated list of flea species infected with the plague causative agent in the Tuva natural focus. Baikalsky zoologicheskyy zhurnal. 2016; 19: 12–125 (in Russian).
11. Balakhonov S. V., Korzun V. M., Kosilko S. A., Verzhutsky D. B., Chipanin E. V., Yarygina M. B. et al. Epizootic and epidemic conditions in the Siberian natural plague foci. Current Issues on Zoonotic Diseases. Ulaanbaatar, 2017; 22: 103–116.
12. Verzhutsky D. B., Kholin A. V., Klimov V. T., Akimova I. S., Galatsevich N. F., Nemkova N. K. et al. Epizootic activity of the Tuva plague focus and its features at the present stage: Actual problems of illnesses, general for humans and animals: Materialy Vserossiiskoi nauchno-prakticheskoi konferentsii. Stavropol, 2017: 14–16 (in Russian).
13. Hinnebusch BJ, Chouikha I, Sun Yi-Ch. Ecological opportunity, evolution, and the emergence of flea-borne plague. Infection and Immunity. 2016; 84:1932–1940.
14. Bazanova L. P., Tomakova E. G., Maevsky M. P. Significance of the blocked and unblocked fleas *Citellophilus tesquorum altaicus* (Ioff, 1936) in transmission of plague infection. Problemi osobo opasnih infekcy. [Problems of Particularly Dangerous Infections]. 2003; 86: 14–20 (in Russian).
15. Bazanova L. P., Nikitin A. Ya., Popkov A. F., Maevsky M. P. Seasonal features of plague agent transmission to long-tailed souslik by fleas *Citellophilus tesquorum* in Tuva. Zoologicheskij Zhurnal. [Zoological Journal]. 2007; 86 (7): 846–852 (in Russian).
16. Bazanova L. P., Klimov V. T. To the estimation of epizootic role of the fleas of long-tailed souslik in the Tuva natural plague focus. Meditsinskaya parazitologiya i parazitarnye bolezni. 2008; 4: 55–59. (in Russian)
17. Ivanter E. V., Korosov A. V. Elementary biometry. Petrozavodsk: PetrGU; 2013 (in Russian).
18. Suntsov V. V., Suntsova N. I. Plague. Origin and evolution of epizootic system (ecological, geographical and social aspects). Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK; 2006 (in Russian).

Об авторах

- Базанова Любовь Петровна – д. б. н., ведущий научный сотрудник зоолого-паразитологического отдела ФКУЗ Иркутский научно-исследовательский противочумный институт Роспотребнадзора; ул. Трилиссера, 78, Иркутск, 664047.
- Никитин Алексей Яковлевич – д. б. н. доцент, ведущий научный сотрудник зоолого-паразитологического отдела ФКУЗ Иркутский научно-исследовательский противочумный институт Роспотребнадзора; ул. Трилиссера, 78, Иркутск, 664047.

About the Authors

- Bazanova Lyubov Petrovna – Dr. Sci. (Biol.), leading researcher of the zoological and parasitological department of the Irkutsk Research Anti-Plague Institute 78 Trilisser str., Irkutsk, Russia
- Aleksey Ya. Nikitin – Dr. Sci. (Biol.), Associate Professor, leading researcher of the zoological and parasitological department of the Irkutsk Anti-Plague Research Institute 78 Trilisser str., Irkutsk, Russia