

УДК 576.895.775:591.158.1

**ФЕНОТИПИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ
ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНО ПОЛУЧЕННЫХ ГИБРИДОВ
ДВУХ ПОДВИДОВ *CITELLOPHILUS TESQUORUM*
(SIPHONAPTERA, CERATOPHYLLIDAE)**

© 2022 г. А. Я. Никитин^а, *, Л. П. Базанова^а

^аИркутский научно-исследовательский противочумный институт Роспотребнадзора,
Иркутск, 664047 Россия
*e-mail: nikitin_irk@mail.ru

Поступила в редакцию 23.08.2022 г.

После доработки 15.09.2022 г.

Принята к публикации 16.09.2022 г.

В природных очагах чумы Сибири основными переносчиками возбудителя являются два подвида *Citellophilus tesquorum* (Wagner, 1898): в Забайкальском – *C. t. sungaris* (Jordan, 1929), в Тувинском – *C. t. altaicus* (Ioff, 1936). Экспериментально установлена возможность их реципрокной гибридизации. Время появления личинок F1, минимальный период метаморфоза и число овариол у самок гибридов варьировало примерно в тех же пределах, что и у родительских подвидов. Однако число потомков, приходящихся на одну взрослую самку, у гибридов F1 и F2 было в десять раз меньше, чем у исходных форм.

Изучение морфологии имаго гибридов по признакам, не имеющим таксономического значения, показало, что уровень их фенотипического сходства с каждым из подвидов соответствовал значению этого показателя для особей из природных популяций и был значительно выше сходства особей двух подвидов. Выявлено увеличение размеров тела у F1, которое в F2 нивелируется.

В опытах по инфицированию имаго гибридов возбудителем чумы у них происходили образование блоков преджелудка и передача микроба лабораторным животным, причем с более высокой эффективностью, чем у исходных форм.

Ключевые слова: подвиды блох, гибриды, признаки приспособленности, морфология, возбудитель чумы

DOI: 10.31857/S0031184722050027, **EDN:** FGZCDN

Организм членистоногих – среда обитания для широкого спектра микроорганизмов, в том числе патогенных для человека, многие из которых прошли длительные периоды коадаптации и коэволюции и сформировали природные очаги инфекционных болезней. Характер отношений между возбудителем и организмом, являющимся для

него резервуаром и/или вектором, во многом будет определяться видоспецифическими особенностями набора фенотипов, существующих в популяции переносчика (Захаров, 1987; Корзун, Никитин, 1997; Семенов, 2001). Причиной изменения фенотипической структуры популяции переносчика с измененной толерантностью к микроорганизмам могут стать факторы внешней среды (модификационная изменчивость) или сигнал генетической природы, обусловленный, например, возникновением межпопуляционных, подвидовых или даже межвидовых гибридов. Априори предсказать, как повлияет генетически детерминированное изменение фенотипа на взаимоотношения переносчика с микробиотой, не представляется возможным и требует экспериментального изучения.

На территории азиатской части России существует три природных очага чумы. В двух из них основным переносчиком и хранителем чумной инфекции является блоха *Citellophilus tesquorum* (Wagner, 1898). Считается, что этот политипический вид включает четыре подвида, два из них обитают в природных очагах чумы Сибири. В Забайкальском очаге – *C. t. sungaris* (Jordan, 1929); в Тувинском – *C. t. altaicus* (Ioff, 1936) (Голубинский и др., 1987; Онищенко, Кутырев, 2004; Медведев и др., 2019). Виды этого рода распространены в степных и горных областях Центральной и Южной Европы, Казахстана, Передней, Средней и Центральной Азии, Южной Сибири и Приамурья (Иофф, Скалон, 1954; Цэрэнноров, 1999; Медведев и др., 2019).

В серии опытов, проведенных в Иркутском противочумном институте в 90-х годах прошлого века, была показана возможность получения в лабораторных условиях гибридов *C. t. sungaris* и *C. t. altaicus*, изучен ряд их свойств, в том числе определяющих векторную эффективность насекомых. В современных условиях под действием меняющегося климата происходит трансформация границ ареалов носителей и переносчиков возбудителей с выносом эпидемически опасных зон и укоренением инфекции (Балахонов и др., 2014; Медведев и др., 2019). Поэтому мы сочли необходимым обобщить и проанализировать опубликованные ранее материалы по экспериментальному получению и сравнительному изучению особенностей гибридов от скрещивания двух подвидов *C. tesquorum*.

Цель работы – описать результаты скрещивания двух подвидов *C. tesquorum* и некоторые фенотипические особенности гибридных имаго.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Разведение двух подвидов блохи *C. tesquorum* (*C. t. sungaris* и *C. t. altaicus*) проведено в условиях инсектария Иркутского противочумного института при температуре 18–21°C, относительной влажности воздуха 75–80%, периодическом освещении и подкормке имаго каждые 2–3 сут на беспородных белых мышах (Жовтый, Нечаева, 1983). Отметим, что Lewis (1990) считает *C. t. altaicus* самостоятельным видом.

Для проведения реципрокного скрещивания имаго *C. t. sungaris* и *C. t. altaicus* отобраны виргинные самки каждого подвида насекомых. Для этого предварительно выбирали куколок насекомых, а вышедших из них имаго просматривали под микроскопом для выявления молодых самок и отделения их от самцов. В качестве прокормителей использовали раздельно содержащихся сирийских золотистых хомяков. На каждого зверька помещали по 10 блох (пять половозрелых самок и пять самцов) противоположных подвидов. Животные находились в проволочных сетках, помещенных на бумагу черного цвета, что исключало гибель насекомых из-за механических воздействий прокормителя и упрощало обнаружение отложенных самками яиц, появление личинок и молодых имаго. Контролем служили одновозрастные культуры исходных подвидов блох.

В дальнейшем содержание экспериментальных блох протекало в одинаковых и относительно стабильных условиях инсектария. Всего проведено два независимых опыта по получению гибридных насекомых, которые позволили изучить фенотипические особенности имаго у первого–четвертого поколений (F1–F4).

Для оценки векторной эффективности переносчика имаго блох заражали вирулентными штаммами *Yersinia pestis*. Данные опыты проведены на базе лаборатории экспериментальных животных Иркутского противочумного института. Для инфицирования блох использованы штаммы *Y. pestis pestis* из коллекции музея живых культур института, изолированные на территории сибирских природных очагов: И-1996 (Забайкальский очаг) и И-3226 (Тувинский очаг).

Искусственное заражение осуществляли кормлением насекомых на биомембране (шкурка белой мыши) смесью равных частей дефибринированной крови морской свинки и 2 млрд. взвеси чумного микроба из 48-часовой агаровой культуры, выращенной при 28°C.

Инфицированных возбудителем чумы блох периодически (через 2–3 сут) кормили на белых мышках. Во всех опытах после каждой подкормки среди напитавшихся кровью насекомых визуально под микроскопом регистрировали особей с блоками преджелудка. Блокированных насекомых фиксировали в 70% спирте и весь дальнейший комплекс их морфологического изучения проводили на базе паразитологического отдела.

Грызунов, после снятия с них блох, содержали в отдельных садках, помещенных в изолированные боксы. Эффективность передачи микроба определяли по времени наступления гибели грызунов, регистрации характерных признаков бактериального поражения и результатам бактериологического исследования органов павших животных.

Взаимоотношения имаго гибридов с возбудителем чумы исследовано у F1, F3 и F4. В каждом случае в тех же условиях поставлены варианты экспериментов с особями родительских подвидов насекомых. Всего проведено пять опытов.

Для изучения морфологической изменчивости насекомых по морфометрическим (длина головы, бедра и голени третьей пары ног) и меристическим (число щетинок на эпимере, метэпимере, снаружи и внутри бедра и голени третьей пары ног) признакам использованы просветленные временные препараты, приготовленные по принятой методике (Иофф, Скалон, 1954). Размеры имаго приведены в относительных показателях окуляр-микрометра. Показатель

степени сходства экспериментальных групп по морфологическим признакам имаго рассчитан по методу Животовского (1982).

Статистическая обработка материала проведена с применением стандартных методов вариационной статистики (Животовский, 1991; Ивантер, Коросов, 2013). Полученные результаты на современном этапе частично подвергнуты повторному анализу с использованием программы Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Экспериментальное получение гибридов и их морфологические особенности

Явление гибридизации у кровососущих членистоногих известно для различных таксономических групп: блох (Якунин, Куницкая, 1992; Никитин и др., 1995; Ye et al., 1997), комаров (Nazni et al., 2009; Yanisley et al., 2014), иксодовых клещей (Kovalev et al., 2015; Rar et al., 2019), но до сих пор исследовано в недостаточной мере. Чтобы оценить характер изменения признаков приспособленности гибридных особей *C. tesquorum* по отношению к родительским подвидам, проведено изучение некоторых количественных и качественных показателей у потомков F1 и F2 по суммированным данным для реципрокных вариантов скрещиваний (табл. 1).

Таблица 1. Результаты скрещивания двух подвидов *Citellophilus tesquorum* по признакам приспособленности

Table 1. Results of crossing two subspecies of *Citellophilus tesquorum* by the characteristics of adaptation

Вариант опыта	Время появления первых личинок (сут)	Минимальные сроки метаморфоза (сут)	Число взрослых потомков у одной самки за время наблюдений	Число овариол у одной самки
Родительские подвиды (контроль)				
<i>C. t. sungaris</i>	13	45	45.4	10.0
<i>C. t. altaicus</i>	19	45	51.0	6.4
Гибриды из реципрокных вариантов скрещиваний подвидов <i>C. tesquorum</i>				
F1	19.6 ± 3.61	41.5 ± 0.87	3.9 ± 1.05	6.4 ± 0.25
F2	14.5 ± 1.44	31.0 ± 2.00	3.7 ± 1.70	6.0 ± 0.20

Показано, что такие признаки уровня приспособленности блох, как время появления первых личинок, минимальные сроки метаморфоза, число овариол у одной взрослой самки, достаточно схожи во всех вариантах эксперимента. Несколько иная картина выявлена по признаку «число потомков», приходящихся на одну самку. У гибридов F1 и F2 эти показатели ниже, чем у родительских форм, вне зависимости от направления исходного скрещивания. Считаем, что экспериментально продемонстрирована возможность реципрокного скрещивания исходных форм *C. tesquorum*

с сохранением фертильности потомства, с одновременным снижением числа потомков, приходящегося на одну самку, в наибольшей степени соответствует представлениям о подвидовом таксономическом статусе *C. t. sungaris* и *C. t. altaicus*.

Анализ результатов измерения длины трех мерных признаков имаго выявил несколько бóльшие размеры у самок *C. t. altaicus* по сравнению с *C. t. sungaris* (табл. 2). При этом имаго F1, вероятно вследствие эффекта гетерозиса, были несколько крупнее, чем особи *C. t. altaicus*, что особенно наглядно проявилось у самок. Если сравнить по критерию Стьюдента размеры признаков у *C. t. sungaris* и гибридов F1, то у самок все различия высоко значимы ($P < 0.001$). У самцов статистически подтвержденное преобладание размеров этого признака у имаго F1 отсутствует лишь по длине головы. В F2 размеры имаго уменьшаются по сравнению с F1; как следствие этого нивелируются и различия в размерах признаков имаго у гибридов с родительскими подвидами.

Таблица 2. Морфометрические признаки у гибридов двух подвидов *Citellophilus tesquorum* и родительских форм

Table 2. Measurements of two subspecies of *Citellophilus tesquorum* in hybrids and parental forms

Вариант	Длина	Самки	N	Самцы	N
<i>C. t. sungaris</i>	Голова	603.4 ± 5.01	21	536.6 ± 5.90	9
	Бедро	543.9 ± 5.75	21	499.8 ± 4.59	9
	Голень	537.2 ± 5.64	21	484.4 ± 4.94	9
<i>C. t. altaicus</i>	Голова	616.7 ± 8.02	7	535.7 ± 5.95	18
	Бедро	597.6 ± 2.93	7	541.8 ± 3.26	18
	Голень	572.8 ± 11.12	7	527.1 ± 3.44	18
F1	Голова	623.0 ± 3.08	20	539.1 ± 5.16	18
	Бедро	600.8 ± 3.12	20	538.3 ± 3.35	18
	Голень	582.3 ± 3.19	20	518.6 ± 3.32	18
F2	Голова	600.4 ± 5.75	10	539.3 ± 5.83	8
	Бедро	571.4 ± 2.81	10	517.4 ± 9.30	8
	Голень	558.1 ± 2.11	10	501.8 ± 6.89	8

Примечания. N – число промеренных экземпляров. Во всех вариантах опыта проведено измерение третьей пары ног.

Таким образом, на первом этапе исследований доказана возможность реципрокного скрещивания двух подвидов блохи *C. tesquorum* с получением фертильного потомства. При морфологическом анализе с двух сторон тела шести признаков хетотаксии у 28 самок *C. t. altaicus*, 14 *C. t. sungaris* и 49 особей F1 показатель фенотипического сходства для имаго родительских подвидов составил 0.906 ± 0.024 . Между гибридами

и *C. t. altaicus* величина показателя значимо выше и равна 0.961 ± 0.012 , а между гибридами и *C. t. sungaris* – 0.945 ± 0.017 . Т.е. имаго F1 имеют примерно одинаковое морфологическое сходство с родительскими подвидами блох. Отметим, что сходство самок по этим же признакам из трех природных популяций *C. t. altaicus* в сопоставимых по объему выборках колеблется от 0.948 ± 0.018 до 0.975 ± 0.009 . Следовательно, частота общих морф у самок из природных популяций, а также у гибридов с любой родительской формой значимо выше, чем между *C. t. sungaris* и *C. t. altaicus*, что подтверждает подвидовой таксономический статус использованных для гибридизации форм *C. tesquorum*.

Устойчивое разведение гибридов в инсектарии позволило получить достаточное количество насекомых для проведения экспериментов по изучению их взаимоотношений с возбудителем чумы. Известно, что у блох, имаго которых в экспериментальных условиях были постоянно заражены бактериями чумы, наблюдается тенденция к активизации трансмиссивной эффективности (Бибикова и др., 1975). Аналогично для комаров показано, что пассирование возбудителя через определенного переносчика повышает его способность заселять именно данный вид (Расницын, 1998). В этой связи первоначально мы предположили, что имаго гибридных блох, исторически не контактировавших с *Y. pestis*, будут менее эффективны в передаче микроба.

Результаты исследования взаимоотношений гибридных блох с возбудителем чумы

Частота образования блока преджелудка у инфицированных возбудителем чумы блох является одним из ведущих, но не единственным фактором, обеспечивающим эффективность трансмиссии микроба (Бибикова, Классовский, 1974; Hinnebusch, Erickson, 2008; Базанова, Никитин, 2018). Первый опыт по инфицированию имаго блох родительских подвидов *C. tesquorum* и гибридов F1 поставлен в двух вариантах: путем заражения насекомых штаммами возбудителя чумы, происходящими из Забайкальского и Тувинского природных очагов. Так как очевидных различий между этими вариантами не наблюдали, то далее рассмотрены суммированные результаты. В проведенном опыте осуществлено по 10 подкормок блох на белых мышах, инфицированных каждым вариантом возбудителя. Первые блокированные имаго отмечены у *C. t. altaicus* (две блохи) после второй подкормки насекомых (на третьи сутки). У *C. t. sungaris* выявлена одна блоха с блоком после четвертой подкормки (на девятые сутки), а у гибридов – одна блокированная особь после третьей (на пятые сутки). Всего за время опыта зарегистрировано 5, 9 и 11 блокированных блох среди *C. t. sungaris*, *C. t. altaicus* и F1, соответственно. Передача возбудителя чумы экспериментальным животным произошла уже при первой подкормке блох (на третьи сутки) во всех вариантах опыта. Среднее время гибели белых мышей после их заражения

составило 4.7 ± 0.47 , 5.0 ± 0.45 и 5.0 ± 0.49 дней для *C. t. sungaris*, *C. t. altaicus* и F1, соответственно. Несмотря на отсутствие различий между вариантами опыта по срокам гибели животных, наблюдали более эффективную передачу микроба гибридными блохами. Из 20 белых мышей, на которых кормились инфицированные *Y. pestis* (И-1996 и И-3226) *C. t. sungaris*, пало 25% животных; *C. t. altaicus* – 35%; F1 – 55%. При этом степень пораженности органов грызунов возбудителем чумы (оцениваемая визуально в баллах) между вариантами имаго не различалась: 12.4 ± 0.75 , 11.7 ± 0.33 , 12.1 ± 0.73 для *C. t. sungaris*, *C. t. altaicus* и F1, соответственно.

В последующем было проведено еще четыре эксперимента по изучению векторной активности двух подвидов *C. tesquorum* и их гибридов разных поколений. В целом были получены схожие результаты, поэтому представлены материалы, суммированные для всех опытов с блохами F1, F3 и F4 (табл. 3).

Таблица 3. Характеристика векторной активности двух подвидов *Citellophilus tesquorum* и их гибридов (суммированы данные пяти экспериментов)

Table 3. Characteristics of vector activity of two *Citellophilus tesquorum* subspecies and their hybrids (data from five experiments are summarized)

Вариант опыта	Эффективность блокообразования		Эффективность передачи возбудителя белым мышам		
	Число блох	Доля блох с блоком преджелудка, %	Число мышей	Доля погибших животных, %	95% доверительный интервал границ вероятной гибели животных
<i>C. t. sungaris</i>	317	8.8 ± 1.59	30	6.7	1.2–19.4
<i>C. t. altaicus</i>	405	6.4 ± 1.22	17	5.9	0.3–25.2
Гибриды	449	16.0 ± 1.73	16	50.0	28.0–71.9

Достаточно большое количество исследованных имаго позволяет для статистической обработки материала использовать параметрический метод Стьюдента. Показано, что по частоте блокообразования родительские подвиды блох статистически значимо не различаются ($P > 0.05$). Вместе с тем у гибридных особей блоки преджелудка формируются значимо чаще, чем у *C. t. sungaris* ($P < 0.01$) и *C. t. altaicus* ($P < 0.001$).

Другим важным показателем эффективности трансмиссии возбудителя является непосредственно гибель подопытных животных, использованных для подкормок инфицированных эктопаразитов (табл. 3). Для сравнительного анализа этого альтернативно варьирующего показателя применен метод расчета границ 95% доверительного интервала вероятности гибели животных в повторных опытах на основе F-статистики. Этот способ расчета границ для биномиальных распределений является наиболее точным (Животовский, 1991).

Согласно полученным данным, эффективность заражения экспериментальных животных у родительских подвидов блох статистически значимо не различается (границы 95% доверительных интервалов перекрываются). Однако нижняя граница 95% доверительного интервала возможной частоты генерализации инфекционного процесса у зараженных гибридными блохами мышей выше верхней границы этого показателя в вариантах опыта с родительскими подвидами насекомых. Это является статистическим доказательством вывода о большей эффективности передачи гибридами возбудителя чумы.

Таким образом, установлено, что оба штамма чумного микроба (И-1996 и И-3266) способны приживаться и размножаться в гибридных особях, вызывая формирование блоков преджелудка и манифестную форму инфекционного процесса у подопытных животных. Наше первоначальное предположение о неспособности гибридных блох эффективно передавать возбудителя чумы не только не подтвердилось, но были получены прямо противоположенные результаты, указывающие на рост эффективности гибридов как переносчиков возбудителя этой особо опасной трансмиссивной инфекции.

Имаго, после проведения опытов по исследованию векторной активности насекомых, изучены по меристическим признакам с билатеральной изменчивостью. С каждой стороны тела проведен анализ числа щетинок на эпистерне и метэпимере. Изменчивость в проявлении билатеральных признаков позволяет характеризовать стабильность онтогенетического развития особей (Захаров, 1987; Новицкая, 2016). В качестве статистического показателя, характеризующего уровень стабильности онтогенеза блох, применена оценка дисперсии разности числа щетинок с двух сторон тела (σ_d^2). Исследована онтогенетическая стабильность у имаго, доживших до окончания опытов по их инфицированию возбудителем чумы, а также у особей с блоками преджелудка (табл. 4).

Таблица 4. Оценка уровня стабильности онтогенеза имаго гибридов и родительских особей *Citellophilus tesquorum*, в зависимости от результатов их заражения возбудителем чумы

Table 4. Estimation of the level of stability of ontogenesis in *Citellophilus tesquorum* imago hybrids and parental individuals, depending on the results of their infection with the causative agent of the plague

Вариант опыта	Число исследованных имаго		Дисперсия разности (σ_d^2) числа щетинок с двух сторон тела			
			эпистерн		метэпимер	
	без блока	с блоком	без блока	с блоком	без блока	с блоком
<i>C. t. sungaris</i>	137	17	0.471	0.485	0.890	1.279
<i>C. t. altaicus</i>	119	11	0.404	1.091**	0.915	1.018
Гибриды	163	54	0.491	0.832*	1.006	2.074**

Примечания. * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$ при сравнении блокированных и неблокированных имаго.

По суммарным для двух признаков данным уровень онтогенетического шума у гибридов значимо не отличается от этого показателя у родительских подвидов. При этом из восьми пар индивидуальных сравнений (у блокированных и неблокированных блох двух родительских подвидов по двум признакам) в семи случаях онтогенетические шумы сильнее выражены у гибридных имаго. Выявлено, что наиболее существенные различия в величине стабильности развития характерны для блокированных и неблокированных имаго вне зависимости от варианта опыта (Корзун, Никитин, 1997). Для блокированных особей во всех случаях характерно неустойчивое состояние онтогенетического развития, причем в трех парах сравнений из шести различия статистически значимы (табл. 4).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основными выводами по результатам проведенного исследования мы считаем следующие: 1) в местах соприкосновения ареалов *C. t. sungaris* и *C. t. altaicus* или в случае заноса имаго одного из подвидов на территорию обитания другого возникновение фертильных гибридов является потенциально вероятным событием; 2) по совокупности морфологических признаков, не имеющих таксономического значения, гибриды F1 занимают промежуточное положение между исходными подвидами; 3) гибриды двух подвидов *C. tesquorum* могут быть не только восприимчивыми к возбудителю чумы, но и обладают повышенной по сравнению с родительскими формами векторной эффективностью; 4) подтверждается таксономический статус *C. t. sungaris* и *C. t. altaicus* как двух подвидов; 5) для гибридов характерна несколько большая нестабильность онтогенеза, что особенно сильно проявляется (в т.ч. для родительских форм) у имаго со сформировавшимся после заражения *Y. pestis* блоком преджелудка.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю признательность за помощь в работе на отдельных этапах этого длительного исследования сотрудникам Иркутского научно-исследовательского противочумного института (Иркутск): В.М. Корзуну, Л.И. Козец, М.Б. Калинин и А.В. Хабарову. Особенно мы благодарны Л.К. Нечаевой, внесшей неоценимый вклад в организацию и проведение эксперимента.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Базанова Л.П., Никитин А.Я. 2018. Взаимоотношения представителей восьми родов отряда Siphonaptera и *Yersinia pestis* из Тувинского природного очага чумы. Эпидемиология и вакцинопрофилактика 17 (3): 32–37. [Bazanova L.P., Nikitin A.Ya. 2018. Relationship of the representatives of eight genera of Siphonaptera order and *Yersinia pestis* from Tuva natural plague focus. Epidemiology and Vaccinal Prevention 17 (3): 32–37. (In Russian)]. <https://doi.org/10.31631/2073-3046-2018-17-3-32-37>

- Балахонов С.В., Корзун В.М., Вержущий Д.Б., Чипанин Е.В., Михайлов Е.П., Денисов А.В., Глушков Э.А., Акимова И.С. 2014. Особенности эпизоотической активности горных природных очагов чумы Сибири в XXI веке. Здоровье населения и среда обитания 12 (261): 48–50. [Balakhonov S.V., Korpzun V.M., Verzhutsky D.B., Chipanin E.V., Mikhailov E.P., Denisov A.V., Glushkov E.A., Akimova I.S. 2014. Features of epizootic activity of mountain natural foci of plague in Siberia in the XXI century. Population Health and Habitat 12 (261): 48–50. (In Russian)].
- Бибикова В.А., Классовский Л.Н. 1974. Передача чумы блохами. М., Медицина, 188 с. [Bibikova V.A., Klassovsky L.N. 1974. Transmission of the plague by fleas. M., Medicine, 188 pp. (In Russian)].
- Бибикова В.А., Классовский Л.Н., Хрустцелевская Н.М. 1975. Влияние длительного контакта популяции блох с бактериями чумы на заражающую активность переносчика. Паразитология 9 (6): 515–517. [Bibikova V.A., Klassovsky L.N., Khrustselevskaya N.M. 1975. The effect of a long contact of the population of fleas with plague bacteria on the infection activity of vectors Parazitologiya 9 (6): 515–517. (In Russian)].
- Голубинский Е.П., Жовтый И.Ф., Лемешева Л.Б. 1987. О чуме в Сибири. Иркутск, Издательство Иркутского университета, 242 с. [Golubinsky E.P., Zhovty I.F., Lemesheva L.B. 1987. About the plague in Siberia. Irkutsk, Publishing house of Irkutsk State University, 242 pp. (In Russian)].
- Животовский Л.А. 1982. Показатель популяционной изменчивости по полиморфным признакам. Фенетика популяций. М., Наука, 38–44. [Zhivotovsky L.A. 1982. Indicator of population variability by polymorphic traits. Phenetics of populations. M., Nauka, 38–44. (In Russian)].
- Животовский Л.А. 1991. Популяционная биометрия. М., Наука, 271 с. [Zhivotovsky L.A. Population biometrics. M., Nauka, 271 pp. (In Russian)].
- Жовтый И.Ф., Нечаева Л.К. 1983. Методические рекомендации по лабораторному разведению и изучению блох. Иркутск, 27 с. [Zhovty I.F., Nechaeva L.K. 1983. Methodological recommendations for laboratory breeding and study of fleas. Irkutsk, 27 pp. (In Russian)].
- Захаров В.М. 1987. Асимметрия животных. М., Наука, 216 с. [Zakharov V.M. 1987. Asymmetry of animals. M., Nauka, 216 pp. (In Russian)].
- Ивантер Э.В., Коросов А.В. 2013. Элементарная биометрия. Петрозаводск, ПетрГУ, 110 с. [Ivanter E.V., Korosov A.V. 2013. Elementary biometrics. Petrozavodsk, PetrGU, 110 pp. (In Russian)].
- Июфф И.Г., Скалон О.И. 1954. Определитель блох Восточной Сибири, Дальнего Востока и прилежащих районов. М., Медгиз, 275 с. [Ioff I.G., Skalon O.I. 1954. The determinant of fleas of Eastern Siberia, the Far East and adjacent areas. M., Medgiz, 275 pp. (In Russian)].
- Корзун В.М., Никитин А.Я. 1997. Асимметрия щетинок у блох *Citellophilus tesquorum* как возможный маркер способности к блокообразованию. Медицинская паразитология и паразитарные болезни 1: 34–36. [Korpzun V.M., Nikitin A.Ya. 1997. Asymmetry of bristles in *Citellophilus tesquorum* fleas as a possible marker of the ability to block formation. Meditsinskaya parazitologiya i parasitarnye bolezni 1: 34–36. (In Russian)].
- Медведев С.Г., Котти Б.К., Вержущий Д.Б. 2019. Разнообразие блох (Siphonaptera) – переносчиков возбудителей чумы: паразит сусликов – блоха *Citellophilus tesquorum* (Wagner, 1898). Паразитология 53 (3): 179–197. [Medvedev S.G., Kotti B.K., Verzhutsky D.B. 2019. Diversity of fleas (Siphonaptera) – vectors of plague pathogens: parasite of ground squirrels – flea *Citellophilus tesquorum* (Wagner, 1898). Parazitologiya 53 (3): 179–197. (In Russian)]. <https://doi.org/10.1134/S0031184719030013>
- Никитин А.Я., Базанова Л.П., Нечаева Л.К., Корзун В.М., Хабаров А.В., Козец Л.И. 1995. Экспериментальное изучение способности гибридов от скрещивания блохи *Citellophilus tesquorum* двух подвидов передавать возбудителя чумы. Медицинская паразитология и паразитарные болезни 4: 14–17. [Nikitin A.Ya., Bazanova L.P., Nechaeva L.K., Korpzun V.M., Khabarov A.V., Kozets L.I. 1995. Experimental study of the ability of hybrids bred from two subspecies of the flea *Citellophilus tesquorum* to transmit plague bacillus. Meditsinskaya parazitologiya i parasitarnye bolezni 4: 14–17. (In Russian)].

- Новицкая А.Н. 2016. Фенотипическая изменчивость билатеральных счетных признаков в популяциях членистоногих. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 19 с. [Novitskaya A.N. 2016. Phenotypic variability of bilateral counting signs in arthropod populations. Abst. dis. ... cand. biol. sciences. Irkutsk, 19 pp. (In Russian)].
- Онищенко Г.Г., Кутырев В.В. 2004. Природные очаги чумы Кавказа, Прикаспия, Средней Азии и Сибири. М., Медицина, 192 с. [Onishchenko G.G., Kutyrev V.V. 2004. Natural plague foci of the Caucasus, the Caspian Sea, Central Asia and Siberia. M., Medicine, 192 pp. (In Russian)].
- Расницын С.П. 1998. Связь восприимчивости комаров к возбудителям малярии с таксономическим положением и географическим происхождением взаимодействующих организмов. Паразитология 32 (6): 495–500. [Rasnitsyn S.P. 1998. Relations of mosquito's susceptibility to malaria parasites with a taxonomic position and geographical origin of interacting organisms. Parazitologiya 32 (6): 495–500. (In Russian)].
- Семенов А.В., Алексеев А.Н., Дубинина Е.В., Кауфманн У., Иенсен П.М. 2001. Выявление генотипической неоднородности популяции *Ixodes persulcatus* Schulze (Acari: Ixodidae) северо-запада России и особенности распределения патогенов – возбудителей болезни Лайма и эрлихиозов в различных генотипах. Медицинская паразитология и паразитарные болезни 3: 11–15. [Semenov A.V., Alekseev A.N., Dubinina E.V., Kaufmann U., Iensen P.M. 2001. Identification of genotypic heterogeneity of the population of *Ixodes persulcatus* Schulze (Acari: Ixodidae) in the north-west of Russia and features of the distribution of pathogens – causative agents of Lyme disease and ehrlichiosis in various genotypes Meditsinskaya parazitologiya i parasitarnye bolezni 3: 11–15. (In Russian)].
- Цэрэнноров Д. 1999. Эпизоотологическое значение блох *Citellophilus tesquorum sungaris* (Jordan, 1929) и *Frontopsylla luculenta luculenta* (Jordan et Rothschild, 1923) в природных очагах чумы Монголии. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ставрополь, 18 с. [Tserennorov D. 1999. Epizootological significance of fleas *Citellophilus tesquorum sungaris* (Jordan, 1929) and *Frontopsylla luculenta luculenta* (Jordan et Rothschild, 1923) in natural foci of plague in Mongolia. Abst. dis. ... cand. biol. sciences. Stavropol, 18 pp. (In Russian)].
- Якунин Б.М., Куницкая Н.Т. 1992. Межвидовая гибридизация у блох рода *Nosopsyllus* (Siphonaptera: Ceratophyllidae) в эксперименте. Паразитология 26 (5): 418–423. [Yakunin B.M., Kunitskaya N.T. 1992. Interspecific hybridization in fleas of the genus *Nosopsyllus* (Siphonaptera: Ceratophyllidae) in an experiment. Parazitologiya 26 (5): 418–423. (In Russian)].
- Hinnebusch B.J., Erickson D. 2008. *Yersinia pestis* biofilm in the flea vector and its role in the transmission of plague. Current Topics in Microbiology and Immunology 322: 229–248. <https://doi.org/10.1007/978-3-540-75418-3-11>
- Kovalev S.Y., Mikhaylishcheva M.S., Mukhacheva T.A. 2015. Natural hybridization of the ticks *Ixodes persulcatus* and *Ixodes pavlovskyi* in their sympatric populations in Western Siberia. Infection, Genetics and Evolution 32: 388–395. <https://doi.org/10.1016/j.meegid.2015.04.003>
- Lewis R.E. 1990. The Ceratophyllidae: currently accepted valid taxa (Insecta: Siphonaptera). Koenigstein, Koeltzscientific scientific books, 267 pp.
- Nazni W.A., Hanlim L., Azahari A.H. 2009. Cross-mating between Malaysian strains of *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* in the laboratory. The Southeast Asian Journal of Tropical Medicine and Public Health 40 (1): 40–46.
- Rar V., Livanovaa N., Sabitovaa Y., Igolkina Y., Tkacheva S., Tikunova A., Babkina I., Golovljova I., Panov V., Tikunovaa N. 2019. *Ixodes persulcatus/pavlovskyi* natural hybrids in Siberia: Occurrence in sympatric areas and infection by a wide range of tick-transmitted agents. Ticks and Tick-borne Diseases 10 (6): 1–13. <https://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2019.05.020>

- Yanisley M.L., Yanet M.-P., Miriam A., Fuentes G.O. 2014. Cruzamiento interespecífico entre *Aedes aegypti* y *Aedes albopictus* en el laboratorio. *Revista Cubana de Medicina Tropical* 66 (1): 148–151.
- Ye R., Zhang Z.R., Zhang J., Yu X. 1997. Interspecific hybridization of fleas and systematic significance. *Neopsylla pleskei orientalis* × *Neopsylla teratura*. *Acta Parasitologica and Medical Entomology Sinica* 5 (1): 49–53.

PHENOTYPIC FEATURES OF EXPERIMENTALLY OBTAINED HYBRIDS
OF TWO SUBSPECIES OF *CITELLOPHILUS TESQUORUM*
(SIPHONAPTERA: CERATOPHYLLIDAE)

A. Ya. Nikitin, L. P. Bazanova

Keywords: flea subspecies, hybrids, signs of fitness, morphology, plague causative agent

SUMMARY

In the natural foci of the Siberian plague, the main vectors of the pathogen are two subspecies of *Citellophilus tesquorum* (Wagner, 1898): in Transbaikalia – *C. t. sungaris* Jordan, 1929; in Tuva – *C. t. altaicus* Ioff, 1936. The possibility of their reciprocal hybridization has been experimentally established. The time of F1 larvae appearance, the minimum period of metamorphosis and the number of ovarioles in female hybrids varied approximately within the same limits as in the parent subspecies. However, the number of offspring per adult female in F1 and F2 hybrids was ten times less than in the original forms. The study of the imago hybrids morphology based on traits that have no taxonomic significance showed that the level of their phenotypic similarity with each of the subspecies corresponded to the value of this indicator for individuals from natural populations and was significantly higher than the similarity of the two subspecies. An increase in body size was revealed in F1, which is leveled in F2. In experiments on infection of imago hybrids with the causative agent of plague, the formation of proventriculus “blocks” and the transfer of the microbe to laboratory animals were recorded, with higher efficiency than in the original forms.