

DOI: 10.21055/0370-1069-2018-2-79-83

УДК 618.98:579.842.23+595.775(571.15)

Е.Г.Оглодин<sup>1</sup>, Е.Г.Токмакова<sup>2</sup>, К.А.Никифоров<sup>1</sup>, А.В.Денисов<sup>3</sup>, Н.А.Шарапова<sup>1</sup>, Г.А.Ерошенко<sup>1</sup>**СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ПРИНАДЛЕЖНОСТЬ ЭНТОМОПАРАЗИТИЧЕСКИХ НЕМАТОД, ВЫДЕЛЕННЫХ ОТ БЛОХ В ГОРНО-АЛТАЙСКОМ ВЫСОКОГОРНОМ ПРИРОДНОМ ОЧАГЕ ЧУМЫ**<sup>1</sup>ФКУЗ «Российский научно-исследовательский противочумный институт «Микроб», Саратов, Российская Федерация;<sup>2</sup>ФКУЗ «Иркутский научно-исследовательский противочумный институт Сибири и Дальнего Востока», Иркутск, Российская Федерация; <sup>3</sup>ФКУЗ «Алтайская противочумная станция», Горно-Алтайск, Российская Федерация

**Цель** исследования – изучение энтомопаразитических нематод из блох грызунов, собранных в Горно-Алтайском высокогорном природном очаге чумы в 2016–2017 гг., с определением их систематической принадлежности. **Материалы и методы.** Представлены результаты морфологического и генетического анализа энтомопаразитических нематод-паразитов блох *Amphipsylla primaris primaris* плоскочерепных полевков *Alticola strelzovi*, блох *Rhadinopsylla li transbaicalica* даурской пищухи *Ochotona dauurica*, блох *Rhadinopsylla dahurica*, собранных с входов в норы грызунов. **Результаты и выводы.** Определены нуклеотидные последовательности спейсерной области ITS2 рибосомного оперона энтомопаразитических нематод трех видов блох: *Amphipsylla primaris primaris*, *Rhadinopsylla li transbaicalica*, *R. dahurica*. На основе сравнительного филогенетического анализа и выявленного высокого процента гомологии нуклеотидных последовательностей ITS2 области рибосомного оперона (92–99 %) установлена их принадлежность к видам *Rubzovinema* spp. и близкое родство с ранее предложенным нами полигостальным видом *Rubzovinema polyxenica* из блох *C. tesquorum*, *A. rossica* и *C. secundus* из Волго-Уральского степного очага чумы. Впервые выявлена отдельная ветвь эволюции энтомопаразитических нематод – паразитов блох, представленная *Rubzovinema* spp. Установлено широкое распространение нематод *Rubzovinema* spp. в биотеносах степной зоны России в Прикаспии и Горном Алтае.

**Ключевые слова:** энтомопаразитические нематоды блох грызунов, систематическая принадлежность, очаги чумы.

Корреспондирующий автор: Оглодин Евгений Геннадьевич, e-mail: rusrapi@microbe.ru.

Для цитирования: Оглодин Е.Г., Токмакова Е.Г., Никифоров К.А., Денисов А.В., Шарапова Н.А., Ерошенко Г.А. Систематическая принадлежность энтомопаразитических 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

E.G.Oglodin<sup>1</sup>, E.G.Tokmakova<sup>2</sup>, K.A.Nikiforov<sup>1</sup>, A.V.Denisov<sup>3</sup>, N.A.Sharapova<sup>1</sup>, G.A.Eroshenko<sup>1</sup>**Taxonomic Position of Entomoparasitic Nematodes Isolated from Fleas in Gorno-Altai High-Mountain Natural Plague Focus**<sup>1</sup>Russian Research Anti-Plague Institute “Microbe”, Saratov, Russian Federation; <sup>2</sup>Irkutsk Research Anti-Plague Institute of Siberia and Far East, Irkutsk, Russian Federation; <sup>3</sup>Altai Plague Control station, Gorno-Altai, Russian Federation

**Objective** of the study was to investigate entomoparasitic nematodes from rodent fleas, collected in Gorno-Altai high-mountain natural plague focus in 2016–2017, with identification of their taxonomic status. **Materials and methods.** Given are the results of morphological and genetic analysis of entomoparasitic nematodes – parasites of fleas *Amphipsylla primaris primaris* living on flat-headed high-mountain voles *Alticola strelzovi*, fleas *Rhadinopsylla li transbaicalica* of Daurian pika *Ochotona dauurica*, fleas *Rhadinopsylla dahurica*, collected at the burrows of the rodents. **Results and conclusions.** Identified have been nucleotide sequences of ITS2 spacer region of ribosomal operon in entomoparasitic nematodes of three flea species: *Amphipsylla primaris primaris*, *Rhadinopsylla li transbaicalica*, and *Rhadinopsylla dahurica*. Based on comparative phylogenetic analysis and identified high percentage of homology of the stated nucleotide sequences (92–99 %), appurtenance to *Rubzovinema* spp. species and close relation to earlier proposed by us multi-host species *Rubzovinema polyxenica* from *C. tesquorum*, *A. rossica*, and *C. secundus* fleas from Volga-Ural steppe plague focus has been established. For the first time ever separate branch of evolution of entomoparasitic nematodes – flea parasites, represented by *Rubzovinema* ssp., has been identified. Determined has been wide spread of *Rubzovinema* ssp. nematodes in biocenoses of steppe zone of Russia across Precaspian territory and Altai Mountains.

**Key words:** entomoparasitic nematodes of rodent fleas, taxonomic position, plague focus.

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

**Funding:** The authors received no specific funding for this work.

Corresponding author: Evgeny G. Oglodin, e-mail: rusrapi@microbe.ru.

Citation: 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. (In Russian). DOI: 10.21055/0370-1069-2018-2-79-83

Носителями чумы в природе являются свыше 233 видов млекопитающих, а переносчиками – 162 вида блох [3, 5]. Активность эпизоотического процесса в природных очагах чумы, наряду с другими

показателями, определяется численностью блох. Они обеспечивают перенос возбудителя *Yersinia pestis* между грызунами (классическая схема: грызун–блоха–грызун), способствуя развитию эпизоотий. В свою очередь на численность блох оказывают влияние паразитирующие в них нематоды. Зараженность некоторых видов может достигать 35 % [8]. Энтомопаразитические нематоды вызывают кастрацию и гибель блох. Они являются естественными регуляторами численности блох в природе, и, как следствие, важным компонентом экосистем природных очагов чумы. Недавно была разработана гипотеза «вертикальной трансмиссии» чумы, в соответствие с которой энтомопаразитические нематоды играют важную роль в переносе возбудителя чумы из почвенной биоты в наземный биоценоз, инициируя начало эпизоотий чумы в природных очагах [1, 4, 6, 7].

Нематоды, паразитирующие в блохах, относятся к отряду *Tylenchida*. Они до сих пор остаются малоисследованной группой энтомопаразитических нематод. В том числе скудны и противоречивы данные по описанию видов нематод-паразитов блох, распространенных на территории природных очагов чумы в России. По данным литературы, все описанные виды энтомопаразитических нематод относятся к моно- или олигоксенным видам, паразитирующим на одном или двух видах хозяев. Для нематод-паразитов блох также характерна строгая гостальная специфичность [11]. Однако недавно нами при исследовании энтомопаразитических нематод, выделенных на границе Волго-Уральского степного очага и Саратовской области от различных видов блох грызунов, были получены данные, противоречащие общепринятому мнению о строгой хозяйской специфичности нематод, паразитирующих в блохах. Впервые описана полигостальная нематода, встречающаяся в блохах, по крайней мере, пяти неродственных между собой видов: *Citellophilus tesquorum*, *Amphipsylla rossica*, *Ctenophthalmus secundus*, *Neopsylla setosa*, *Frontopsylla semura*, которые являются переносчиками чумы в очагах; описаны морфометрические характеристики паразитических самок и личинок, а также особенности жизненного цикла этой энтомопаразитической нематоды. По комплексу признаков установлена принадлежность обнаруженной поликсенной нематоды к роду *Rubzovinema* [*Tylenchida: Neotylenchidae*]. К нему относится единственный описанный ранее вид *R. ceratophylla* (И.А.Рубцов, М.А.Самуров, 1981), для которого, по мнению О.В.Слободянюк (1991), характерна моногостальная специфичность для блох *Citellophilus tesquorum*, распространенных на малом суслике в природных очагах чумы Прикаспия [9]. Выявленный нами новый полигостальный вид энтомопаразитических нематод было предложено назвать *Rubzovinema polyxenica* [2, 10]. Зараженность этим паразитом в популяции блох достигала 21 %, что, несомненно, может оказывать влияние на их

численность. Высказано предположение о том, что новый поликсенный вид способен влиять на численность популяции блох, а, следовательно, и на динамику эпизоотических процессов в природных очагах чумы. Проведено секвенирование последовательностей генов рибосомного оперона нематоды *R. polyxenica*, которые были введены в международную базу данных NCBI GenBank как *Rubzovinema* spp. Ранее в этой базе последовательности энтомопаразитических нематод, включая *R. ceratophylla*, отсутствовали. В то же время данные по нуклеотидным последовательностям рибосомного оперона очень важны для установления систематической принадлежности нематод, поскольку существуют большие трудности анализа нематод по морфометрическим данным и по стадиям их жизненного цикла. Систематическая принадлежность многих нематод нуждается в пересмотре на основе более надежных данных генетического анализа. Возможно, это также приведет к изменению установившегося мнения о строгой хозяйской специфичности энтомопаразитических нематод, паразитирующих в блохах.

Для расширения сведений нами проведено исследование нематод, выделенных от блох грызунов в Горно-Алтайском высокогорном очаге чумы. **Целью** исследования явилось определение систематической принадлежности выделенных от блох энтомопаразитических нематод на основе секвенирования участков нуклеотидной последовательности рибосомного оперона. С учетом полученных данных установлена принадлежность выделенных энтомопаразитических нематод к *Rubzovinema* spp.

## Материалы и методы

Материал для исследований собран в Кош-Агачском районе Горно-Алтайского высокогорного очага чумы в период с 10 по 23 августа 2016 г. и с 21 августа по 18 сентября 2017 г. Просмотр и вскрытие блох осуществляли, как описано ранее [2]. Освободившихся из гемоцеля самок и личинок паразитических нематод собирали в микропробирки с глицерином для консервации и последующего выделения ДНК.

ДНК нематод для генетических исследований получали с помощью набора для выделения ДНК «АмплиПрайм® ДНК-сорб-АМ» в соответствии с инструкцией производителя. При постановке ПЦР использовались праймеры 58d1 и 28r1 на последовательность спейсерного участка ITS1 (internal transcribed spacers) ITS2 [10]. Для проведения ПЦР использовали набор Биомастер LR HS-ПЦР (ООО «Биолабмикс», Новосибирск). Секвенирование полученных в ПЦР фрагментов проводили на генетическом анализаторе «Applied Biosystems 3500xL». Анализ полученных последовательностей выполняли при помощи программ Mega 7.0 и алгоритма BLAST.

Филогенетический анализ выполняли путем сравнения полученных последовательностей ITS2

рибосомного оперона с аналогичными последовательностями нематод из базы данных NCBI GenBank. Для выравнивания нуклеотидных последовательностей использовали программу ClustelW. Для построения дендрограмм применяли программное обеспечение Ugene и алгоритм Maximum Likelihood.

### Результаты обсуждения

В исследовании изучено 582 экземпляра блох, в том числе 257, выделенных в 2016 г., и 325 – в 2017 г. Спектр блох, пораженных нематодами, оказался достаточно широк. Зараженность энтомопаразитическими нематодами в 2016 г. выявлена у блох *Paradoxopsyllus scorodumovi* (от серого сурка *Marmota baibacina*), *Rhadinopsylla dahurica* (от длиннохвостого суслика *Spermophilus undulatus*), *Rhadinopsylla li transbaicalica* (от длиннохвостого суслика), *Amphipsylla primaris primaris* и *Frontopsylla hetera* (с плоскочерепных полевков *Alticola strelzovi*). В 2017 г. энтомопаразитические нематоды обнаружены у блох *Oropsylla silantiewi* (алтайский сурок *M. baibacina*), *R. dahurica* (длиннохвостый суслик *S. undulatus*, входы нор), *R. li transbaicalica* (пищуха даурская *Ochotona dauurica*), *Amphalius runatus* (монгольская пищуха *Ochotona pallasi*), *Frontopsylla frontalis baikal* (входы нор). Таким образом, нематоды выявлялись у восьми видов блох, распространенных в Горном Алтае.

Нами проведено выборочное исследование паразитических нематод, выделенных от блох (таблица). Для анализа отобраны образцы материала с нематодами из трех разных блох – *A. primaris primaris* от плоскочерепных полевков (2016), *R. hadinopsylla li transbaicalica* от даурской пищухи (2016) и от *R. dahurica* из входов в норы грызунов (2017). Места сбора образцов отмечены на карте (рис. 1).

При исследовании трех зараженных блох, выбранных в качестве образцов, в полости тела блох наблюдалось от 1 до 4 гигантских паразитических самок и большое количество личинок (больше сотни). В блохах отмечен только один тип половозрелых особей – паразитические инвазивные самки. Исходя из этого можно предположить, что в блохе выявленные нематоды проходят только одну паразитическую стадию, в то время как другие стадии жизненного цикла (одна или несколько) проходят вне хозяина.

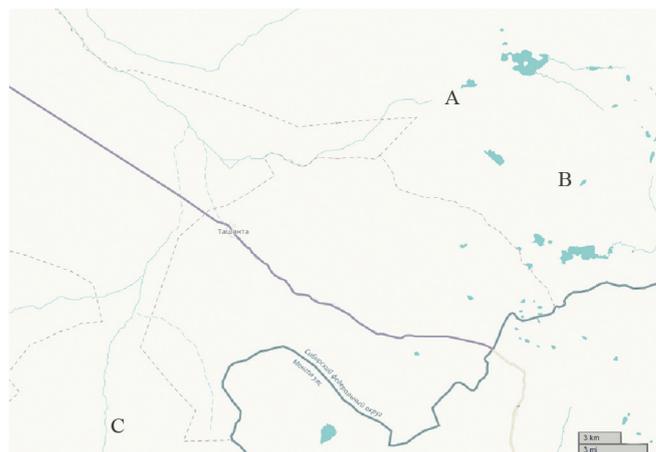


Рис. 1. Точки сбора блох, зараженных энтомопаразитическими нематодами, в Кош-Агачском районе Горно-Алтайского высокогорного природного очага чумы:

A – блоха *Amphipsylla primaris primaris* (2016, плоскочерепные полевки); B – *Rhadinopsylla li transbaicalica* (2016, даурская пищуха); C – *Rhadinopsylla dahurica* (2017, входы нор)

Fig. 1. Sites of flea collection, infected with entomoparasitic nematodes, in Kosh-Agach District of Gorno-Altai high-mountain natural plague focus:

A – *Amphipsylla primaris primaris* (2016, flat-headed voles); B – *Rhadinopsylla li transbaicalica* (2016, Daurian pika); C – *Rhadinopsylla dahurica* (2017, at burrow entrances).

**Молекулярно-генетический и филогенетический анализ выделенных паразитических нематод.** Для определения систематической принадлежности выделенных энтомопаразитических нематод проведено секвенирование наиболее вариабельного (и высокоинформативного) участка рибосомного оперона – спейсерной области ITS2. Для амплификации ITS2 использовали праймеры 58d1 и 28r1 [10]. Полученные ПЦР фрагменты размером 700 п.н. секвенировали и сравнивали с последовательностями ITS2 области других нематод из базы данных NCBI GenBank (рис. 2). В анализ взяты последовательности изолятов, филогенетически наиболее близких энтомопаразитическим нематодам [11].

В результате выявлено высокое сходство последовательностей ITS2 из образцов ДНК нематод из Горного Алтая и *Rubzovinema* spp., ранее выделенных нами в Волго-Уральском степном очаге чумы (таблица). Данная область рибосомного оперона энтомопатогенной нематоды из блохи *A. primaris primaris* имела 99 % гомологии при 100 % покрытии

#### Происхождение и филогения энтомопаразитических нематод, выделенных в Горно-Алтайском высокогорном очаге в 2016–2017 гг.

##### Origin and phylogeny of entomoparasitic nematodes, isolated in Gorno-Altai high-mountain focus in 2016–2017

Вид блохи	Источник	Место сбора в Кош-Агачском районе Республики Алтай	Филогенетическая принадлежность. Покрытие/гомология по участку ITS2 нематоды <i>Rubzovinema</i> spp. № KF1552 83.1 GenBank
<i>Amphipsylla primaris primaris</i>	Плоскочерепная полевка <i>Alticola strelzovi</i>	Вершина Уландрыка, точка 1, координаты: E 89.020023°, N 49.537303°	100 % / 99 %
<i>Rhadinopsylla li transbaicalica</i>	Даурская пищуха <i>Ochotona dauurica</i>	834,2 Богуты, т. 5, координаты: E 89.45944°, N 49.76697°	100 % / 95 %
<i>Rhadinopsylla dahurica</i>	Входы нор	834,1 Юстыд т. 2, координаты: E 89.317333°, N 49.758998°	100 % / 92 %

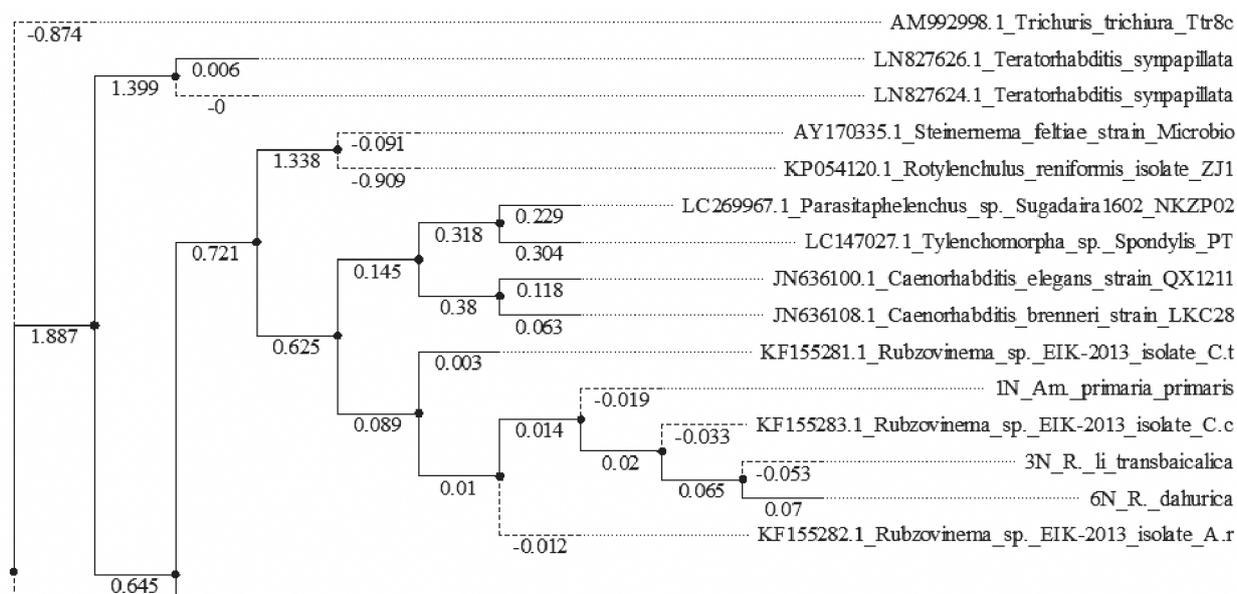


Рис. 2. Филогения энтомопаразитических нематод *Rubzovinema* spp., выделенных в Горно-Алтайском высокогорном очаге от блох *A. primaris primaris* (2016), *R. li transbaicalica* (2016) и *R. dahurica* (2017), в сравнении с энтомопаразитическими нематодами от блох *C. tesquorum*, *A. rossica*, *C. secundus* из Волго-Уральского степного очага (2013) по данным секвенирования ITS2 области рибосомного оперона (программа Ugene, алгоритм Maximum Likelihood)

Fig. 2. Phylogeny of entomoparasitic nematodes *Rubzovinema* spp., isolated in Gorno-Altai high-mountain focus from fleas *A. primaris primaris* (2016), *R. li transbaicalica* (2016) and *R. dahurica* (2017) in comparison to entomoparasitic nematodes from fleas *C. tesquorum*, *A. rossica*, and *C. secundus* from Volga-Ural steppe focus (2013) according to the results of ribosomal operon ITS2 region sequencing (Ugene software package, algorithm Maximum likelihood)

секвенированной последовательности с аналогичным участком нематоды *Rubzovinema* spp. (№ KF155283.1 GenBank) из Волго-Уральского степного очага. Это позволяет предположить, что оба изолята относятся к одному виду. Необходимо отметить, что выделенные ранее изоляты энтомопаразитических нематод отнесены нами к полигостальному виду, который мы предложили назвать *R. polyxenica*. Этот вид паразитировал в пяти видах блох: *C. tesquorum*, *A. rossica*, *C. secundus*, *N. setosa*, *F. semura* в Волго-Уральском степном очаге. Факт выделения нематоды из блохи *A. primaris primaris* в Горном Алтае, близкой *R. polyxenica*, расширяет наши представления о спектре блох-хозяев энтомопаразитических нематод *Rubzovinema* spp., их ареале и значении в биоценозах природных очагов чумы.

При секвенировании ITS2 области двух других образцов паразитических нематод из Горно-Алтайского очага также выявлен высокий процент гомологии сравниваемых последовательностей. Для нематоды из блохи *R. li transbaicalica* он составил 95 %, а для нематоды из блохи *R. dahurica* – 92 %. Как следует из дендрограммы, все исследованные нами изоляты нематод-паразитов блох, полученные от имаго восьми видов, пять из которых (*C. tesquorum*, *A. rossica*, *C. secundus*, *N. setosa*, *F. semura*) выделены в Волго-Уральском степном очаге и три (*A. primaris primaris*, *R. li transbaicalica* и *R. dahurica*) в Горно-Алтайском высокогорном очаге, составляют отдельный тесно сгруппированный кластер, что говорит об их близком генетическом родстве. Значительное сходство сравниваемых

последовательностей позволяет предположить принадлежность этих энтомопаразитических нематод к *Rubzovinema* spp., с учетом того, что в анализе использовалась наиболее варибельная область рибосомного оперона.

Таким образом, по результатам проведенных в этой работе исследований определены нуклеотидные последовательности спейсерной области ITS2 рибосомного оперона энтомопаразитических нематод трех видов блох: *Amphipsylla primaris primaris*, *Rhadinopsylla li transbaicalica*, *R. dahurica*, собранных в различных участках в Кош-Агачском районе Горно-Алтайского высокогорного природного очага чумы в 2016–2017 гг. На основе сравнительного филогенетического анализа и выявленного высокого процента гомологии нуклеотидных последовательностей ITS2 области рибосомного оперона (92–99 %) установлена их принадлежность к видам *Rubzovinema* spp. и близкое родство с полигостальным видом *Rubzovinema polyxenica* из блох *C. tesquorum*, *A. rossica* и *C. secundus* из Волго-Уральского степного очага чумы. Впервые установлено наличие отдельной ветви эволюции энтомопаразитических нематод паразитов блох, составленной изолятами *Rubzovinema* spp. Впервые получены доказательства того, что энтомопаразитические нематоды рода *Rubzovinema* широко распространены в биоценозах степной зоны России в Прикаспии и Горном Алтае.

**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* и основного и неосновных подвидов *Yersinia pestis* на модели нематоды *Caenorhabditis elegans*. *Проблемы особо опасных инфекций*. 2009; 1:31–4.
2. Ерошенко Г.А., Кошель Е.И., Поршаков А.М., Князева Т.В., Краснов Я.М., Мокроусова Т.В., Новичкова Л.А., Анисимова Л.В. Характеристика энтомопаразитических нематод блох мелких грызунов. *Проблемы особо опасных инфекций*. 2016; 3:32–7. DOI: 10.21055/0370-1069-2016-3-32-37.
3. Каримова Т.Ю., Неронов В.М. Природные очаги Палеарктики. М.: Наука; 2007. 199 с.
4. Кутырев В.В., Ерошенко Г.А., Попов Н.В., Видяева Н.А., Коннов Н.П. Молекулярные механизмы взаимодействия возбудителя чумы с беспозвоночными животными. *Молекулярная генетика, микробиология и вирусология*. 2009; 4:6–13.
5. Онищенко Г.Г., Кутырев В.В., редакторы. Природные очаги чумы Кавказа, Прикаспия, Средней Азии и Сибири. М.: Медицина; 2004. 192 с.
6. Попов Н.В., Слудский А.А., Удовиков А.И., Аникин В.В., Яковлев С.А., Караваева Т.Б. К роли нематод-паразитов блох в энзоотии чумы. *Энтомологические и паразитологические исследования в Поволжье*. 2006; 5:88–93.
7. 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. *Журнал микробиологии, эпидемиологии и иммунологии*. 2008; 4:118–20.
8. Рубцов И.А. Паразиты и враги блох. Л.: Наука; 1981. 99 с.
9. Слободянюк О.В. Обоснование рода *Rubzovinema* gen.n. (*Sphaerularioidea*) и переописания *Rubzovinema ceratophylla* comb.n. паразита блохи *Citellophillus tesquorum*. *Зоологический журнал*. 1991; 70(9):33–43.
10. Koshel E.I., Aleshin V.V., Eroshenko G.A., Kutuyev 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.
11. Siddiqi M.R. Tylenchida: Parasites of plants and insects. 2nd ed. Wallingford UK: CABI Publishing; 2000. 852 p.
3. Karimova T.Yu., Neronov V.M. [Natural Foci of Palearctic]. М.: "Nauka"; 2007. 199 p.
4. Kutuyev V.V., Eroshenko G.A., Popov N.V., Vidyayeva N.A., Konnov N.P. [Molecular mechanisms of interaction between plague agent and invertebrates]. *Molekulyarnaya Genetika, Mikrobiologiya i Virusologiya*. 2009; 4:6–13.
5. Onishchenko G.G., Kutuyev V.V., editors. [Natural Plague Foci in the Territory of Caucasus, Caspian-Sea Region, Central Asia, and Siberia]. М.: "Meditsins"; 2004. 192 p.
6. Popov N.V., Sludsky A.A., Udovikov A.I., Anikin V.V., Yakovlev S.A., Karavaeva T.B. [Concerning the role of nematodes – flea parasites in plague enzooty]. *Entomologicheskije i Parazitologicheskije Issledovaniya v Povolzh'e*. 2006; 5:88–93.
7. 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 the mechanism of plague enzooty]. *Zhurnal Mikrobiologii, Epidemiologii i Immunobiologii*. 2008; 4:118–20.
8. Rubtsov I.A. [Parasites and Foes of Fleas]. L.: "Nauka"; 1981. 99 p.
9. Slobodnyak O.V. [Substantiation of *Rubzovinema* gen.n. species (*Sphaerularioidea*) and re-description of *Rubzovinema ceratophylla* comb.n. – parasite of the flea *Citellophillus tesquorum*]. *Zoologicheskij Zhurnal*. 1991; 70(9):33–43.
10. Koshel E.I., Aleshin V.V., Eroshenko G.A., Kutuyev 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.
11. Siddiqi M.R. Tylenchida: Parasites of plants and insects. 2nd ed. Wallingford UK: CABI Publishing; 2000. 852 p.

## Authors:

Oglodin E.G., Nikiforov K.A., Sharapova N.A., Eroshenko G.A. Russian Research Anti-Plague Institute "Microbe". 46, Universitetskaya St., Saratov, 410005, Russian Federation. E-mail: rusrap@microbe.ru.

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

Denisov A.V. Altai Plague Control Station. 2, Zavodskaya St., Gorno-Altaysk, 649002, Russian Federation. E-mail: chuma@mail.gorny.ru.

## Об авторах:

Оглодин Е.Г., Никифоров К.А., Шарапова Н.А., Ерошенко Г.А. Российский научно-исследовательский противочумный институт «Микроб». Российская Федерация, 410005, Саратов, ул. Университетская, 46. E-mail: rusrap@microbe.ru.

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

Денисов А.В. Алтайская противочумная станция. Российская Федерация, 649002, Горно-Алтайск, ул. Заводская, 2. E-mail: chuma@mail.gorny.ru.

Поступила 03.05.18.

Отправлена на доработку 14.05.18.

Принята к публ. 15.05.18.

## References

1. Vidyayeva N.A., Eroshenko G.A., Shavina N.Yu., Kuznetsov O.S., Kutuyev V.V. [Biofilm formation in *Yersinia pestis* strains of the main and non-main subspecies and *Yersinia pseudotuberculosis* on the model of *Caenorhabditis elegans*]. *Problemy Osobo Opasnykh Infektsii [Problems of Particularly Dangerous Infections]*. 2009; 1:31–4.
2. 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.