Л.П.Базанова, А.Я.Никитин

АГРЕГИРОВАННОСТЬ ЧУМНОГО МИКРОБА В ОРГАНИЗМЕ БЛОХ (*SIPHONAPTERA*) С РАЗЛИЧНОЙ ВЕКТОРНОЙ СПОСОБНОСТЬЮ

ФКУЗ «Иркутский научно-исследовательский противочумный институт Сибири и ДВ», Иркутск

Для характеристики взаимоотношений 12 видов и подвидов блох (*Siphonaptera*) и чумного микроба (*Yersinia pestis* subsp. *pestis*) использованы показатели: доля насекомых с «блоком», «глыбками» и их отношение, названное индексом агрегированности микроба. Образование блока преджелудка отмечено у 10, а формирование «глыбок» – у всех исследованных видов и подвидов отряда *Siphonaptera*, причем различия между активными и неактивными переносчиками по последнему показателю недостоверны. Блохи, у которых в опыте не формировался «блок», способны к передаче возбудителя чумы, в том числе с генерализацией инфекционного процесса у зверьков, что может обеспечить непрерывность трансмиссии микроба. Высокое значение показателя «частота блокообразования» не отражает наличие коэволюции во взаимоотношениях микроба и его переносчика.

Ключевые слова: чумной микроб, блоха, агрегированность, «блок» преджелудка, бактериальные «глыбки».

L.P.Bazanov, A.Ya.Nikitin

Plague Microbe Aggregation in the Organism of Fleas (*Siphonaptera*) with Different Vector Ability

Irkutsk Research Anti-Plague Institute of Siberia and Far East, Irkutsk

The following factors have been used to characterize 12 species and subspecies of fleas (*Siphonaptera*) and plague microbe (*Yersinia pestis* subsp. *pestis*): the proportion of fleas with “blocks”, “blockules” and their ratio, called the index of microbe aggregation. The block formation is registered in 10, whereas formation of blockules are registered in all of the studied species and subspecies of *Siphonaptera*, the difference between active and passive transmitters according to the last characteristics being unreliable. The fleas, among of which “blocked” ones are not revealed in the experiments, are capable to transmit the causative agent of plague, sometimes with generalization of infectious process in animals, that can provide for continuous transmission of microbe without formation of “blocks” in the proventriculus. Thus, the high value of “rate of block formation” does not reflect the existence of coevolution in the interactions between microbe and its transmitter.

Key words: plague microbe, flea, aggregation, “block” of proventriculus, bacterial “blockules”.

Эффективность передачи чумного микроба блохами связывают с феноменом блокообразования в организме насекомого [3, 4, 5, 10]. Предшествующее образованию «блока» формирование конгломератов («глыбок») у блох трактуется как физическое состояние агрегированности чумного микроба [3]. Особи с «глыбками» в желудке могут освободиться от них, а могут дожить до естественного конца жизни, являясь своеобразными хранителями микроба – «здоровыми» носителями возбудителя чумы [5]. Полагают, что при отсутствии блокообразования подобный исход инфицирования эктопаразита не обеспечивает передачу патогена по классической схеме: грызун–блоха–грызун [5, 7]. Роль таких насекомых сводят к обсеменению во время дефекации окружающей среды живыми бактериями, защищенными от воздействия неблагоприятных условий внешними мембранными образованиями [5]. Вместе с тем на блохах *Frontopsylla caucasica*, *F. luculenta*, *Nosopsyllus mokrzeckyi*, *Ns. laeviceps*, *Xenopsylla conformis*, *Ctenophthalmus pollex*, *Citellophilus tesquorum*, *Amphalius runatus* показано, что при формировании у них бактериальных «глыбок» и отсутствии полных

«блоков» преджелудка возможна передача возбудителя чумы зверькам, в некоторых случаях с агональной бактериемией [2, 9]. Следовательно, для обеспечения процесса циркуляции возбудителя в природном очаге чумы не всегда обязательно блокообразование. В этой связи возникает вопрос: можно ли трактовать процесс блокообразования как результат коэволюции микроба и переносчика?

Цель работы – сравнительный анализ формирования «глыбок» и «блоков» чумного микроба в организме блох с различной векторной активностью, прокормителями которых являются животные с неодинаковой эпизоотической ролью в природном очаге чумы.

Проанализированы данные экспериментов с блохами восьми родов, культивируемыми в условиях инсектария или добытыми непосредственно из природных популяций, а также с искусственно полученными гибридами двух подвидов *C. tesquorum* (*altaicus* и *sungaris*). В опытах использовали штаммы *Y. pestis* subsp. *pestis*. Методы проведения опытов, а также получения гибридных блох отражены в ранее опубликованных работах [1, 2, 6, 9]. Характер взаи-

моотношений 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»), а также частоте передачи патогена подопытным животным и числу зверьков с генерализованной формой инфекции. Статистическая обработка проведена стандартными методами.

Из многочисленных экспериментов следует, что при подкормках блох на естественных хозяевах формирование бактериальных «глыбок» происходит у всех исследованных видов блох из Тувинского природного очага чумы, даже в случае отсутствия полных «блоков». У блох *C. tesquorum altaicus*, *F. elatoides*, *Neopsylla mana*, *Oropsylla alaskensis* и *Rhadinopsylla li transbaicalica*, паразитирующих на основном носителе – длиннохвостом суслике, отмечен более высокий уровень блокообразования, чем у *F. hetera*, *Paradoxopsyllus scalonae*, *P. scorodumovi*, *P. dashidorzhi*, *Amphipsylla primaris* – эктопаразитов монгольской и даурской пищух, а также плоскочерепной полевки, играющих второстепенную роль в эпизоотическом процессе. Средняя за одну подкормку доля особей с «блоком» составляет соответственно у этих групп (1,5±0,133) и (0,69±0,106). Однако доля особей с «глыбками» у эктопаразитов основного носителя, наоборот, оказывается меньше (16,8±0,65), чем у блох второстепенных носителей (27,1±0,82). 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, который для блох основного носителя составил 0,109, а для второстепенных – 0,025, показывает, что у эктопаразитов длиннохвостого суслика в эксперименте на 100 особей с «глыбками» приходится от 2 до 28 особей (в среднем 11), а у блох монгольской пищухи – от 1 до 2 особей с «блоком». У блохи *A. primaris* формируется до 8 «блоков» на 100 особей с «глыбками», также меньше, чем у блох суслика. Следовательно, у эктопаразитов основного носителя в Тувинском природном очаге наблюдается более высокий индекс агрегированности микроба и уровень блокообразования, по сравнению с блохами второстепенных носителей, хотя среди последних

выше доля особей с «глыбками».

Проведен анализ особенностей формирования чумным микробом бактериальных «глыбок» и «блоков» преджелудка у блох, паразитирующих на основных и второстепенных носителях в сибирских очагах чумы сусликового типа (Тувинском и Забайкальском), а также у насекомых, исторически не имевших контакта с возбудителем на этих территориях (*Xenopsylla cheopis* и искусственно полученные гибриды двух подвидов *C. tesquorum*). У блох суслика доля особей с «блоком» преджелудка (2,1 %) в три раза выше, чем у паразитов пищухи (0,7 %), однако у *X. cheopis* и гибридов данные показатели (5,4 и 5,3 % соответственно) почти в два с половиной раза выше, чем у блох суслика. Следовательно, способность к высокой частоте блокообразования не обязательно наблюдается у эктопаразитов основного носителя чумы и не является доказательством коэволюционного характера формирования подобных отношений в паразитарной триаде. Не только насекомые с «блоком» преджелудка, но и значительная часть популяции возбудителя гибнет, если блоха не сможет в течение непродолжительного времени найти потенциального прокормителя. Подобный характер отношений ведет к неустойчивости паразитарной системы и требует ряда условий (например, массовости грызунов, их чувствительности к микробу), позволяющих ей существовать. Эти данные согласуются с мнением авторов [8], 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.

Осуществлен сравнительный анализ индекса агрегированности микроба у блох с разной векторной активностью (таблица). Обработаны материалы 28 опытов с имаго высокоактивных переносчиков – *X. cheopis* и гибридов двух подвидов *C. tesquorum*, активного переносчика – *C. tesquorum altaicus* и малоактивного – *F. luculenta* [4, 6]. В организме высокоактивных переносчиков (гибридов и *X. cheopis*) формирование «глыбок» почти всегда сопровождается блокообразованием и чаще обеспечивает агональную бактериемию у зверьков, а значит и дальнейшую

Индекс агрегированности чумного микроба у блох с различной векторной активностью

Вид блох	Векторная активность [источник данных]	Индекс агрегированности	Данные, характеризующие векторную активность блох в экспериментах, взятых в анализ			
			Количество мышей, использованных для подкормок	Число передач		Передачи с генерализацией инфекции *
				абс.	%	
<i>Xenopsylla cheopis</i>	Высокоактивные [5]	1,0	82	44	53,7	100
Гибриды двух подвидов <i>Citellophilus tesquorum</i>	Высокоактивные [11]	1,8	36	19	52,8	100
<i>Citellophilus tesquorum</i>	Активные [5]	0,1	203	106	52,2	26,4
<i>Frontopsylla luculenta</i>	Малоактивные [5]	0	69	29	42,0	6,9

*От числа заболевших животных.

трансмиссию возбудителя. Именно для этих насекомых характерен максимальный индекс агрегированности микроба – 1,0 и 1,8 соответственно. У активного переносчика (*C. tesquorum altaicus*) данный показатель достоверно ниже – 0,1. При мало различимом числе передач ими чумного микроба (53,7; 52,8 и 52,2 % соответственно) генерализация инфекции наблюдалась у первых двух в 100 % случаев, у последнего – в 26,4 % (от числа заболевших животных). Вместе с тем даже малоактивный переносчик – *F. luculenta*, у которого не обнаружено в опытах «блоков» преджелудка, в связи с чем индекс агрегированности чумного микроба равен нулю, способен заражать экспериментальных животных. Формирование «глыбок» в некоторых опытах отмечали у (34,0–35,5) % этих насекомых, а передачу возбудителя устанавливали, в основном, серологическим методом. Семь процентов зараженных возбудителем чумы белых мышей, использованных для подкормок блох в ранний период после их инфицирования (третьи сутки), погибло с агональной бактериемией [9].

Анализ степени агрегированности чумного микроба в организме блох (наличие «глыбок», «блока») позволил выявить ряд закономерностей в их взаимоотношениях. Образование агрегированных форм существенно зависит как от роли хозяев – прокормителей блох в эпизоотическом процессе, так и от векторной активности самих переносчиков. Формирование «глыбок» происходит у всех исследованных видов блох, причем различия между активными и неактивными переносчиками по данному показателю, в целом, недостоверны. Блохи, у которых в опыте не образуется «блок» также способны к передаче возбудителя чумы, причем иногда с генерализацией инфекционного процесса у подопытных зверьков, что может обеспечить непрерывность трансмиссии микроба. Особенно высокий индекс агрегированности возбудителя чумы, превышающий единицу, наблюдается у высокоактивных переносчиков чумы, исторически не контактировавших с возбудителем на исследуемых территориях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. 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). Пробл. особо опасных инф. 2004; 2(88):29–33.

2. Базанова Л.П., Токмакова Е.Г., Маевский М.П. Значение блокированных и неблокированных блох *Citellophilus tesquorum altaicus* (Ioff, 1936) в передаче чумной инфекции. Пробл. особо опасных инф. 2003; 86:14–20.
3. 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. Мед. паразитол. и паразитарн. бол. 1999; 3:37–40.
4. Ващенко В.С. Блохи (Siphonaptera) – переносчики возбудителей болезней человека и животных. Л.: Наука, 1988; 160 с.
5. Кутырев В.В., Коннов Н.П., Волков Ю.П. Возбудитель чумы: ультраструктура и локализация в переносчике. М.: Медицина; 2007. 224 с.
6. Никитин А.Я., Базанова Л.П., Нечаева Л.К., Корзун В.М., Хабаров А.В., Козец Л.И. Экспериментальное изучение гибридов от скрещивания блохи *Citellophilus tesquorum* двух подвидов передавать возбудителя чумы. Мед. паразитол. и паразитарн. бол. 1995; 4:14–7.
7. Сергиев В.П. Направленное управление паразитами поведением членистоногих – переносчиков. Мед. паразитол. и паразитарн. бол. 2010; 2:49–53.
8. Сунцов В.В., Сунцова Н.И. Чума. Происхождение и эволюция эпизоотической системы (экологические, географические и социальные аспекты). М.; 2006; 247 с.
9. Bazarova L.P., Voronova G.A., Tokmakova E.G. Role of fleas *Frontopsylla luculenta luculenta* (Jordan et Rothschild, 1923) from the Transbaikalian natural plague focus in the epizootic process. Scientific Journal. 2006; 14:66–74.
10. Hinnebusch B.J. The evolution of flea-borne transmission in *Yersinia pestis*. Curr. Issues Mol. Biol. 2005; 7:197–212.

References (Presented are the Russian sources in the order of citation in the original article)

1. Bazarova L.P., Nikitin A.Ya., Maevsky M.P., Kapustin Yu.M. [Variability and aggregation of the plague agent as a principle of its conservation in the organism of *Citellophilus tesquorum altaicus* (Siphonaptera)]. Probl. Osobo Opasn. Infek. 2004; (88):29–33.
2. Bazarova L.P., Tokmakova E.G., Maevsky M.P. [The role of blocked and unblocked fleas *Citellophilus tesquorum altaicus* (Ioff, 1936) in transmission of plague infection]. Probl. Osobo Opasn. Infek. 2003; (86):14–20.
3. Bryukhanova G.D., Beier A.P., Grizhebovsky G.M., Efremenko V.I., Shchedrin V.I., Smirnova E.B. [The significance of plague microbe aggregation in transmission by fleas]. Med. Parazit. Bol. 1999; 3:37–40.
4. Vashchenok V.S. [Fleas (Siphonaptera) – Transmitters of Disease Causative Agents of Humans and Animals]. L.; 1988. 160 p.
5. Kutyrev V.V., Konnov N.P., Volkov Yu.P. [The Causative Agent of Plague: Ultrastructure and Localization in the Transmitter]. M.; 2007. 224 p.
6. Nikitin A.Ya., Bazarova L.P., Nechaeva L.K., Korzun V.M., Khabarov A.V., Kozets L.I. [Experimental study of the ability of hybrids obtained by crossing two subspecies of the flea *Citellophilus tesquorum* to transmit the plague pathogen]. Med. Parazit. Bol. 1995; 4:14–7.
7. Sergiev V.P. [Targeted parasite control of arthropod vector's behavior]. Med. Parazit. Bol. 2010; 2:49–53.
8. Suntsov V.V., Suntsova N.I. [Plague. Origin and Evolution of Epizootic System (Ecological, Geographical and Social Aspects)]. M.; 2006. 247 p.

Authors:

Bazarova L.P., Nikitin A.Ya. Irkutsk Research Anti-Plague Institute of Siberia and Far East. 78, Trilissera St., Irkutsk, 664047, Russia. E-mail: adm@chumin.irkutsk.ru

Об авторах:

Базанова Л.П., Никитин А.Я. Иркутский научно-исследовательский противочумный институт Сибири и Дальнего Востока. 664047, Иркутск, ул. Трилисера, 78. E-mail: adm@chumin.irkutsk.ru

Поступила 06.06.12.