

УДК 576.775:577.811/.812

**ВЛИЯНИЕ ПРОКОРМИТЕЛЯ НА ЧАСТОТУ БЛОКООБРАЗОВАНИЯ  
У САМОК И САМЦОВ *CITELLOPHILUS TESQUORUM*  
*ALTAICUS* IOFF, 1936 (SIPHONAPTERA: CERATOPHYLLIDAE)  
И ПЕРЕДАЧУ ИМИ ЧУМНОГО МИКРОБА**

© Л. П. Базанова, Д. Б. Вержуцкий, Е. Г. Токмакова

Иркутский научно-исследовательский противочумный институт  
Сибири и Дальнего Востока,  
ул. Трилиссера, 78, Иркутск, 664047  
E-mail: adm@chumin.irkutsk.ru  
Поступила 06.03.2012

Проведен анализ данных, полученных при подкормках инфицированных возбудителем чумы самок и самцов *Citellophilus tesquorum altaicus* Ioff, 1936 (Siphonaptera: Ceratophyllidae) — основного переносчика в Тувинском природном очаге, на естественном прокормителе и лабораторном животном. Установлено, что половые различия у блох по всем исследуемым показателям зависели от вида прокормителя. Самки более активно питались на длиннохвостом суслике (*Citellus undulatus*), чем на белой мышши. Алиментарная активность самцов на этих зверьках существенно не различалась. Более высокая смертность инфицированных самок и самцов отмечена при подкормках на мышшах. Частота формирования «блока» и передачи возбудителя у самцов была выше при кровососании на длиннохвостых сусликах, у самок — на белых мышшах. Таким образом, установленные в опытах с использованием в качестве прокормителя лабораторных животных (белых мышшей) различия в передаче возбудителя чумы самками и самцами блох в природе скорее всего могут проявляться по-другому. В этой связи экстраполировать экспериментальные данные на природные процессы взаимоотношений чумного микроба и эктопаразитов необходимо с учетом выявленных особенностей.

*Ключевые слова:* Siphonaptera, *Citellophilus tesquorum altaicus*, самки, самцы, прокормитель, чумной микроб.

Известно, что частота и сроки блокообразования зависят от видовых особенностей блох, свойств возбудителя чумы, условий окружающей среды и состояния крови теплокровного хозяина, на котором питаются насекомые (Бибилова, Классовский, 1974). Предполагается, что паразит наиболее эффективно использует для питания своего основного хозяина и наименее — филогенетически отдаленного от основного (Krasnov et al., 2007). Блокирование преджелудка блохи чумным микробом является важным предварительным условием его трансмиссивной передачи (Kartman, 1954;

Бибикова, Классовский, 1974; Hinnebuch, 2005). Установлено, что подкормки на неспецифичном хозяине приводили к снижению активности блокообразования у блох длиннохвостого суслика *Frontopsylla elatoides elatoides* и *Oropsylla alaskensis* (Базанова, Климов, 2008), а также плоскочерепной полевки *Amphipsylla primaris primaris* (Иннокентьева, 1997). В Тувинском природном очаге чумы основной носитель — длиннохвостый суслик (*Citellus undulatus*), а основной переносчик — его специфичная блоха *Citellophilus tesquorum altaicus* (Голубинский и др., 1987). У *C. tesquorum altaicus* самая высокая доля особей с «блоком» отмечена в июле—августе в период активизации эпизоотии в очаге с использованием в качестве прокормителя длиннохвостого суслика. Причем в этот период среди самцов «блокированные» особи встречались значительно чаще, чем среди самок (Базанова, Вержуцкий, 2009).

Цель работы — сравнительный анализ частоты блокообразования у самок и самцов *C. tesquorum altaicus* и передачи ими чумного микроба при питании на естественном прокормителе — длиннохвостом суслике и лабораторном животном — белой мыши.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В анализ взяты данные 12 опытов, в которых использовано 2884 блохи *C. tesquorum altaicus*, 92 суслика, 205 белых мышей. Инфицировали грызунов и эктопаразитов типичными для Тувинского природного очага штаммами чумного микроба (И-3226, И-3327, И-3428). Подробно методы заражения, содержания блох в экспериментах, исследования зверьков приведены в ранее опубликованных работах (Базанова и др., 2004; Базанова, Климов, 2008). Статистическую обработку полученных данных проводили с помощью стандартных методов (Рокицкий, 1967; Никитин, Сосунова, 2003) с применением программы «Excel». Использовали критерий Стьюдента и однофакторный дисперсионный анализ, в котором за наблюдение в ячейке приняты исследуемые показатели, полученные при каждой отдельной подкормке.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Поскольку частота формирования «блока» преджелудка во многом определяется алиментарной активностью блох, оценивали влияние вида прокормителя, пола насекомого и сезона проведения опытов на этот показатель. Из данных, приведенных в табл. 1, следует, что алиментарная активность *C. tesquorum altaicus* (без учета пола) была выше при питании на длиннохвостом суслике. Однофакторный дисперсионный анализ показал существенное влияние прокормителя на активность кровососания блох ( $F = 23.53$ ,  $P < 0.001$ ). Влияние данного фактора проявилось во все сезоны ( $F = 9.36$ ,  $P < 0.01$  — для весны;  $F = 5.73$ ,  $P < 0.05$  — для лета;  $F = 18.83$ ,  $P < 0.001$  — для осени). Алиментарная активность самок и самцов блох при питании на сусликах и мышах значительно различалась ( $F = 17.86$ ,  $P < 0.001$ ). Самки по сравнению с самцами активнее питались на длиннохвостом суслике.

Таблица 1

Алиментарная активность и смертность инфицированных чумным микробом самок и самцов *Citellophylus tesquorum altaicus* на разных прокормителях

Table 1. Alimentary activity and mortality of *Citellophylus tesquorum altaicus* females and males infected with *Yersinia pestis* on different fooders

Сезон проведения опыта	На длиннохвостом суслике			На белой мыши		
	Самки	Самцы	Оба пола	Самки	Самцы	Оба пола
Средняя за подкормку доля пивших блох, %						
Весна	95.6 ± 1.36	95.4 ± 2.52	95.5 ± 1.40	83.0 ± 2.45	93.6 ± 1.47	87.1 ± 1.80
Лето	94.9 ± 1.40	90.0 ± 2.20	92.4 ± 1.16	83.4 ± 1.85	93.7 ± 0.88	88.6 ± 1.08
Осень	Нет данных	Нет данных	97.4 ± 0.68	87.1 ± 1.70	88.7 ± 2.06	87.9 ± 2.03
За все сезоны	95.2 ± 0.79	92.6 ± 1.72	95.4 ± 0.75	85.4 ± 1.29	91.1 ± 1.17	87.2 ± 1.12
Средняя за подкормку доля погибших блох, %						
Весна	1.1 ± 0.46	3.2 ± 0.67	2.3 ± 0.43	5.1 ± 0.88	8.0 ± 2.00	6.5 ± 1.05
Лето	2.8 ± 0.69	5.4 ± 0.88	4.1 ± 0.58	2.3 ± 0.46	5.1 ± 0.47	3.7 ± 0.37
Осень	Нет данных	Нет данных	2.1 ± 0.54	2.8 ± 0.41	3.1 ± 0.44	2.9 ± 0.39
За все сезоны	2.3 ± 0.48	4.6 ± 0.63	3.3 ± 0.36	3.4 ± 0.38	5.4 ± 0.69	4.9 ± 0.40

Установлено влияние фактора «прокормитель» на смертность инфицированных блох ( $F = 4.09$ ,  $P < 0.05$ ). При питании на белых мышах средняя за подкормку доля погибших насекомых без учета пола была выше, чем на сусликах (табл. 1). Сезон проведения опыта оказывал влияние на исследуемый показатель только при подкормках эктопаразитов на мышах. Такая зависимость установлена как для самок ( $F = 6.10$ ,  $P < 0.01$ ), так и для самцов ( $F = 4.47$ ,  $P < 0.05$ ). При питании на сусликах влияние сезона на количество погибших за подкормку блох было не существенным. Значительное влияние на смертность инфицированных имаго оказывал фактор «пол насекомого». Половые различия по этому показателю (без учета сезона) достоверны как при питании на длиннохвостом суслике ( $F = 8.40$ ,  $P < 0.01$ ), так и на белой мыши ( $F = 6.35$ ,  $P < 0.05$ ). Гибель самцов по сравнению с самками была выше на обоих прокормителях и во все сезоны.

Результаты изучения блокообразования у *C. tesquorum altaicus* приведены в табл. 2. Весной «блокированных» самок и самцов было больше при подкормках на суслике. Летом у самок блокообразование чаще регистрировали при кровососании на белых мышах, а у самцов — на сусликах. Осенью «блок» формировался у самок с одинаковой частотой как при питании на сусликах, так и на мышах. У самцов этот показатель был несколько выше при подкормках на сусликах. Таким образом, самцов *C. tesquorum altaicus* с «блоками» во все сезоны чаще регистрировали при кровососании на длиннохвостом суслике. Для самок подобной зависимости не отмечено. Без учета пола блох и сезона года частота блокообразования у *C. tesquorum altaicus* на длиннохвостом суслике и белой мыши не различалась (табл. 2). По средним за все анализируемые опыты показателям «блокированных» самок выявлено больше при подкормках на белых мышах, а сам-

Таблица 2

Блокообразование у самок и самцов *Citellophilus tesquorum altaicus* на разных прокормителях (без учета штамма чумного микроба)

Table 2. Block formation in *Citellophilus tesquorum altaicus* females and males on different fooders (nonregistering *Yersinia pestis* strain)

Сезон проведения опыта	Пол блохи	Прокормитель						t
		Длиннохвостый суслик			Белая мышь			
		Всего блох	Из них с «блоком»		Всего блох	Из них с «блоком»		
			абс.	%		абс.	%	
Весна	Самки	71	10	14.1	350	18	5.1	2.08*
	Самцы	32	5	15.6	240	0	0	2.43*
	Оба пола	103	15	14.6	590	18	5.1	3.25**
Лето	Самки	400	13	3.25	348	82	23.6	8.32***
	Самцы	390	43	11.0	455	21	4.6	3.44***
	Оба пола	790	56	7.1	803	103	12.8	3.85***
Осень	Самки	62	4	6.5	300	17	5.7	0.23
	Самцы	42	5	11.9	194	5	2.6	1.82
	Оба пола	104	9	8.7	494	22	4.5	0.62
За все сезоны	Оба пола	997	80	8.0	1887	143	7.6	0.42

Примечание. \* —  $P < 0.05$ , \*\* —  $P < 0.01$ , \*\*\* —  $P < 0.001$ .

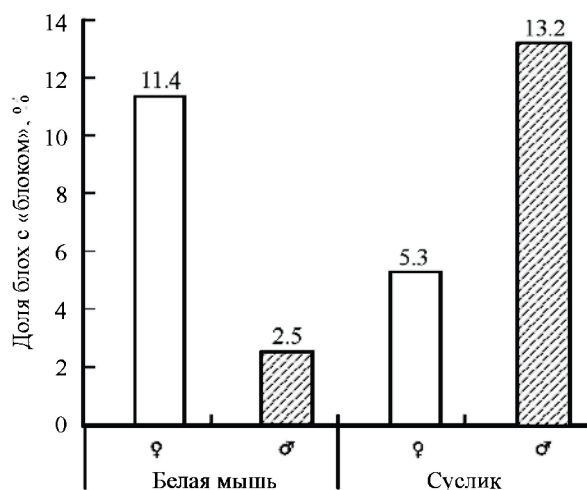


Рис. 1. Частота блокообразования у самок и самцов *Citellophilus tesquorum altaicus* при питании на разных прокормителях.

Fig. 1. Block formation frequency in *Citellophilus tesquorum altaicus* females and males feeding on different fooders.

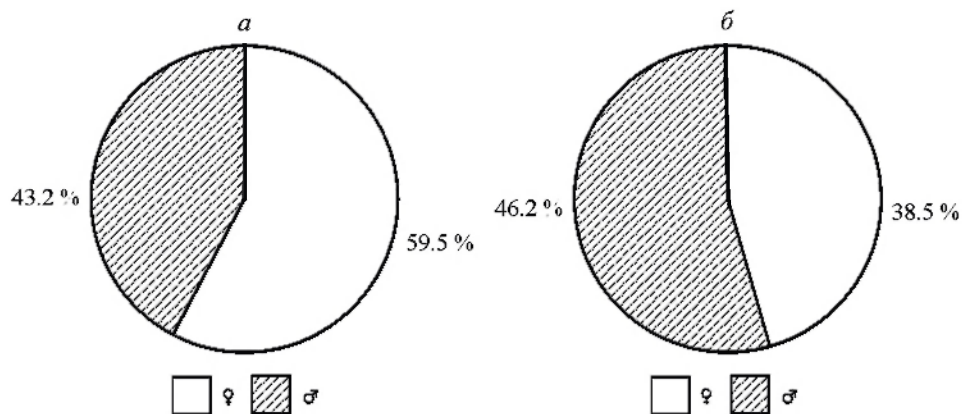


Рис. 2. Частота передачи чумного микроба самками и самцами *Citellophylus tesquorum altaicus* при питании: *a* — на белой мыши, *b* — на длиннохвостом суслике.

Fig. 2. Frequency of *Yersinia pestis* transmission by *Citellophylus tesquorum altaicus* females and males fed: *a* — on white mice; *b* — on long-tailed Siberian sousliks.

цов — на сусликах (рис. 1). При этом алиментарная активность самок, наоборот, была выше в опытах с использованием в качестве прокормителя длиннохвостого суслика (табл. 1).

Показано, что частота передачи чумного микроба *C. tesquorum altaicus* повышается как сусликам, так и мышам в летний период (Базанова и др., 2004). Проведен анализ половых различий блох в трансмиссии возбудителя в этот сезон. При отдельных подкормках самок и самцов *C. tesquorum altaicus* на длиннохвостом суслике в июле-августе передачу возбудителя чумы самки осуществили в 5 (38.5%), а самцы — в 6 (46.2%) случаях из 13. В летних опытах с использованием в качестве прокормителя белой мыши самки передали микроб в 22 (59.5%), самцы — в 16 (43.3%) случаев из 37. Приведенные данные указывают на половые различия в передаче чумного микроба блохами, причем эти различия проявляются на разных прокормителях неодинаково (рис. 2). Так, если при питании на суслике чумной микроб чаще передавали самцы, то при подкормках на мышах — самки. Подкормки на сусликах сопровождались и более частым «блокированием» самцов по сравнению с самками (рис. 1).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На *A. primaris primaris* из Горно-Алтайского природного очага чумы показано, что для образования «блока» у этих блох большое значение имеет вид прокормителя: питание на основном хозяине (плоскочерепная полевка) способствует активному блокообразованию, на неспецифичном (монгольская пищуха) «блоки» образуются в единичных случаях (Инокентьева, 1997). Половые различия блох при этом не обсуждались. Результаты наших опытов свидетельствуют, что различия в трансмиссии чумного микроба самками и самцами *C. tesquorum altaicus* проявляются при кровососании на разных прокормителях прямо противоположным образом. Так, у самцов частота формирования «блока» и передачи возбу-

теля была более высокой при подкормках на сусликах, а у самок — на мышах.

Представляет интерес, что самки активнее питались на длиннохвостом суслике, чем на белой мыши, а алиментарная активность самцов не зависела от прокормителя. В то же время процент «блокированных» самцов *C. tesquorum altaicus* во все сезоны проведения опытов был выше при кровососании на длиннохвостом суслике — основном хозяине этого вида блох. Необходимо отметить, что смертность инфицированных насекомых была выше при подкормках на белых мышах.

В. А. Геодакян (1982) рассматривает дифференциацию полов как специализацию по главным альтернативным аспектам эволюции: сохранение (женский пол) и изменение (мужской). Если предположить, что самки более консервативны по отношению к прокормителю, то, возможно, кровососание на неспецифичном хозяине (белой мыши) оказывает негативное влияние на их жизнеспособность. В данном случае самки в меньшей степени противостоят размножению микроба в их организме, чем можно объяснить более частое формирование у них «блоков» при подкормках на белых мышах. С другой стороны, активное кровососание самок на сусликах могло приводить к размыванию сформировавшихся «блоков», что и отразилось на показателе частоты блокообразования при подкормках на этих грызунах.

Проведенный анализ показал, что установленные в опытах с использованием в качестве прокормителя лабораторных животных различия в передаче возбудителя чумы самками и самцами блох в природе скорее всего могут проявляться по-другому. В этой связи экстраполировать полученные данные на природные процессы взаимоотношений чумного микроба и эктопаразитов необходимо с учетом выявленных особенностей.

#### Список литературы

- Бибикова В. А., Классовский Л. Н. 1974. Передача чумы блохами. М.: Медицина. 188 с.
- Базанова Л. П., Вержуцкий Д. Б. 2009. Эпизоотологическое значение блох (Siphonaptera) в Тувинском природном очаге чумы. Байкальский зоол. журн. 3: 13—22.
- Базанова Л. П., Климов В. Т. 2008. К оценке эпизоотологической роли блох длиннохвостого суслика в Тувинском природном очаге чумы. Мед. паразитол. 4: 55—59.
- Геодакян В. А. Правила Бергмана и Аллека в свете новой концепции пола. 1982. Тез. докл. III съезда Всесоюз. териол. общ-ва. М.: Наука. 1: 172—173.
- Голубинский Е. П., Жовтый И. Ф., Лемешева Л. Б. 1987. О чуме в Сибири. Иркутск: Изд-во Иркутск. ун-та. 243 с.
- Иннокентьева Т. П. 1997. Особенности экологии *Yersinia pestis altaica*: Автореф. дис. ... д-ра мед. наук. Саратов. 59 с.
- Базанова Л. П., Воронова Г. А., Токмакова Е. Г., Синьков В. В. 2004. Некоторые особенности взаимоотношений *Citellophilus tesquorum altaicus* (Siphonaptera: Ceratophyllidae) с возбудителем чумы. Паразитология. 2: 139—149.
- Никитин А. Я., Сосунова И. А. 2003. Анализ и прогноз временных рядов в экологических наблюдениях и экспериментах (Уч. пособие). Иркутск: ИГПУ. 81 с.
- Рокицкий П. Ф. 1967. Биологическая статистика. Минск: Высшая школа. 328 с.
- Hinnebusch B. J. 2005. The evolution of flea-borne transmission in *Yersinia pestis*. Curr. Issues Mol. Biol. 7: 197—212.



- Kartman L. 1954. Studies on *Pasteurella pestis* in fleas. I. An apparatus for the experimental feeding of fleas. *Experimental Parasitology*. 3(6): 525—535.
- Krasnov B. R., Korine C., Burdlova N. V. 2007. Between-host phylogenetic distance and feeding efficiency in hematophagous ectoparasites: rodent fleas and a bat host. *Parasitol. Res.* 101(2): 365—371.

HOST INFLUENCE ON THE FREQUENCY OF BLOCK FORMATION  
IN MALES AND FEMALES OF *CITELLOPHILUS TESQUORUM*  
*ALTAICUS* IOFF, 1936 (SIPHONAPTERA: CERATOPHYLLIDAE)  
AND TRANSMISSION THE PLAGUE PATHOGEN BY THESE FLEAS

L. P. Bazanova, D. B. Verzhutsky, E. G. Tokmakova

*Key words:* Siphonaptera, *Citellophilus tesquorum altaicus*, females, males, host, plague pathogen.

SUMMARY

Data obtained during feeding of *Citellophilus tesquorum altaicus* Ioff, 1936 infested females and males (Siphonaptera: Ceratophyllidae), the main vectors of plague in Tuva natural plague locus, on the natural host and laboratory animal was analyzed. It was found that sexual differences in fleas depended on the type of the host. Females fed more actively on the longtailed ground *Citellus undulatus* than on white mouse. Alimentary activity of males on these animals was similar. Higher mortality of fed females and males was noted during feeding on mice. Frequency of formation of the «block» and transmission of the pathogen in males was higher during bloodsucking on the ground squirrel; in females, during feeding on mice. Thus, differences in the transmission of the plague pathogen, revealed in laboratory on white mice, can be quite different in nature. So, extrapolation of experimental data on natural processes of interrelations between plague pathogen and ectoparasites must be performed taking into account revealed peculiarities.