

О ПОЛИМОРФИЗМЕ ВИДА  
*PLISTOPHORA SCHUBERGI* ZWÖLFER, 1927  
И ВОЗМОЖНОМ ПУТИ ВИДООБРАЗОВАНИЯ  
У МИКРОСПОРИДИЙ

И. В. Исси

Всесоюзный институт защиты растений, Ленинград

Микроспоридия *Plistophora schubergi* Zwölfer представлена несколькими подвидами. При полном морфологическом тождестве они характеризуются гостальной специфичностью, но заражают также златогузку *Euproctis chrysorrhoea* L., вероятно, исходного хозяина вида. Однократный пассаж через златогузку подвида *P. schubergi noctuidae*, свойственного совкам, не изменяет присущую ему специфичность. *P. schubergi schubergi* и *P. schubergi noctuidae* различаются также по температурным оптимумам. Это говорит о дивергенции биохимических и физиологических признаков подвидов. Дальнейшая дивергенция подвидов, обусловленная паразитированием их в разных насекомых, может привести к образованию новых видов.

Отряд *Microsporidia* состоит из внутриклеточных паразитических организмов, известных из животных разных систематических типов, — от простейших до млекопитающих включительно, но приуроченных главным образом к членистоногим. В цитоплазме клетки хозяина микроспоридии находятся в виде амeboидов, которые в начале жизненного цикла размножаются бесполом путем: простым делением или шизогонией с образованием многоядерных плазмодиев. Завершая бесполое размножение, образуются клетки с двумя тесно прилегающими друг к другу ядрами — диплокарионы.

Единственный половой процесс, известный у микроспоридий, — аутогамия. Таким образом, большинство микроспоридий — облигатно самооплодотворяющиеся организмы, приступающие к спорогонии после аутогамии и образующие в конце цикла споры. Для некоторых малоизученных видов половой процесс неизвестен совсем.

Вегетативные стадии жизненного цикла микроспоридий не могут быть использованы в систематике отряда из-за неустойчивости морфологических признаков. Поэтому система внутри отряда построена главным образом на морфологических отличиях спор с учетом для семейства *Nosematidae* особенностей спорогонии.

Несмотря на то что споры каждого вида микроспоридий обладают устойчивыми морфологическими признаками, систематики при определении видов встречаются с определенными трудностями. Развитие внутри клетки хозяина привело к образованию чрезвычайно специализированных и очень мелких форм паразитов, в большинстве не превышающих 6—8 мк. Преобладающее число видов имеет незначительные отличия в морфологии споры. В основном это относится к многочисленному семейству *Nosematidae*, роды которого отличаются один от другого по количеству образующихся вместе спор и где, таким образом, между видами большинства родов наблюдаются незначительные морфологические различия.

Мало данных собрано также и по внутривидовой изменчивости микроспоридий, обусловленной развитием особей одного вида в разных хозяевах,

биотопах, географических зонах. Все известные в настоящее время примеры настолько фрагментарны, что по ним трудно судить как о степени изменчивости видов, так и о структуре вида даже наиболее изученных видов микроспоридий. В значительной степени этому способствует отсутствие постоянных коллекций и связанная с этим невозможность полного сравнения материалов. В результате микроспоридии, найденные на новых хозяевах, чаще описываются как новые виды.

Именно потому, что пути видообразования внутри отряда и отдельных семейств микроспоридий не изучались, вопросы филогенетических взаимоотношений внутри отряда также оказались совсем не разработанными. В этом отношении особый интерес для нас представила микроспоридия *Plistophora schubergi* Zwölfer, 1927. Паразит был впервые описан для златогузки *Euproctis chrysorrhoea* L. и непарного шелкопряда *Lymantria dispar* L. Эта микроспоридия имеет короткоовальные или почковидные споры размером  $2.0-2.5 \times 1.2-1.5$  мк, развитие ее проходит в эпителии средней кишки личинок насекомых.

Через 30 лет появилось описание новых видов микроспоридий — *P. aporiae* (Veber, 1956), *P. pandemis* (Veber, 1957) и *P. hyphantriae* (Weiser, 1957), морфологически очень близких *P. schubergi*. Эти виды развиваются в эпителии средней кишки гусениц боярышниц — *Aporia crataegi* L., орешниковой кривоусой моли — *Pandemis corylana* Fabr. и американской белой бабочки — *Hyphantria cunea* Drury соответственно. По размерам спор эти виды, за исключением *P. pandemis*, не отличались от *P. schubergi*.

Характерной особенностью вновь описанных видов, установленной экспериментально, была способность паразитировать не только в указанных выше насекомых, но также и в златогузке. Таким образом, для всех этих видов златогузка является общим хозяином. Однако каждый из них обладает способностью развиваться на еще каких-то видах насекомых-хозяев, причем дополнительные хозяева у них не совпадают, что и побудило авторов считать данных микроспоридий самостоятельными, отличными от *P. schubergi* видами (*P. aporiae* и *P. pandemis* не заражали гусениц непарного шелкопряда, *P. hyphantriae* — гусениц китайского дубового шелкопряда — *Antheraea pernyi* Quer. и т. д.).

Дальнейшее более детальное изучение показало, что все эти виды морфологически совершенно тождественны *P. schubergi*. Сходство в морфологии дало основание Вайзеру свести все виды в один — *P. schubergi*, признав за описанными позже формами значение подвидов *P. schubergi aporiae*, *P. schubergi pandemis* и *P. schubergi hyphantriae* (Weiser, 1961). Таким образом, согласно Кодексу зоологической номенклатуры, описанный первым вид получает подвидовое название — *P. schubergi schubergi*.

В 1960 г. было опубликовано описание *Plistophora* sp. из кишечника гусениц совки *Aletia oxygala luteopallens* (Thomson a. Smirnoff, 1960). Впоследствии в 1966 г. Вайзер высказал предположение, что эта микроспоридия также может относиться к группе *P. schubergi*. Затем появилось описание *P. balbiani* из китайского дубового шелкопряда (Veber, 1963a). Основываясь на способности паразита развиваться в златогузке, на его морфологическом сходстве с другими подвидами *P. schubergi* и на локализации в теле хозяина (Veber, 1963b), мы предполагаем, что и эту микроспоридию можно рассматривать как один из подвидов *P. schubergi*.

В 1964 г. при изучении фауны микроспоридий из совок в Таджикистане была выделена *P. schubergi noctuidae* (Исси и Нилова, 1967). Микроспоридия, имевшая в естественных условиях широкий круг хозяев среди совок, в экспериментальных условиях легко заражала златогузку и не развивалась в непарном шелкопряде, характерном хозяине подвида *P. schubergi schubergi*.

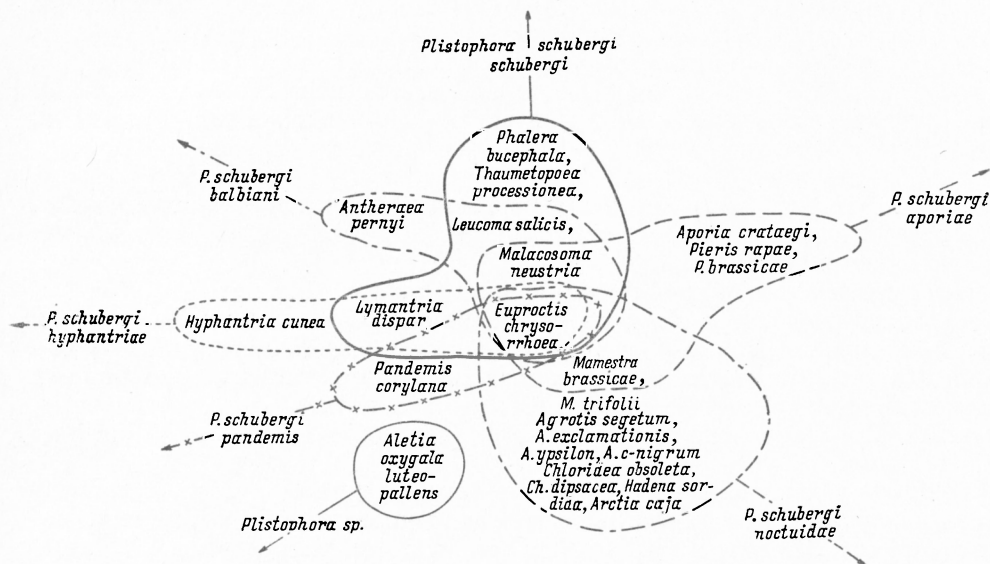
Таким образом, микроспоридия *P. schubergi* представляет совокупность морфологически одинаковых подвидов, каждый из которых развивается в определенном круге хозяев, включающем, во-первых, общую для всех златогузку, во-вторых, насекомых-хозяев, характерных только

для данного подвида. Некоторые подвиды имеют не одного, а двух-трех общих хозяев. Структура вида графически представлена на схеме.

Способность всех подвидов развиваться в златогузке говорит о том, что скорее всего именно это насекомое было исходным хозяином микроспоридии и что другие насекомые «осваивались» паразитом позднее.

Для проверки того, насколько стойкой является гостальная специфичность подвида *P. schubergi noctuidae* по отношению к хозяевам другого подвида, мы заразили гусениц непарного шелкопряда спорами этой микроспоридии, пассированными через гусениц златогузки. Однако даже после пассажа через исходного хозяина микроспоридия не развивалась в непарном шелкопряде, хотя развитие ее в гусеницах совки проходило нормально. По-видимому, различие в круге хозяев у разных подвидов носит постоянный характер. Оно связано с необходимостью для каждого подвида приспособиться к иным условиям существования при переходе в новых хозяев.

Внутривидовая структура микроспоридии *Plistophora schubergi* Zwölfer, 1927.



Прежде всего подвиды *P. schubergi*, развиваясь в кишечнике разных видов чешуекрылых, обрели различные биохимические требования, ограничивающие возможность их развития во всех хозяевах, свойственных виду. Способность подвида развиваться только в определенном круге хозяев, не включающем всех хозяев вида, можно рассматривать как адаптацию, закрепленную наследственно и не изменяющуюся после пассажа через исходного хозяина.

Кроме того, адаптация должна была идти и по линии приспособления к другим факторам, характерным для условий существования в новых хозяевах. Действительно, изученные нами более подробно подвиды *P. schubergi schubergi* и *P. schubergi noctuidae* различаются между собой по некоторым физиологическим свойствам. При исследовании температурных режимов микроспоридий было выявлено, что подвиды адаптированы к развитию в разных температурах: *P. schubergi noctuidae* лучше развивается при 17—23°, оптимальные температуры развития *P. schubergi schubergi* — 22—27°. Можно предположить, что не только на уровне видов, но и на уровне подвидов температурные оптимумы микроспоридий в результате естественного отбора приближаются к температурным оптимумам насекомых-хозяев (Исси и Червинская, 1969).

Основным критерием вида в протозоологии являются морфологические отличия. Для видов простейших, как и для многоклеточных, характерна

морфологическая, физиологическая и биохимическая изменчивость. Однако организация одноклеточных животных сильно ограничивает возможность морфологической изменчивости при наличии определенных качественных изменений, уже проявившихся в физиологических свойствах организма. Особенно это характеризует паразитические формы простейших, у которых развитие в разных основных хозяевах, разных переносчиках и т. д. вызывает образование сходных морфологически группировок, отличающихся в то же время адаптацией к разным хозяевам, различной патогенностью и т. д.

Такие формы рассматривались некоторыми авторами как самостоятельные виды. По отношению к ним Н. А. Холодковский применил название — биологические виды. Таких же взглядов придерживался Гоар, считавший, что «генетический механизм изменчивости, приводящий к экологической дивергенции, не отличается по существу от того, который вызывает морфологическое расхождение» (Гоар, 1956, стр. 1115). По мнению Дубинина (1954), биологические виды следует рассматривать как внутривидовую категорию. Наличие таких форм, таким образом, свидетельствует о полиморфизме вида и об активном процессе видообразования. Такой же точки зрения (но уже в отношении простейших) на взаимосвязь полиморфизма вида с видообразованием придерживается Ю. И. Полянский, который пишет, что одним из путей видообразования является постепенное накопление дивергирующих признаков внутри вида (морфологических, физиологических или биохимических) и дальнейшая дивергенция возникших различий (Полянский, 1957).

У *P. schubergi* мы наблюдаем дивергенцию в отношении биохимических и физиологических свойств составляющих ее группировок, что приводит к определенному полиморфизму вида при отсутствии четких морфологических различий между этими группировками. Источником изменчивости данного вида можно считать широкую экологическую адаптацию *P. schubergi*, создавшую предпосылки для освоения им новых хозяев — насекомых, обитающих в разных биотопах, имеющих разные кормовые режимы и температурные оптимумы. При этом возникают внутривидовые, генетически отличающиеся друг от друга группировки с дивергирующими свойствами.

Остается открытым вопрос, правомерно ли такие группировки называть подвидами, или же они являются внутривидовыми категориями другого порядка. Также не решен вопрос о равнозначности всех этих группировок.

Хотя эти таксоны уже сейчас по ряду свойств далеко отстоят друг от друга, отсутствие морфологических отличий и наличие общего хозяина (или хозяев) свидетельствуют об их большой генетической близости. Это заставляет нас считать, что в данном случае мы имеем дело с внутривидовыми группировками типа подвидов. Их можно было бы считать биологическими видами, если бы не способность их всех заражать золотушку, которая, таким образом, является единственным связующим звеном между ними.<sup>1</sup>

Дальнейшая дивергенция и полное обособление подвидов могут идти тремя путями (или сочетанием их): первый — возникновение стойких морфологических отличий на основе дальнейшего усиления уже существующей специализации; второй — потеря подвидами способности к заражению исходного хозяина; третий — вымирание исходного хозяина всех подвидов.

Естественно ожидать, что подвиды с измененными физиологическими свойствами могут иметь различную патогенность в отношении к своему исходному хозяину. Возможно, именно об этом говорят данные, полученные Лаппа (1969). Гематологический анализ двух зараженных микро-

<sup>1</sup> Вероятно, такие подвиды, как *P. schubergi hyphantriae* и *P. schubergi balbiani*, можно включить в основной подвид — *P. schubergi schubergi*, так как они описаны из насекомых-хозяев, лишь недавно завезенных в Европу и экологически близких золотушке.

споридиями популяций златогузки показал сильно различающуюся картину патогенеза, хотя паразит был один и тот же — *P. schubergi*.

Мы предполагаем, что при заражении златогузки разными подвидами *P. schubergi* неминуемо должны изменяться и взаимоотношения этого исходного хозяина с подвидами. Это проявится не только в особенностях патогенеза для каждого случая, но и по-разному скажется на численности хозяина. Таким образом, такой, казалось бы, чисто теоретический вопрос может иметь и большое практическое значение.

#### Л и т е р а т у р а

- Г о а р С. А. 1956. Внутривидовые экологические категории у патогенных простейших. Зоол. журн., 35 (8) : 1113—1117.
- Д у б и н и н В. Б. 1954. Понятие о виде у паразитических животных. Тр. проблемн. и темат. совещ. ЗИН АН СССР, 4 : 163—185.
- И с с и И. В. и Н и л о в а Г. Н. 1967. Микроспоридии, паразитирующие на озимой и хлопковой совках в условиях Таджикистана. Изв. отд. биол. наук АН ТаджССР, 1 (26) : 65—70.
- И с с и И. В. и Ч е р в и н с к а я В. П. 1969. О влиянии температурных условий на развитие микроспоридий *Nosema mesnili* Paillot и *Plistophora schubergi* Zw. Зоол. журн., 48 (8) : 1140—1146.
- Л а н п а Н. В. 1969. Методика раннего выявления микроспориidioзов насекомых и прогноза эпизоотий. Усп. протозоол. Изд. «Наука», 3 : 1—251.
- П о л я н с к и й Ю. И. 1957. О внутривидовой дифференциации и структуре вида у простейших. Вестн. ЛГУ, 21, сер. биол., (4) : 45—64.
- Т h o m s o n Н. М. а. S m i r n o f f W. 1960. A note on an unidentified microsporidian associated with *Aletia oxygala luteopallens* (Sm.) (Lepidoptera, Noctuidae). Can. J. Zool., 38 (2) : 438—439.
- V e b e r J. 1956. *Plistophora aporiae* n. sp. parasit bĕláška ovocného (*Aporia crataegi* L.). CS. parasitologie, 3 : 181—186.
- V e b e r J. 1957. *Plistophora pandemis* n. sp. mikrosporidie z larev olalečô *Pandemis corylana* Fbr. Vĕstnik ČS. Zoolog. Spol., 21 (2) : 189—194.
- V e b e r J. 1963a. Contribution to the knowledge of diseases of the Chinese oak silkworm (*Antheraea pernyi* Quer.). Progress in Protozoology, Prague : 504.
- V e b e r J. 1963b. The pathogenity for a certain sphere of hosts as a species feature of Microsporidia. Progress in Protozoology, Prague : 505.
- W e i s e r J. 1957. Mikrosporidiemi působena onemocněmi bekyně velkohlavé a zlatoritné. Vestn. ČS. Zoolog. Spol., 21 (4) : 65—82.
- W e i s e r J. 1961. Die Mikrosporidien als Parasiten der Insekten. Monogr. zur angew. Entomologie, 1—149.
- W e i s e r J. 1966. Nemoci Hmyzu, Academia, Praha : 1—534.
- Z w ö l f e r W. 1927. Die Pebrine des Schwammspinners (*Porthetria dispar* L.) und Goldafters (*Nigmia phaeorrhoea* Don.) eine neue wirtschaftlich bedeutungsvolle Infektionskrankheit. Zeitschr. angew. Entomologie, 12 : 498—500.

#### ON POLYMORPHISM OF THE SPECIES PLISTOPHORA SCHUBERGI ZWÖLFER, 1927 AND POSSIBLE WAYS OF SPECIATION IN THE ORDER OF MICROSPORIDIA

I. V. Issi

#### S U M M A R Y

The microsporidia *Plistophora schubergi* is represented by several subspecies. Despite their complete morphological identity they are characterized by host specificity but infect the brown-tail moth *Euproctis chrysorrhoea* L., a probable initial host of the species. A single passage of the subspecies *P. schubergi noctuidae*, normally peculiar to owlet moths, through *Euproctis chrysorrhoea* does not change its specificity. *P. schubergi schubergi* and *P. schubergi noctuidae* differ also in their temperature optima. This suggests a divergence of biochemical and physiological characters of the subspecies. Further divergence of the subspecies resulting from their parasitism in different insects can cause a new speciation.