

Г.А.Ерошенко, Е.И.Кошель, А.М.Поршаков, Т.В.Князева, Я.М.Краснов, Т.В.Мокроусова,
Л.А.Новичкова, Л.В.Анисимова

ХАРАКТЕРИСТИКА ЭНТОМОПАРАЗИТИЧЕСКИХ НЕМАТОД БЛОХ МЕЛКИХ ГРЫЗУНОВ

ФКУЗ «Российский научно-исследовательский противочумный институт «Микроб», Саратов, Российская Федерация

Энтомопаразитические нематоды являются естественными регуляторами численности блох – переносчиков чумы в природных очагах чумы и оказывают влияние на интенсивность эпизоотического процесса, протекающего в этих очагах. **Цель исследования.** Изучение энтомопаразитических нематод из блох сусликов и полевок, собранных на территории Поволжского региона. **Материалы и методы.** Представлены результаты морфологического и генетического анализа энтомопаразитических нематод – паразитов блох *Citellophilus tesquorum*, *Amphipsylla rossica* и *Ctenophthalmus secundus*, собранных соответственно с малого суслика *Spermophilus pygmaeus* и общественной полевки *Microtus socialis*. **Результаты и выводы.** Установлена идентичность морфологии паразитических самок нематод из всех трех видов блох и высокая степень сходства с ранее описанным видом *Rubzovinema ceratophylla*, паразитирующем в блохе *C. tesquorum*. На основании морфологического сходства и высокого процента гомологии нуклеотидных последовательностей генов рРНК (99,3–100 %) доказана принадлежность выделенных паразитических нематод из блох *C. tesquorum*, *A. rossica* и *C. secundus* к одному виду, обозначенному как *Rubzovinema sp.* и отличающемуся от ранее описанного моноксенного вида *R. ceratophylla* отсутствием строгой гостальной специфичности.

Ключевые слова: энтомопаразитические нематоды блох мелких грызунов, эпизоотический процесс в очагах чумы, филогенетический анализ нематод.

Корреспондирующий автор: Ерошенко Галина Александровна, e-mail: rusrapi@microbe.ru.

G.A.Eroshenko, E.I.Koshel', A.M.Porshakov, T.V.Knyazeva, Ya.M.Krasnov, T.V.Mokrousova, L.A.Novichkova,
L.V.Anisimova

Characteristics of Entomoparasitic Nematodes of Small Rodent Fleas

Russian Research Anti-Plague Institute "Microbe", Saratov, Russian Federation

Entomoparasitic nematodes are the natural regulators of numbers of fleas – plague vectors in natural plague foci. They have an impact on the intensity of epizootic process, progressing in these foci. **Objective** of the study is to examine entomoparasitic nematodes from fleas of the souslik and vole, collected in the territory of Povolzhsky Region. **Materials and methods.** Presented are the results of morphological and genetic analysis of entomoparasitic nematodes, flea parasites – *Citellophilus tesquorum*, *Amphipsylla rossica* and *Ctenophthalmus secundus*, collected from the small ground squirrel *Spermophilus pygmaeus* and social vole *Microtus socialis*, respectively. **Results and conclusions.** Established has been morphological identity of nematode parasitic females isolated from all the three species of fleas, and a high degree of similarity to the previously described *Rubzovinema ceratophylla*, parasitizing on *C. tesquorum* fleas. Substantiated has been the belonging of parasitic nematodes isolated from fleas *C. tesquorum*, *A. rossica* and *C. secundus*, to one and the same species, specified as *Rubzovinema sp.*, based on the high percentage of the homology of the nucleotide sequences of rRNA genes (99.3–100 %). This species differs from the previously described monoxenous *R. ceratophylla* in absence of strict host specificity.

Keywords: entomoparasitic nematodes of small rodent fleas, epizootic process in plague foci, phylogenetic analysis of nematodes.

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

Corresponding author: Galina A. Eroshenko, e-mail: rusrapi@microbe.ru.

Citation: 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; 3:32–37. (In Russ.). DOI: 10.21055/0370-1069-2016-3-32-37

Ранее считалось, что основным механизмом передачи возбудителя чумы *Yersinia pestis* и поддержания эпизоотической активности природных очагов чумы является трансмиссия возбудителя по схеме: грызун–блоха–грызун. Предполагалось, что в межэпизоотические периоды возбудитель чумы сохраняется на ограниченных участках очага, циркулируя на частично резистентных грызунах и их блохах [4]. Однако четких доказательств этой гипотезы до сих пор не получено. Взрывной характер начала эпизоотий, наблюдаемый на значительных территориях природного очага, предполагает наличие другого, более эффективного

механизма сохранения и распространения *Y. pestis*, связанного с существованием возбудителя в ассоциации с членами почвенных биоценозов – простейшими и беспозвоночными [5, 7]. Массовыми членами этих биоценозов являются нематоды, в отношении которых показана возможность их участия в переносе культур *Y. pestis* в полостях тела и на его поверхности [1, 10]. Это обеспечивается наличием специальных рецепторов в поверхностных слоях кутикулы нематод, к которым идет специфическое прикрепление экзополисахарида – основного компонента биопленки *Y. pestis* [10]. Высказано мнение о том, что кроме свободножи-

вущих почвенных нематод, в распространении возбудителя чумы могут принимать участие энтомопаразитические нематоды – паразиты блох [5, 7]. Нематоды, паразитирующие в блохах, являются представителями отряда Tylenchida, включающего подотряд Hexatylna, куда входят все описанные виды паразитов блох [8, 9, 12, 14, 15].

Энтомопаразитические тиленхиды способны на личиночной стадии осуществлять заражение личинок блох, что теоретически может приводить к трансларвальному переносу культур возбудителя чумы и последующему формированию биопленок *Y. pestis* в блохах [2, 6]. Высокий процент инвазии нематодами может существенным образом влиять на численность популяции блох. Заражение насекомых нематодами вызывает кастрацию и гибель имаго, что приводит к снижению численности блох в популяции. Зараженность нематодами у некоторых видов блох может достигать 35 % [8]. Таким образом, очевидно, что присутствие нематод – паразитов блох в экосистемах очагов чумы – может оказывать существенное влияние на интенсивность эпизоотического процесса в этих очагах.

Несмотря на все эти факты, представители отряда Tylenchida, паразитирующие в блохах, до сих пор остаются малоисследованной группой нематод. Систематическое положение описанных видов до сих пор является спорным и требует доработок [3, 8, 9, 14, 15]. В то же время без исследования особенностей видового состава и экологии паразитических нематод невозможно изучение их роли в жизни биocenozов природных очагов чумы.

В статье представлены результаты исследования энтомопаразитических нематод из блох сусликов и полевых, собранных на территории Поволжского региона. Описаны морфологические особенности обнаруженных нематод, а также определены нуклеотидные последовательности их генов биосинтеза рРНК. На основе полученных данных определено таксономическое положение выделенных нематод и проведен их филогенетический анализ.

Материалы и методы

Материал для исследований собран на территории Александрово-Гайского района Саратовской области. Блохи вида *Citellophilus tesquorum* сняты с малого суслика *Spermophilus pygmaeus*, а блохи видов *Amphipsylla rossica* и *Ctenophthalmus secundus* – с

общественной полевки *Microtus socialis*. Просмотр и вскрытие блох осуществляли под контролем бинокулярной лупы МБС-10 (ЛОМО, Россия). Часть паразитических нематод, извлеченных из каждого образца, помещали в сосуд с 0,9 % хлоридом натрия для последующего выделения ДНК и генетического анализа, а вторую часть использовали для морфологического анализа.

Изготовление препаратов нематод, включающее обезжизнение материала и фиксацию его на предметном стекле, проводили по общепринятым методикам [11]. Морфометрические исследования выполняли при помощи микроскопа «DM 1000» фирмы «Leica» с окуляром-линейкой. Фотографии нематод получали при помощи камеры «DFC 425» микроскопа фирмы «Leica».

ДНК нематод для генетических исследований получали стандартным методом при помощи набора для выделения ДНК из биологического материала «Diatom DNA Prep» (IsoGen Lab, Moscow) в соответствии с инструкцией производителя. При постановке ПЦР были использованы праймеры на последовательности структурных генов 18S, 5,8S и 28S рРНК и на спейсерные участки (internal transcribed spacers) ITS2 и ITS1. Локализация праймеров на схеме строения рибосомного оперона нематод приведена на рис. 1. Секвенирование полученных с их помощью в ПЦР фрагментов генов рРНК проводили на генетическом анализаторе «Applied Biosystems 3500xL». Анализ полученных последовательностей выполняли при помощи программ DNA Baser, BioNumerics 7.1 (Applied Maths, Belgium) и MEGA5,0 [13].

Филогенетический анализ проводили на основе последовательностей гена 18S различных нематод из базы данных NCBI GenBank. Для построения дендрограммы применяли программу BioNumerics 7.1 с использованием статистического метода Maximum Likelihood на базе эволюционной модели Hasegawa-Kishino-Yano.

Результаты и обсуждение

В работе проведено изучение энтомопаразитических нематод, выделенных от блох малого суслика *C. tesquorum* и блох общественной полевки *A. rossica* и *C. secundus*. Всего исследовано 192 блохи, средняя зараженность которых составила 8,9 % (17 зараженных экземпляров). Подвидовая зараженность была различной, и среди блох вида *C. tesquorum* она соста-

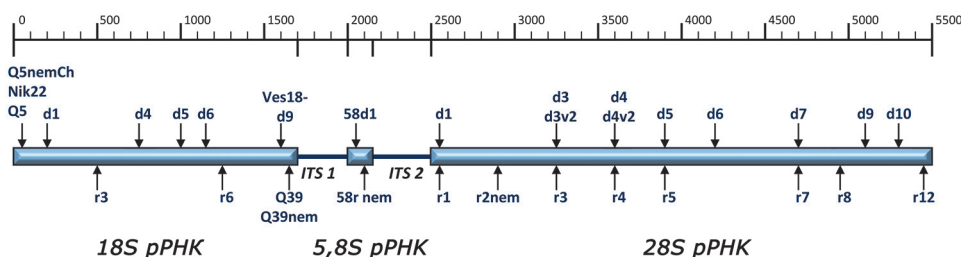


Рис. 1. Схема локализации использованных праймеров на последовательности рибосомного оперона нематод. Оперон включает структурные гены 18S, 5,8S, 28S рРНК и межгенные спейсеры ITS1 и ITS2. Точкой отсчета нуклеотидной последовательности является начало гена 18S рРНК. Место посадки использованных праймеров указано стрелками

вила 17,1, *A. rossica* – 6,8 и *C. secundus* – 1,1 %.

Как показали результаты вскрытия зараженных блох, в каждой из них, независимо от видовой принадлежности, содержалось по 1–4 крупных паразитических самок и большое количество личинок, которое иногда достигало нескольких сотен. В целом количество личинок зависело от возраста блохи и паразитической самки, а также от числа проникнувших в личинку блохи паразитических самок. Независимо от возраста насекомого, который определялся по внешним морфологическим признакам, в их полости наблюдался только один тип половозрелых особей – паразитические инвазивные самки, а также их личинки. Это наблюдение дает основание предположить, что жизненный цикл изученных паразитических нематод включает только одну генерацию в полости тела насекомого и одну или несколько генераций в окружающей среде, как это было показано ранее для некоторых других видов нематод, паразитирующих в блохах [3, 9, 15]. При микроскопическом исследовании нематоды, выделенные из блох *A. rossica* и *C. secundus*, *C. tesquorum*, обладали сходными морфологическими признаками, что свидетельствовало об их принадлежности к одному виду.

Все изученные паразитические самки имели толстое червеобразное тело, длина которого составляла в среднем 1318 мкм, а диаметр – 120,6 мкм. Кутикула имела бледно-желтый оттенок. Поверхность тела покрыта поперечными складками. Стиллет состоял из двух частей и включал слабо склеротизированное основание с небольшим базальным утолщением и сильно склеротизированное дистальное узкое копьё, также состоявшее из двух частей. Полная длина стилета составляла в среднем 17,5 мкм. Экскреторная пора открывалась на вентральную поверхность тела. Расстояние от головного конца до экскреторной поры в среднем равнялось 20,9 мкм. Пищевод овальный короткий с узким просветом длиной около 29 мкм. Дорзальная железа впадала в просвет пищевода на расстоянии 4–7 мкм от основания стилета, а субвентральные железы впадали в просвет на расстоянии 15–21 мкм от основания стилета. Хвост достаточно короткий – в среднем 22,9 мкм, конический, иногда с небольшим шипиком на конце. Половая трубка образовывала несколько изгибов в передней части тела самки. Мешковидная матка была заполнена множеством яиц и личинок. Стенки вагины тонкие, губы вульвы слабовыпуклые. Самки яйцеживородящие. Общий вид энтомопаразитической самки изображен на рис. 2.

К настоящему моменту в литературе отсутствуют данные о систематической принадлежности нематод, паразитирующих в блохах вида *A. rossica*, и сведения о зараженных нематодами блохах *C. secundus*. Для нематод, паразитирующих в блохах *C. tesquorum*, известен лишь один вид – *Rubzovinema ceratophylla*, описанный в 1991 г. О.В.Слободянюк [9]. При проведении сравнения выделенных нематод из блох *A. rossica*, *C. secundus* и *C. tesquorum* с видом *R. cer-*

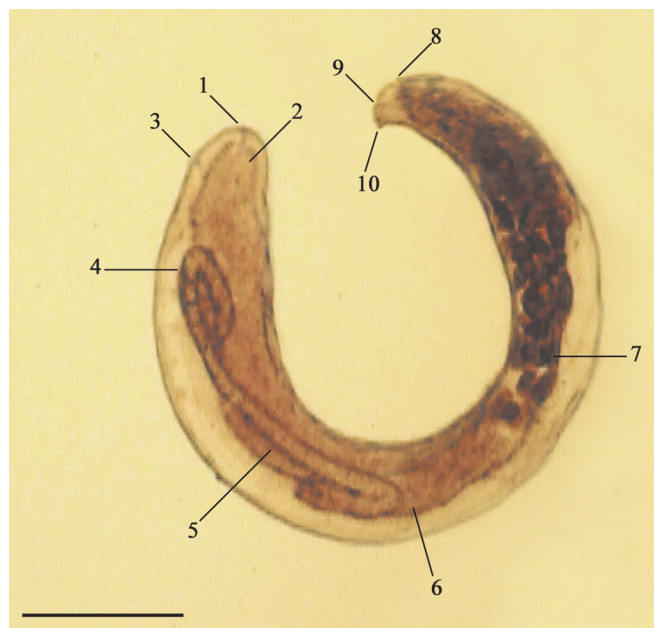


Рис. 2. Общий вид молодой паразитической самки нематоды *Rubzovinema* sp.:

1 – стилет; 2 – пищевод; 3 – экскреторная пора; 4 – яичник; 5 – яйцевод; 6 – сперматека; 7 – матка, заполненная яйцами; 8 – вульва; 9 – анус; 10 – шипик. Маркер соответствует 200 мкм

atophylla нами выявлено большое сходство между ними по комплексу признаков. В частности, жизненный цикл выделенных нематод, как и нематод вида *R. ceratophylla*, предполагает наличие одной генерации в полости тела насекомого и, вероятно, несколько генераций в окружающей среде. Морфологические признаки паразитических самок также во многом соответствуют описанию паразитической самки *R. ceratophylla*. К числу общих признаков относятся: форма, длина и диаметр тела, особенности строения и размер стилета, форма пищевода, расположение экскреторной поры и устьев пищеварительных желез, форма и размер половой трубки, а также некоторые другие характеристики.

На основании полученных данных можно высказать предположение о том, что выделенные нами энтомопаразитические нематоды из блох *A. rossica*, *C. secundus* и *C. tesquorum* близки к виду *R. ceratophylla* [9].

Для определения систематической принадлежности выделенных паразитических нематод нами проведено секвенирование их генов 18S, 5,8S и 28S рДНК и спейсерных областей ITS1 и ITS2, входящих в рибосомный оперон. Для этих целей использовали праймеры на различные участки их генов рДНК (рис. 1). После секвенирования генов и спейсеров оперона, а также их объединения общая длина полученных последовательностей для нематод из блох *C. tesquorum* составила 5588 п.н.; *A. rossica* – 5602 п.н., *C. secundus* – 5600 п.н. При сравнительном анализе секвенированных последовательностей генов рДНК нематод из блох *A. rossica* и *C. secundus* установлена их полная идентичность, что, наряду с высокой степенью сходства морфометрических

характеристик, однозначно свидетельствует об их принадлежности к одному виду энтомопаразитических нематод. Дальнейшее сравнение последовательностей нематод из блох *A. rossica*, *C. secundus* с нематодами из *C. tesquorum* также выявило очень высокий процент гомологии их нуклеотидных последовательностей генов рДНК, который составил 99,3 %. Этот факт также однозначно свидетельствует о принадлежности паразитических нематод из блох *C. tesquorum* к тому же виду. Небольшой процент различия (0,7 %) соответствует показателю внутри- и межпопуляционной изменчивости организмов в пределах одного вида.

Таким образом, из полученных данных морфологического и генетического анализа можно сделать обоснованное заключение о принадлежности изученных паразитических нематод, изолированных из блох *C. tesquorum*, *A. rossica* и *C. secundus*, к одному виду. С учетом высокого морфологического сходства исследуемый нами вид близок виду *R. ceratophylla*, ранее выделенному из блох *C. tesquorum*. По мнению О.В.Слободянюк, этот вид обладает строгой гостальной специфичностью и встречается только в блохах вида *C. tesquorum*, паразитирующих на малом суслике [9]. Исследуемый нами вид был выделен из блох трех видов, паразитирующих на разных животных, и обозначен нами как *Rubzovinema sp.*, отличительной чертой которого является отсутствие строгой гостальной специфичности.

Для установления систематического положения выделенного вида нематод нами проведен сравнительный анализ последовательностей его генов рДНК с другими видами нематод, представленными в базе данных NCBI GenBank с помощью алгоритма BLAST. Однако идентичные последовательности генов рибосомного оперона в базе данных не обнаружены, что еще раз доказывает недостаточную изученность нематод, паразитирующих в блохах, и отсутствие данных по их генетической характеристике. Генетическая характеристика вида *R. ceratophylla* отсутствует, что не позволило нам определить процент гомологии нуклеотидных последовательностей его генов рДНК и генов *Rubzovinema sp.* Поэтому видовую принадлежность исследуемого вида не удалось установить (из-за недостаточности представленных в NCBI GenBank данных), однако наиболее близкими видами оказались *Deladenus siricidicola* (96 %), *Howardula sp.* (95 %), *Fergusobia sp.* (95 %) и *Bradynema listronoti* (95 %). Все эти виды являются представителями нематод, паразитирующих в насекомых, и относятся к одному общему надсемейству Sphaerularioidea, входящему в отряд паразитических нематод Tylenchida.

Для пополнения базы данных NCBI GenBank нами депонированы в ней последовательности рибосомного оперона нематод *Rubzovinema sp.*, выделенных от *C. tesquorum*, *A. rossica* и *C. secundus* под инвентарными номерами доступа KF155281, KF155282 и KF155283 соответственно. Для общей картины

филогенетических связей выделенного вида нематод *Rubzovinema sp.* использована база последовательностей гена 18S рДНК различных нематод, включенных в NCBI GenBank. Использование для анализа только гена 18S обусловлено нехваткой данных в базе по полным оперонам рДНК нематод в отличие от широко представленных последовательностей гена малой субъединицы. Всего в анализе использовано 35 последовательностей разных видов нематод класса Chromadorea. Из них 7 видов относятся к отряду Rhabditida, 2 – к отряду Aphelenchida и 26 – к отряду Tylenchida (рис. 3). Длина используемого в анализе участка гена 18S в среднем составила 1498 нуклеотидов для этих видов.

Из анализа топологии полученного филогенетического дерева видно, что кластеризация по основным крупным ветвям видов нематод соответствует систематике M.R.Siddiqi [15]. В корне дерева находится кластер, образованный видами отряда Rhabditida, нематоды которых питаются бактериями и преимущественно являются свободноживущими формами. В основании кроны дерева располагаются виды промежуточной между рабдитидами и тиленхидами группы Aphelenchida, которые питаются в основном грибами. Основную же часть кроны дерева образуют многочисленные виды отряда Tylenchida, разнообразные по типу питания и образу жизни. Отдельным большим кластером располагаются виды подотрядов Criconematina и Hoplolamina, являющиеся облигатными паразитами растений. Верхнюю крупную кладу образуют виды подотряда Hexatylinea, все представители которого являются паразитами насекомых. Исследуемые нами изоляты *Rubzovinema sp.* также вошли в эту ветвь, образуя общий кластер с видами надсемейства Sphaerularioidea (рис. 3). Виды этого надсемейства характеризуются наличием только одного типа энтомопаразитической генерации в насекомом и присутствием в цикле частично свободноживущих личинок.

В полученной нами дендрограмме ясно определяется место нематод, паразитирующих в блохах, в общей схеме их эволюции. Эти паразиты составляют общую кладу с другими энтомопаразитическими нематодами подотряда Hexatylinea, наиболее близкими из них оказались виды надсемейства Sphaerularioidea.

Исходя из результатов морфологического и генетического анализа выделенных нематод, мы можем сделать обоснованное заключение о том, что в блохах *C. tesquorum*, *A. rossica* и *C. secundus* паразитируют нематоды одного вида. Предположительно, это вид, близкий к *R. ceratophylla*, но обладающий более широким спектром хозяев, обозначенный нами как *Rubzovinema sp.* Полученные результаты дают основания усомниться в наличии строгой гостальной специфичности нематод, паразитирующих в блохах. Это мнение было сформировано ранее исключительно на основе морфологических данных, которые, зачастую, были неполными и неоднозначными. Однако анализ генетических характеристик этих видов мо-



Рис. 3. Филогенетическое положение вида *Rubzovinema* sp. в 18S рДНК дендрограмме различных видов нематод, построенной в программе BioNumerics 7.0 (Applied Maths, Belgium) с применением алгоритма Maximum Likelihood на модели НКУ

жет в корне изменить представление о систематике нематод – паразитов блох. Наличие полигостальности у выделенного вида энтомопаразитических нематод – паразитов блох мелких грызунов – повышает его значимость как потенциального регулятора численности блох в природных очагах чумы.

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Видяева Н.А., Ерошенко Г.А., Шавина Н.Ю., Кузнецов О.С., Кутырев В.В. Формирование биопленок штаммами *Yersinia pseudotuberculosis* основного и неосновных подвидов *Yersinia pestis* на модели нематоды *Caenorhabditis elegans*. *Пробл. особо опасных инф.* 2009; 1(99):31–4.
2. Кутырев В.В., Ерошенко Г.А., Попов Н.В., Видяева Н.А., Коннов Н.П. Молекулярные механизмы взаимодействия возбудителя чумы с беспозвоночными животными. *Мол. генет., микробиол. и вирусол.* 2009; 4:6–13.
3. Литвинова Е.А. Описание новой нематоды рода *Spilotylenchus* (Nematoda, Tylenchida), паразита блохи *Neopsylla bidentatiformis* (Insecta, Siphonaptera). *Зоол. журн.* 1995; 74:39–43.
4. Павловский Е.Н. Природная очаговость трансмиссивных болезней в связи с ландшафтной эпидемиологией зооантропонозов. М.–Л.: 1964. 212 с.
5. Попов Н.В., Слудский А.А., Удовиков А.И., Аникин В.В., Яковлев С.А., Караваева Т.Б. К роли нематод [*Secernentae, Rhabdidae*] – паразитов блох в энзоотии чумы. *Энтомол. и паразитол. исследования в Поволжье.* 2006; 5:88–93.
6. Попов Н.В., Слудский А.А., Удовиков А.И., Коннов Н.П., Караваева Т.Б., Храмов В.Н. Оценка роли биопленок *Yersinia pestis* в механизме энзоотии чумы. *Журн. микробиол. эпидемиол. и иммунобиол.* 2008; 4:118–20.
7. Попов Н.В., Кошель Е.И., Ерошенко Г.А., Кутырев В.В. Формирование современных представлений о механизмах энзоотии чумы. *Пробл. особо опасных инф.* 2011; 3(109):5–8.
8. Рубцов И.А. Паразиты и враги блох. Л.: Наука; 1981. 99 с.
9. Слободянюк О.В. Обоснование рода *Rubzovinema* gen.n. (Sphaerularioidea) и переопределение *Rubzovinema ceratophylla* comb.n. паразита блохи *Citellophilus tesquorum*. *Зоол. журн.* 1991; 70(9):33–43.
10. Darby C., Chakraborti A., Politz S.M., Daniels C.C., Li Tan, Drace K. *Caenorhabditis elegans* Mutants Resistant to Attachment

of *Yersinia* Biofilms. *Genetica*. 2007; 176:221–30. DOI: 10.1534/genetics.106.067496.

11. De Grisse A. Redescriptions ou modifications de quelques techniques utilisées dans l'étude des nématodes phytoparasites. *Meded. Rijksfak. Landb. Wet. Gent*. 1969; 34:351–69.

12. Launay H., Deunff J. *Spilotylenchus maisonabei* n. sp. (Nematoda, Allantonematidae) parasite de *Spilopsyllus cuniculi* (Dale, 1878) (Siphonaptera: Pulicidae), puce oïxène du lapin de garenne. *Revue de Nématologie*. 1990; 13(3):293–6.

13. Nei M., Kumar S. Molecular Evolution and Phylogenetics. Oxford University Press; 2000.

14. Siddiqi M.R. Tylenchida: Parasites of Plants and Insects, 2nd ed., CABI Publishing, Wallingford UK; 2000, 852 p.

15. Slobodyanyuk O.V. Revision of species *Psyllotylenchus pawlowskyi* (Kurochkin, 1960) Poinar & Nelson, 1973. II. Description of *Kurochkintylenchus laevicepsi* gen. n., sp. n. and *Spilotylenchinae* fam. n. *Rus. J. Nematol.* 1999; 7(1):1–18.

References

1. Vidyayeva N.A., Eroshenko G.A., Shavina N.Yu., Kuznetsov O.S., Kuttyrev V.V. [Biofilm formation in *Yersinia pestis* strains of the main and non-main subspecies and *Yersinia pseudotuberculosis* on the model of *Caenorhabditis elegans*]. *Probl. Osobo Opasn. Infek.* 2009; 1:31–4.

2. Kuttyrev V.V., Eroshenko G.A., Popov N.V., Vidyayeva N.A., Konnov N.P. [Molecular mechanisms of plague agent interaction with invertebrate animals]. *Mol. Genet. Mikrobiol. Virusol.* 2009; 4:6–13.

3. Litvinova E.A. [Description of a new nematode, *Spilotylenchus* gender (Nematoda, Tylenchida) – the parasite of *Neopsylla bidentatiformis* flea (Insecta, Siphonaptera)]. *Zool. Zh.* 1995; 74:39–43.

4. Pavlovsky E.N. [Natural Focality of Vector-Borne Diseases in Connection with Landscape Epidemiology of Anthrozooses]. M.-L.; 1964. 212 p.

5. Popov N.V., Sludsky A.A., Udovikov A.I., Anikin V.V., Yakovlev S.A., Karavaeva T.B. [Concerning the role of nematodes [Secernentae, Rhabdidae] – flea parasites – in plague enzooty]. *Entomol. Parazitol. Issledovaniya v Povolzh'e*. 2006; 5:88–93.

6. Popov N.V., Sludsky A.A., Udovikov A.I., Konnov N.P., Karavaeva T.B., Khramov V.N. [Assessment of the role of *Yersinia pestis* biofilms in plague enzooty mechanism]. *Zh. Mikrobiol. Epidemiol. Immunobiol.* 2008; 4:118–20.

7. Popov N.V., Koshel E.I., Eroshenko G.A., Kuttyrev V.V. [Formation of modern concepts on the mechanism of plague enzooty]. *Probl. Osobo Opasn. Infek.* 2011; 3:5–8.

8. Rubtsov I.A. [Flea parasites and enemies]. L.: Nauka; 1981. 99 p.

9. Slobodyanyuk O.V. [Substantiation of *Rubzovinema* gen.n. (Sphaerularioidae) and re-characterization of *Rubzovinema ceratophylla* comb.n. – parasite of the flea *Citellophilus tesquorum*]. *Zool. Zh.* 1991; 70(9):33–43.

10. Darby C., Chakraborti A., Politz S.M., Daniels C.C., Li Tan, Drace K. *Caenorhabditis elegans* Mutants Resistant to Attachment of *Yersinia* Biofilms. *Genetica*. 2007; 176:221–30. DOI: 10.1534/genetics.106.067496.

11. De Grisse A. Redescriptions ou modifications de quelques techniques utilisées dans l'étude des nématodes phytoparasites. *Meded. Rijksfak. Landb. Wet. Gent*. 1969; 34:351–69.

12. Launay H., Deunff J. *Spilotylenchus maisonabei* n. sp. (Nematoda, Allantonematidae) parasite de *Spilopsyllus cuniculi* (Dale, 1878) (Siphonaptera: Pulicidae), puce oïxène du lapin de garenne. *Revue de Nématologie*. 1990; 13(3):293–6.

13. Nei M., Kumar S. Molecular Evolution and Phylogenetics. Oxford University Press; 2000.

14. Siddiqi M.R. Tylenchida: Parasites of Plants and Insects, 2nd ed., CABI Publishing, Wallingford UK; 2000, 852 p.

15. Slobodyanyuk O.V. Revision of species *Psyllotylenchus pawlowskyi* (Kurochkin, 1960) Poinar & Nelson, 1973. II. Description of *Kurochkintylenchus laevicepsi* gen. n., sp. n. and *Spilotylenchinae* fam. n. *Rus. J. Nematol.* 1999; 7(1):1–18.

Authors:

Eroshenko G.A., Koshel' E.I., Porshakov A.M., Knyazeva T.V., Krasnov Ya.M., Mokrousova T.V., Novichkova L.A., Anisimova L.V. Russian Research Anti-Plague Institute "Microbe". 46, Universitetskaya St., Saratov, 410005, Russian Federation. E-mail: rusrapi@microbe.ru

Об авторах:

Ерошенко Г.А., Кошель Е.И., Поршаков А.М., Князева Т.В., Краснов Я.М., Мокроусова Т.В., Новичкова Л.А., Анисимова Л.В. Российский научно-исследовательский противочумный институт «Микроб». Российская Федерация, 410005, Саратов, ул. Университетская, 46. E-mail: rusrapi@microbe.ru

Поступила 24.03.16.