

DOI: 10.21055/0370-1069-2022-4-96-101

УДК 595.775:599.322.2+616.98:579.842.23(571.52)

Е.Г. Токмакова¹, Н.Ф. Галацевич², Л.П. Базанова¹, Н.И. Ковалёва², А.А. Чалбакай², И.С. Акимова²**Зараженность блох длиннохвостого суслика энтомопаразитическими нематодами в Тувинском горном природном очаге чумы**¹ФКУЗ «Иркутский научно-исследовательский противочумный институт Сибири и Дальнего Востока», Иркутск, Российская Федерация; ²ФКУЗ «Тувинская противочумная станция», Кызыл, Российская Федерация

Предполагается, что энтомопаразитические нематоды блох являются связующим звеном между частями популяции *Yersinia pestis* во внешней среде и в блохе-переносчике. **Цель** исследования – анализ экстенсивности и интенсивности нематодной инвазии у блох длиннохвостого суслика на территории Монгун-Тайгинского стационара в Тувинском природном очаге чумы. **Материалы и методы.** Блох собирали в процессе плановых эпизоотологических обследований в 2019–2021 гг. При проведении таксономической идентификации регистрировали наличие паразитических нематод. Для оценки интенсивности нематодной инвазии вскрыто 190 блох. Фиксировали количество взрослых паразитирующих самок нематод и наличие личинок. Статистическую обработку данных провели общепринятыми методами с применением программы Excel. Использовали критерий χ^2 , влияние двух факторов (вид, пол блох) на изучаемые показатели оценивали с помощью одно- и двухфакторного дисперсионного анализа. **Результаты и обсуждение.** За три года наблюдений энтомопаразитические нематоды обнаружены в блохах шести видов: *Citellophilus tesquorum*, *Frontopsylla elatoides*, *Rhadinopsylla li transbaikalica*, *Frontopsylla hetera*, *Oropsylla alaskensis*, *Neopsylla mana*. Показаны видовые различия блох в зараженности нематодами. Наивысшая инвазированность – 25,1–25,6 % – отмечена у *Rh. li transbaikalica*. Половая принадлежность блох не влияла на их зараженность. Установлено, что зараженные блохи чаще находятся в гнезде, чем в шерсти прокормителя, и менее активно, чем незараженные эктопаразиты, мигрируют ко входам нор. По результатам оценки интенсивности инвазии блохи *Rh. li transbaikalica* являются хозяевами нематод моно- или олигоксенного вида, который не встречается у других блох.

Ключевые слова: энтомопаразитические нематоды, блохи, Тувинский горный очаг чумы.

Корреспондирующий автор: Токмакова Елена Геннадьевна, e-mail: flea98@mail.ru.

Для цитирования: Токмакова Е.Г., Галацевич Н.Ф., Базанова Л.П., Ковалёва Н.И., Чалбакай А.А., Акимова И.С. Зараженность блох длиннохвостого суслика энтомопаразитическими нематодами в Тувинском горном природном очаге чумы. *Проблемы особо опасных инфекций*. 2022; 4:96–101. DOI: 10.21055/0370-1069-2022-4-96-101

Поступила 09.12.2022. Отправлена на доработку 20.12.2022. Принята к публ. 22.12.2022.

E.G. Tokmakova¹, N.F. Galatsevich², L.P. Bazanova¹, N.I. Kovaleva², A.A. Chalbakai², I.S. Akimova²**The Infestation of Fleas of the Long-Tailed Souslik with Entomoparasitic Nematodes in Tuva Mountain Natural Plague Focus**¹Irkutsk Research Anti-Plague Institute of Siberia and Far East, Irkutsk, Russian Federation;²Tuva Plague Control Station, Kyzyl, Russian Federation

Abstract. Entomoparasitic nematodes are supposed to be a link between parts of *Yersinia pestis* population in the environment and the flea vector. **The aim** of the study was to assess the prevalence and intensity of infestation in the fleas of the long-tailed souslik with entomoparasitic nematodes on the territory of Mongun-Taiginsky station in the Tuva natural plague focus. **Materials and methods.** Fleas were collected during the scheduled epizootiological surveys in 2019–2021. In the course of taxonomic identification the presence of parasitic nematodes was registered. In order to evaluate the intensity of nematode invasion, a total of 190 fleas were dissected. The number of adult parasitizing females and presence of larvae was recorded. Statistical processing of the data was performed with the help of conventional methods using the Excel software. The criterion χ^2 was applied; the influence of various factors (species, gender of fleas) on the studied parameters was assessed through single- and two-factor analysis of variance. **Results and discussion.** During three years of observations, entomoparasitic nematodes were found in six species of fleas: *Citellophilus tesquorum*, *Frontopsylla elatoides*, *Rhadinopsylla li transbaikalica*, *Frontopsylla hetera*, *Oropsylla alaskensis*, and *Neopsylla mana*. The differences in infestation with nematodes between the species are presented. The highest invasion rate – 25.1–25.6 % – is observed in *Rh. li transbaikalica*. The gender of fleas does not influence their infestation. It is established that invaded fleas are more often found in the nest than in the fur of animals, they are less actively migrate to the burrow entrance compared to not invaded ones. Evaluation of infestation prevalence has revealed that fleas *Rh. li transbaikalica* are the hosts for nematodes of mono- or oligoxenic species, which do not occur in other fleas.

Key words: entomoparasitic nematodes, fleas, Tuva mountain natural plague focus.**Conflict of interest:** The authors declare no conflict of interest.

Corresponding author: Elena G. Tokmakova, e-mail: flea98@mail.ru.

Citation: Tokmakova E.G., Galatsevich N.F., Bazanova L.P., Kovaleva N.I., Chalbakai A.A., Akimova I.S. The Infestation of Fleas of the Long-Tailed Souslik with Entomoparasitic Nematodes in Tuva Mountain Natural Plague Focus. *Problemy Osobo Opasnykh Infektsii [Problems of Particularly Dangerous Infections]*. 2022; 4:96–101. (In Russian). DOI: 10.21055/0370-1069-2022-4-96-101

Received 09.12.2022. Revised 20.12.2022. Accepted 22.12.2022.

Tokmakova E.G., ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3416-6602>Bazanova L.P., ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8086-9886>

Предполагается, что энтомопаразитические нематоды блох являются связующим звеном между частями популяции *Yersinia pestis* во внешней среде и в блохе-переносчике, обеспечивая вынос биопленок возбудителя чумы из почвенных резервуаров [1]. Специфичными для блох являются представители трех родов: *Rubzovinema*, *Spilotylenchus* и *Psyllostylenchus*. По современной классификации они относятся к разным семействам отряда Tylenchida: Deladenidae, Allantonematidae и Parasytylenchidae, – соответственно имеют заметные различия в жизненном цикле и строении, но анализ рибосомальных генов указывает на их близкое родство [2]. Исследований, посвященных нематодам-паразитам насекомых азиатской части России, крайне мало [3–6]. До 2014 г. был известен только один монохозяинный вид – *Rubzovinema ceratophylla*, однако обнаруженные в Волго-Уральском степном очаге чумы изоляты охарактеризованы как принадлежащие к новому виду – *Rubzovinema polyxenica* [7, 8]. Данные о встречаемости паразитических нематод в блохах традиционно входили в отчетные материалы противочумных станций Сибири и Дальнего Востока, но не были представлены широкой аудитории. **Цель** данной работы – анализ экстенсивности и интенсивности нематодной инвазии у блох в Тувинском природном очаге чумы.

Материалы и методы

Блох собирали методами, описанными в МУ 3.1.3012-12 «Сбор, учет и подготовка к лабораторному исследованию кровососущих членистоногих в природных очагах опасных инфекционных болезней», в соответствии с планами Тувинской противочумной станции. В процессе таксономической идентификации отбирали особей, зараженных или подозрительных на зараженность гельминтами. Такие блохи часто выглядят «толстыми», с мутным брюшком, а под микроскопом на фоне пищеварительного тракта просматриваются личинки и (или) взрослые гельминты.

Для оценки интенсивности инвазии нематод извлекали из блох, добытых при плановом обследовании участков эпизоотологического стационара в Тувинском горном природном очаге чумы (Монгун-Тайгинский кожуун Республики Тыва): в 2019 и 2021 гг. – во второй половине мая, в 2020 г. – во второй половине сентября. Вскрытие проводили на предметном стекле с лункой, которое укладывали в крышку от чашки Петри. Блоху помещали в каплю 0,9 % изотонического раствора хлорида натрия и разрывали при помощи двух препаровальных игл в области пронотума. Зрелые гамогенетические самки нематод достаточно крупные, и в чашках Петри на темном фоне их можно подсчитать невооруженным глазом. Нематод, выпавших из разрыва, собирали вместе с физиологическим раствором, добавляя его, при необходимости, пипеткой-дозатором, и переносили в микропробирки, содержавшие 80 мкл глицерина, для таксономической идентификации молекулярно-

генетическими методами. Всего вскрыто 190 блох. Для анализа экстенсивности инвазии использованы данные отчетов Тувинской противочумной станции. Статистическую обработку провели общепринятыми методами [9] с применением программы Excel. Использовали критерий χ^2 , влияние двух факторов (вид, пол блох) на изучаемые показатели оценивали с помощью одно- и двухфакторного дисперсионного анализа.

Результаты и обсуждение

Экстенсивность инвазии у блох. За три года наблюдений энтомопаразитические нематоды обнаружены в блохах шести видов: *Citellophilus tesquorum*, *Frontosylla elatoides*, *Rhadinopsylla li transbaikalica*, *Frontosylla hetera*, *Oropsylla alaskensis*, *Neopsylla mana*. В эктопаразитах последних двух видов гельминты встречались эпизодически (табл. 1).

В течение года зараженность блох гельминтами может изменяться в несколько раз. У массового вида – *C. tesquorum* – наибольшее количество инвазированных самок встречали в мае: 2019 г. – 6,3 %; 2020 г. – 9,4 %; 2021 г. – 7,8 %. Минимальное их количество составило 1,8 % (апрель 2019 г.), 1,1 % (август 2020 г.) и 0 % (апрель 2021 г.).

Установлено, что влияние фактора «пол», так же как и влияние сочетанных факторов «вид+пол», на пораженность блох нематодами – недостоверно (табл. 2).

Тем не менее доля инвазированных самцов в 10 из 18 итоговых величин за сезон была меньше, чем самок, в пяти – практически не различалась, и только в трех – была больше (табл. 1).

Еще одна причина колебаний экстенсивности инвазии по месяцам может быть в том, что совокупности блох и гельминтов в них распределены неодинаково между объектами сбора, а объекты сбора, как источник формирования выборки, представлены в течение года неравномерно (табл. 3).

Из приведенных данных следует, что блохи, собранные с разных групп объектов, в неодинаковой степени поражены нематодами. Максимальная доля особей с инвазией отмечена у блох из гнезд, причем это прослеживается как у отдельных видов, так и по общему их количеству. У *O. alaskensis* и *F. hetera* гельминты обнаружены только в блохах из гнезд. При этом большинство особей *O. alaskensis* выбрано из гнездового субстрата, а у *F. hetera* распределение между объектами сбора более равномерно (табл. 3). Наивысшая зараженность – 25,1–25,6 % при достаточном объеме выборки – отмечена у *Rh. li transbaikalica*, которые концентрировались в гнездах, а на зверьках и во входах попадались редко. По критерию χ^2 установлена связь между зараженностью блох нематодами и объектами сбора – 44,72; $P < 0,001$.

Интенсивность инвазии у блох. На одну особь *C. tesquorum* и *F. elatoides* приходилось от 1 до 12 взрослых крупных гамогенетических самок нематод, модальное значение – 1. В среднем в одной сам-

Таблица 1 / Table 1

Экстенсивность инвазии блох в 2019–2021 гг. по данным Тувинской противочумной станции
Extensiveness of flea infestation in 2019–2021 according to the data from Tuva Plague Control Station

| Вид Species | Год Year | Самки Females | | | Самцы Males | | |
|------------------------------|-------------|----------------------|---------------------|------|----------------------|---------------------|------|
| | | Собрано Collected | Заражено Invaded | % | Собрано Collected | Заражено Invaded | % |
| <i>C. tesquorum</i> | 2019 | 2856 | 106 | 3,7 | 973 | 29 | 3,0 |
| | 2020 | 2639 | 143 | 5,4 | 1158 | 64 | 5,5 |
| | 2021 | 2703 | 166 | 6,1 | 1355 | 68 | 5,0 |
| <i>F. elatoides</i> | 2019 | 384 | 26 | 6,8 | 76 | 0 | 0,0 |
| | 2020 | 423 | 19 | 4,5 | 85 | 2 | 2,4 |
| | 2021 | 325 | 17 | 5,2 | 81 | 2 | 2,5 |
| <i>Rh. li transbaikalica</i> | 2019 | 182 | 20 | 11,0 | 148 | 12 | 8,1 |
| | 2020 | 159 | 30 | 18,9 | 169 | 25 | 14,8 |
| | 2021 | 72 | 13 | 18,1 | 79 | 6 | 7,6 |
| <i>F. hetera</i> | 2019 | 193 | 6 | 3,1 | 104 | 3 | 2,9 |
| | 2020 | 82 | 7 | 8,5 | 29 | 3 | 10,3 |
| | 2021 | 144 | 10 | 6,9 | 41 | 5 | 12,2 |
| <i>O. alaskensis</i> | 2019 | 133 | 1 | 0,8 | 98 | 0 | 0,0 |
| | 2020 | 129 | 0 | 0,0 | 98 | 0 | 0,0 |
| | 2021 | 190 | 1 | 0,5 | 103 | 1 | 1,0 |
| <i>N. mana</i> | 2019 | 105 | 0 | 0,0 | 58 | 0 | 0,0 |
| | 2020 | 62 | 0 | 0,0 | 40 | 0 | 0,0 |
| | 2021 | 63 | 1 | 1,6 | 25 | 0 | 0,0 |

ке *C. tesquorum* паразитировало 2,0 зрелых гельминта, в самце – 1,7; в самке *F. elatoides* – 1,6; зараженных самцов имаго этого вида обнаружено всего два экземпляра, в каждом – по одной самке нематоды.

Не установлено влияния на интенсивность инвазии блох видовых (однофакторный дисперсионный анализ, $F=1,08$), половых особенностей ($F=0,50$) или объекта сбора блох: зверек, гнездо, вход в нору ($F=0,52$). За три периода наблюдений учтено по две блохи *C. tesquorum* и *F. elatoides*, содержащих 1–2 самок нематод без личинок.

Большая часть блох *Rh. li transbaikalica* поражены некрупными самками нематод – 38 из 46 в выбор-

ке 2020 г., 6 из 10 – 2021 г. Все блохи содержали также и личинок нематод, что указывает на то, что эти мелкие самки приступили к размножению. За редким исключением, при наличии единичных крупных самок нематод в блохе, мелкие самки не встречаются.

Интенсивность инвазии у *Rh. li transbaikalica* с крупными самками нематод составила 2,0 (сентябрь 2020 г.) и 1,0 особи (май 2021 г.) на блоху, с мелкими самками – 15,9 и 16,6 соответственно. Так же как у *C. tesquorum* и *F. elatoides*, у *Rh. li transbaikalica* с крупными самками нематод паразитирование трех и более половозрелых гельминтов встречали только у самок блох. В то же время при разбросе числа мелких самок от 2 до 58, свыше 50 взрослых нематод выделяли как из самок, так и из самцов блох, при среднем показателе инвазии – 18,4 на самку *Rh. li transbaikalica* и 14,3 на самца, фактор «пол блохи» на интенсивность инвазии не влияет ($F=1,56$). Отмечено несколько случаев обнаружения в самках блох только личинок: три – у *C. tesquorum*, по одному – у *F. elatoides*, *F. hetera* и *Rh. li transbaikalica*.

Состояние инвазированных блох. Определение половой принадлежности инвазированных блох не вызывало затруднений, «интерсексов», описанных у *Amphipsylla sibirica* [10], не отмечали. Внешне, по своей двигательной активности и поведению пораженные гельминтами особи не отличались от остальных. Однако на генеративное состояние блох присутствие нематод оказывает негативное влияние. Как правило, подавляется развитие яиц, хотя яйцевые трубки у самок присутствовали. Визуально у самцов внешне морфологические изменения выражались в некотором уменьшении половой клешни. При этом они имели нормальные семенники.

Таблица 2 / Table 2

Влияние видовой и половой принадлежности блох на экстенсивность инвазии, 2019–2021 гг.
Двухфакторный дисперсионный анализ

Effects of species and gender of fleas on invasion extensiveness, 2019–2021. ANOVA

| Источник вариации Source of variation | df | MS | F |
|--|------|--------|--------|
| Вид Species | 5 | 163,95 | 4,38** |
| Пол Gender | 1 | 124,19 | 3,32 |
| Взаимодействие Interaction | 5 | 37,11 | 0,99 |
| Случайная Random | 168* | 37,43 | |
| Итого Total | 179 | | |

Примечание: *помесячные данные с апреля по сентябрь каждого года; ** $P<0,001$.

Note: *monthly data from April to September of each year; ** $P<0,001$.

Таблица 3 / Table 3

Экстенсивность инвазии у блох, собранных с различных объектов в 2019–2021 гг., по данным обследования Монгун-Тайгинского стационара
 Extensiveness of invasion in fleas collected from various objects in 2019–2021, according to the results of survey of the Mongun-Tayga station

| Вид блох Flea species | <i>C. tesquorum</i> | | | | <i>F. elatoides</i> | | | | <i>Rh. litransbaikalica</i> | | | | <i>O. ataskensis</i> | | | | <i>F. hetera</i> | | | | N. mana | Всего блох по каждой группе объектов сбора Total number of fleas for each group of objects |
|--|-----------------------------------|-------------------------------------|--------------------------|--------------------------|-------------------------------------|--------------------------|--------------------------|-------------------------------------|-----------------------------|--------------------------|-------------------------------------|--------------------------|--------------------------|-------------------------------------|--------------------------|--------------------------|-------------------------------------|--------------------------|-------------|--|---------|---|
| | Май 2019 г. May, 2019 | Сентябрь 2020 г. September, 2020 | Май 2021 г. May, 2021 | Май 2019 г. May, 2019 | Сентябрь 2020 г. September, 2020 | Май 2021 г. May, 2021 | Май 2019 г. May, 2019 | Сентябрь 2020 г. September, 2020 | Май 2021 г. May, 2021 | Май 2019 г. May, 2019 | Сентябрь 2020 г. September, 2020 | Май 2021 г. May, 2021 | Май 2019 г. May, 2019 | Сентябрь 2020 г. September, 2020 | Май 2021 г. May, 2021 | Май 2019 г. May, 2019 | Сентябрь 2020 г. September, 2020 | Май 2021 г. May, 2021 | | | | |
| Объекты, с которых собрали блох Objects from which the fleas were collected | Время сбора Time of collecting | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Звери Mammals | 4,8 / 42 | 2,6 / 38 | 6,4 / 78 | 7,1 / 14 | 0,0 / 3 | 4,0 / 25 | 0,0 / 1 | 0,0 / 5 | 0,0 / 2 | – | 0,0 / 1 | 0,0 / 9 | – | – | 0,0 / 4 | – | – | 0,0 / 6 | 4,4 / 228 | | | |
| Гнезда Nests | 15,9 / 182 | 24,1 / 54 | 6,7 / 434 | 13,8 / 58 | 0,0 / 7 | 2,4 / 126 | 0,0 / 14 | 25,1 / 175 | 25,6 / 39 | 4,8 / 21 | 0,0 / 16 | 28,6 / 7 | – | – | – | 0,0 / 7 | 0,0 / 8 | 0,0 / 55 | 11,2 / 1238 | | | |
| Входы нор Burrow entrances | 4,0 / 779 | 2,3 / 216 | 7,4 / 592 | 2,5 / 158 | 42,9 / 14 | 5,2 / 97 | 0,0 / 2 | 28,6 / 7 | – | 0,0 / 1 | 0,0 / 4 | 0,0 / 10 | 0,0 / 2 | 0,0 / 2 | 0,0 / 2 | 0,0 / 5 | – | 0,0 / 1 | 5,1 / 1903 | | | |
| Всего Total | 6,2 / 1003 | 6,2 / 308 | 7,1 / 1104 | 5,7 / 230 | 25,0 / 24 | 3,6 / 248 | 0,0 / 17 | 24,6 / 187 | 24,4 / 41 | 4,5 / 22 | 0,0 / 20 | 7,7 / 26 | 0,0 / 2 | 0,0 / 2 | 0,0 / 6 | 0,0 / 12 | 0,0 / 8 | 0,0 / 62 | 7,3 / 3369 | | | |

Примечание: для каждой ячейки – доля блох с гельминтами, % / количество собранных особей.
 Note: for each table cell – the percentage of fleas with helminthes, % / the number of collected specimens.

В Методических рекомендациях «Выделение и определение систематической принадлежности энтомопаразитических нематод из блох в условиях природного очага чумы» (Саратов, 2014) наибольшая зараженность ими блох суслика в Волго-Уральском природном очаге чумы составила 21 % для *F. setimura* (из 19 особей) и 17,1 % для *C. tesquorum* (все-го исследован 41 экземпляр). Блохи того и другого вида были счесаны со зверьков [7, 8]. В наших наблюдениях экстенсивность инвазии *C. tesquorum* и *F. elatoides*, собранных при очесе, не превысила 7,1 % (табл. 3). Фактором, ограничивающим зараженность этих видов блох, может быть их зимовка в фазе имаго отдельно от прокормителя в нежилых летних гнездах, в которых температура февраля опускается до минус 12 °С [12]. По данным диссертации Е.А. Литвиновой (Владивосток, 1994), инвазированные блохи и личинки нематод неспособны пережить зиму в таких условиях, гибель первых до наступления зимы является естественным завершением цикла развития гельминтов внутри насекомого, жизнеспособность вторых обеспечивается положительными, пусть и невысокими, температурами.

Говоря о зараженности блох нематодами, одни авторы не обсуждают половые различия по инвазированности [12, 13], другие же находят, что самки поражаются чаще, чем самцы [10, 14]. Мы на достаточно большой выборке (табл. 1) выявили экстенсивность инвазии самок и самцов блох приблизительно в равных соотношениях.

Фактор «объект сбора», как показывают наши результаты, имеет достоверное влияние на количество блох с гельминтами. С биологической точки зрения паразит выбирает себе хозяев среди «оседлых» блох гнезда или же изменяет их поведение, «склоняя» к оседлости. К экологической группе «блох гнезда» относятся *Rh. li transbaikalica*, *O. alaskensis* и *N. mana*. Первые часто поражаются нематодами, вторые – редко, третьи – очень редко. Блохи *N. mana* – ксерофильный вид, встречается преимущественно в сухих степных биотопах. *Rh. li transbaikalica* и *O. alaskensis*, наоборот, – гигрофилы [15]. Даже у одного и того же вида блох инвазированность повышается в более влажных районах [12, 13]. Кроме того, так же как *C. tesquorum* и *F. elatoides*, *N. mana* зимует преимущественно в гнездах летнего типа без контакта с хозяином [15]. Редкую инвазированность *O. alaskensis*, большая часть которых добыта в гнездах, объяснить можно развитием личиночной стадии с октября по март [15], когда свободноживущие паразитические нематоды находятся в состоянии оцепенения (Е.А. Литвинова, 1994). Свойством нематод, ограничивающим их присутствие в блохах определенных видов, является избирательность гельминтов в выборе хозяев, которая отмечена как у узкоспецифичных паразитов блох [12, 13], так и у неспециализированных видов [16].

Другая сторона вопроса – интенсивность инвазии. Нематоды могут присутствовать в блохе в виде трех фаз: гамогенетической самки, партеногенетической самки и личинки. Вторые от первых внешне

отличаются только размерами. Мы наблюдали два взаимоисключающих варианта паразитирования нематод в блохах: 1) обычно одна-две крупные яйцеживородящие самки и личинки разного возраста; 2) до нескольких десятков визуально не различимых по размеру мелких, но вполне плодовитых самок в присутствии личинок. Первый случай типичен для блох всех рассмотренных видов, второй – встречается только у *Rh. li transbaikalica*. Можно предположить, что в силу каких-то причин блохи *Rh. li transbaikalica* на личиночной стадии являются мишенью для массового нападения нематод, скорее, другого вида, с более мелкими половозрелыми особями. Или же появившееся в блохе партеногенетическое поколение быстро догоняет в росте родителей и начинает размножаться, а количество в несколько десятков особей все-таки более соответствует партеногенетическим самкам [10]. В этом случае появляется еще одна причина отнести мелких нематод из *Rh. li transbaikalica* к другому виду: для *Rubzovinema* характерна одна паразитическая генерация [8].

Преимущественное обнаружение трех и более самок гельминтов в самках блох – 21 против 2 самцов, – скорее всего, связано с большими размерами и соответственно объемом брюшной полости первых. К таким же выводам пришли G. Brinck-Lindroth и F.G.A.M. Smit [10], наблюдая зараженных нематодами *A. sibirica*. Следует отметить, что в вышеуказанной работе сообщается о зараженности нематодами блох пяти видов, но аномалии внешнего строения обнаружены только у *A. sibirica* [10]. Видимо, степень репродуктивных нарушений зависит от видовой принадлежности как блох, так и паразитирующих в них нематод, и их взаимоотношений. В одних случаях ограничения фертильности проявляются морфологическими отклонениями, а в других – имеют функциональную природу [17].

Таким образом, впервые рассмотрены особенности количественного распределения энтомопаразитических нематод в блохах длиннохвостого суслика в Тувинском горном природном очаге чумы. Показаны видовые различия блох в зараженности энтомопаразитическими нематодами, которые, вероятно, определяются их экологическими особенностями, а также специфичностью паразито-хозяйственных связей. Гендерная принадлежность блох не влияла на присутствие в них нематод. Установлено, что зараженные блохи предпочитают находиться в гнезде, менее активно мигрируют ко входам нор, реже встречаются на прокормителе, чем незараженные особи. По интенсивности инвазии блохи *Rh. li transbaikalica* являются хозяевами нематод моно- или олигоксенного вида, который не встречается у других блох.

Данные о видовом составе нематод, паразитирующих в блохах Юго-Восточной Тувы, в настоящее время отсутствуют. В соседней Республике Алтай нематоды, выделенные из блох разных видов, отнесены к роду *Rubzovinema* [6]. Можно предположить, что и в блохах Республики Тыва паразитируют гельминты той же систематической принадлежности. После таксономической идентификации собранных

образцов это предположение может быть как подтверждено, так и опровергнуто.

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

Список литературы

1. Попов Н.В., Слудский А.А., Удовиков А.И., Коннов Н.П., Караваева Т.Б., Храмов В.Н. Роль биопленок *Yersinia pestis* в механизме энзоотии чумы. *Журнал микробиологии, эпидемиологии и иммунологии*. 2008; 4:118–9.
2. Чижов В.Н., Буторина Н.Н., Таболин С.Б., Лиманцева Л.А., Субботин С.А. Энтومопаразитические нематоды отрядов Tylenchida и Aphelenchida (обзор мировой фауны). М.: Товарищество научных изданий КМК; 2019. 690 с.
3. Коренченко Е.А. *Parasitylenchus klimentorum* sp. n. (Nematoda, Allantonematidae) – паразит малого лиственничного кородея *Orthotomicus laricis* (Coleoptera, Iridae). *Паразитология*. 1987; 21(4):567–76.
4. Коренченко Е.А. Особенности биологии нематоды *Phaenopsitylenchus laricis* (Sphaerularioidea, Phaenopsitylenchidae). *Паразитология*. 1989; 23(5):407–11.
5. Шепелёва Н.С. Энтومопатогенные нематоды Республики Саха (Якутия): видовой состав и филогенетические отношения. *Наука и образование*. 2013; 1:102–6.
6. Оглодин Е.Г., Токмакова Е.Г., Никифоров К.А., Денисов А.В., Шарапова Н.А., Ерошенко Г.А. Систематическая принадлежность энтومопаразитических нематод, выделенных от блох в Горно-Алтайском высокогорном природном очаге чумы. *Проблемы особо опасных инфекций*. 2018; 2:79–83. DOI: 10.21055/0370-1069-2018-2-79-83.
7. Koshel E.I., Aleshin V.V., Eroshenko G.A., Kutyrév V.V. Phylogenetic analysis of entomoparasitic nematodes, potential control agents of flea populations in natural foci of plague. *Biomed Res. Int.* 2014; 2014:135218. DOI: 10.1155/2014/135218.
8. Ерошенко Г.А., Косель Е.И., Поршаков А.М., Князева Т.В., Краснов Я.М., Мокроусова Т.В., Новичкова Л.А., Анисимова Л.В. Характеристика энтومопаразитических нематод блох мелких грызунов. *Проблемы особо опасных инфекций*. 2016; 3:32–7. DOI: 10.21055/0370-1069-2016-3-32-37.
9. Рокицкий П.Ф. Биологическая статистика. Минск: Высшая школа; 1973. 320 с.
10. Brinck-Lindroth G., Smit F.G.A.M. Parasitic nematodes in fleas in Northern Scandinavia and notes on intersexuality and castration in *Amphipsylla sibirica* Wagn. *Ent. Scand.* 1973; 4:302–22.
11. Ткаченко В.А., Вержущий Д.Б., Верзилова Т.Н., Чарная Т.Г., Колосов В.М. О сохранении возбудителя чумы в межпериодический сезон в Тувинском природном очаге. В сб.: Задорожный В.Ф., редактор. Природно-очаговые инфекции в Забайкалье: Тезисы докладов научной конференции. Чита; 1983. С. 17–9.
12. Самуров М.А. О влиянии аллantonематид на размножение и численность блохи *Ceratophyllus laeviceps* (Siphonaptera). *Паразитология*. 1981; 15(4):360–3.
13. Козлов М.П., Чумакова И.В., Аветисян Г.А. Распространение и экстенсивность инвазии нематодами блох обыкновенной полевки на Кавказе. *Паразитология*. 1987; 21(1):22–5.
14. Чумакова И.В., Товканев Ф.И. О зараженности нематодами и простейшими блох малого суслика (*Citellus pygmaeus* Pall.). В сб.: Пилипенко В.Г., Таран И.Ф., Емельянов П.Ф., Гончаров А.И., Дятлов А.И., Козлов М.П., Найден П.Е., Петров П.А., Тинкер А.И., Чернова Э.А., редакторы. Особо опасные инфекции на Кавказе: Тезисы докл. IV краевой науч.-практ. конф. по природной очаговости, эпидемиологии и профилактике особо опасных инфекц. болезней, Ставрополь, 20–22 дек. 1978 г. Ставрополь; 1978. С. 281.
15. Балахонов С.В., Вержущий Д.Б., редакторы. Тувинский природный очаг чумы. Иркутск: Изд-во Иркут. гос. ун-та; 2019. 286 с.
16. Чумакова И.В., Козлов М.П., Веремчук Г.В. Заражение личинок блох диких грызунов нематодой *Neoaplectana carposarcae* в лабораторных условиях. В сб.: Сучков Ю.Г., редактор. Профилактика природноочаговых инфекций: Тезисы докл. Всесоюз. науч.-практ. конф., 6–8 дек. 1983 г. Ставрополь; 1983. С. 427–9.
17. Козлов М.П., Чумакова И.В., Белокопытова А.М. Влияние нематод *Aphanitylenchus* sp. на репродуктивную способность блох *Ceratophyllus consimilis*. *Паразитология*. 1985; 19(5):407–9.

References

1. Popov N.V., Sludsky A.A., Udovikov A.I., Konnov N.P., Kravaeva T.B., Khramov V.N. [Role of *Yersinia pestis* biofilms in mechanisms of plague enzootics]. *Zhurnal Mikrobiologii,*

Epidemiologii i Immunobiologii [Journal of Microbiology, Epidemiology and Immunobiology]. 2008; (4):118–9.

2. Chizhov V.N., Butorina N.N., Tabolin S.B., Limantseva L.A., Subbotin S.A. [Entomoparasitic Nematodes of the Orders Tylenchida and Aphelenchida (Review of the World Fauna)]. Moscow: KMK Publishers; 2019. 690 p.

3. Korenchenko E.A. [*Parasitylenchus klimentorum* sp. n. (Nematoda, Allantonematidae) – a parasite of *Orthotomicus laricis* Fabr. (Coleoptera, Iridae)]. *Parazitologiya [Parasitology]*. 1987; 21(4):567–76.

4. Korenchenko E.A. [Peculiarities of the biology of the nematode *Phaenopsitylenchus laricis* (Sphaerularioidea, Phaenopsitylenchidae)]. *Parazitologiya [Parasitology]*. 1989; 23(5):407–11.

5. Shepeleva N.S. [Entomopathogenic nematodes of the Republic of Sakha (Yakutia): species composition and phyletic relations]. *Nauka i Obrazovanie [Science and Education]*. 2013; (1):102–6.

6. Oglodin E.G., Tokmakova E.G., Nikiforov K.A., Denisov A.V., Sharapova N.A., Eroshenko G.A. [Taxonomic position of entomoparasitic nematodes isolated from fleas in Gorno-Altai high-mountain natural plague focus]. *Problemy Osobo Opasnykh Infektsii [Problems of Particularly Dangerous Infections]*. 2018; (2):79–83. DOI: 10.21055/0370-1069-2018-2-79-83.

7. Koshel E.I., Aleshin V.V., Eroshenko G.A., Kutyrév V.V. Phylogenetic analysis of entomoparasitic nematodes, potential control agents of flea populations in natural foci of plague. *Biomed Res. Int.* 2014; 2014:135218. DOI: 10.1155/2014/135218.

8. Eroshenko G.A., Koshel' E.I., Porshakov A.M., Knyazeva T.V., Krasnov Ya.M., Mokrousova T.V., Novichkova L.A., Anisimova L.V. [Characteristics of entomoparasitic nematodes of small rodent fleas]. *Problemy Osobo Opasnykh Infektsii [Problems of Particularly Dangerous Infections]*. 2016; (3):32–7. DOI: 10.21055/0370-1069-2016-3-32-37.

9. Rokitsky P.F. [Biological Statistics]. Minsk; 1973. 320 p.

10. Brinck-Lindroth G., Smit F.G.A.M. Parasitic nematodes in fleas in Northern Scandinavia and notes on intersexuality and castration in *Amphipsylla sibirica* Wagn. *Ent. Scand.* 1973; 4:302–22.

11. Tkachenko V.A., Verzhutsky D.B., Verziylova T.N., Charnaya T.G., Kolosov V.M. [On preservation of plague agent during interepidemic season in Tuva natural focus]. In: [Zadorozhny V.F., editor. Natural-Focal Infections in Transbaikalian region. Proceedings of the Scientific Conference]. Chita; 1983. P. 17–9.

12. Samurov M.A. [Regarding the effect of allantonematids on the reproduction and abundance of the flea *Ceratophyllus laeviceps* (Siphonaptera)]. *Parazitologiya [Parasitology]*. 1981; 15(4):360–3.

13. Kozlov M.P., Chumakova I.V., Avetisyan G.A. [Distribution and extensiveness of the common vole flea invasion with nematodes in the Caucasus]. *Parazitologia [Parasitology]*. 1987; 21(1):22–5.

14. Chumakova I.V., Tovkanev F.I. [On infestation of little ground squirrel (*Citellus pygmaeus* Pall.) fleas with nematodes and protozoa]. In: [Piliipenko V.G., Taran I.F., Yemel'yanov P.F., Goncharov A.I., Dyatlov A.I., Kozlov M.P., Nayden P.E., Petrov P.A., Tinker A.I., Chernova E.A., editors. Particularly Dangerous Infections in Caucasus. Proceedings of the IV Regional Scientific and Practical Conference on Natural Focality, Epidemiology and Prevention of Particularly Dangerous Infectious Diseases, Stavropol, Russia, 20–22 December 1978]. Stavropol; 1978. P. 281.

15. Balakhonov S.V., Verzhutsky D.B., editors. [Tuva Natural Plague Focus]. Irkutsk: Irkutsk State University Publishing House; 2019. 286 p.

16. Chumakova I.V., Kozlov M.P., Veremchuk G.V. [Infestation of wild rodent flea larvae with *Neoaplectana carposarcae* nematode in laboratory setting]. In: [Suchkov Yu.G., editor. Prevention of Natural-Focal Diseases. Proceedings of the All-Union Scientific and Practical Conference, Stavropol, Russia, 6–8 December 1983]. Stavropol; 1983. P. 427–429.

17. Kozlov M.P., Chumakova I.V., Belokopytova A.M. [Effect of *Aphanitylenchus* sp. on the reproductive ability of the flea *Ceratophyllus consimilis*]. *Parazitologiya [Parasitology]*. 1985; 19(5):407–9.

Authors:

Tokmakova E.G., Bazanova L.P. Irkutsk Research Anti-Plague Institute of Siberia and Far East. 78, Trilissera St., Irkutsk, 664047, Russian Federation. E-mail: adm@chumin.irkutsk.ru.

Galatsevich N.F., Kovaleva N.I., Chalbaikai A.A., Akimova I.S. Tuva Plague Control Station. 13, Moskovskaya St., Kyzyl, 667010, Russian Federation. E-mail: pchs@tuva.ru.

Об авторах:

Токмакова Е.Г., Базанова Л.П. Иркутский научно-исследовательский противочумный институт Сибири и Дальнего Востока. Российская Федерация, 664047, Иркутск, ул. Трилиссера, 78. E-mail: adm@chumin.irkutsk.ru.

Галацевич Н.Ф., Ковалёва Н.И., Чалбакай А.А., Акимова И.С. Тувинская противочумная станция. Российская Федерация, 667010, Кызыл, ул. Московская, 13. E-mail: pchs@tuva.ru.