УДК 576.895.2 : 616.9

**ТЕОРИЯ СВЯЗИ ТИПОВ ПИТАНИЯ
И ПИЩЕВАРЕНИЯ КРОВСОСУЩИХ ЧЛЕНИСТОНОГИХ
С ИХ СПОСОБНОСТЬЮ БЫТЬ СПЕЦИФИЧЕСКИМИ ПЕРЕНОСЧИКАМИ
ВОЗБУДИТЕЛЕЙ ТРАНСМИССИВНЫХ ИНФЕКЦИЙ**

А. Н. Алексеев

Сделана попытка обосновать связи между способностью кровососущих членистоногих быть специфическими переносчиками возбудителей различных групп и такими свойствами пищеварительной системы кровососов, как характер усвоения пищи на личиночной и имагинальной фазах, состав пищи личинки и имаго, строение кишечного эпителия взрослых членистоногих и скорость переваривания крови.

Поставленный 36 лет тому назад Павловским (1947) вопрос о причинах, запрещающих передачу любых возбудителей трансмиссивных инфекций любыми кровососущими членистоногими, до сих пор не поддавался разрешению. Анализ предполагаемой древности связей различных таксономических групп переносчиков и возбудителей, проведенный Беклемишевым (1948), не дал ответа на вопрос о причинах морфологического или физиологического порядка, которые делали в одних случаях возможным, в других — невозможным передачу возбудителя, причем передачу специфическую.

Под последней мы подразумеваем такой перенос, при котором соблюдаются, как минимум, три условия: размножение (или доразвитие) возбудителя в переносчике, прохождение им (или его микропопуляцией) особой фазы жизненного цикла в организме переносчика и использование специального, высокоэффективного и надежного механизма перехода обратно в позвоночного хозяина.

Более подробно вопросы специфичности отношений возбудителей и их переносчиков, включающие отношения не только пар видов, но и высококоадаптированных рас внутри видов возбудителей и видов переносчиков, рассмотрены нами отдельно (Алексеев, 1984а); в настоящей статье упоминаются и используются лишь наиболее существенные критерии специфичности.

Анализ и сопоставление особенностей получения пищи кровососущими членистоногими на всех активных фазах развития и особенностей их пищеварения позволило нам сформулировать ряд запретов на специфическую передачу различных возбудителей, поступающих в организм членистоногого с пищей — кровью (или тканевой жидкостью).

Первый опыт такого сопоставления с меньшим числом групп кровососущих членистоногих и несколько иным набором учитываемых особенностей развития, типов питания и пищеварения был сделан нами ранее (Алексеев, 1984б), но не позволил четко сформулировать запреты, поскольку, как нам кажется, не все существенные параметры были учтены.

Нет абсолютной гарантии и в том, что все они учтены и в анализируемой схеме, но можно выразить уверенность, что в основе своей они подтвердятся. Настоящая схема не дает возможности ответить на вопросы о межвидовых различиях в восприимчивости переносчиков к возбудителям, к которым чувствительна вся их группа, но можно выразить уверенность, что аналогичный подход, только на следующем, биохимическом, молекулярном уровне сможет дать ответ и на эти вопросы (см. таблицу).

Схема связи типов питания и пищеварения кровососущих членисто-
транемиссив

Наиболее общие признаки типа пищеварения			Переносчик	Частные признаки питания и пищеваре				
гликокаликс одинарный (I) или двойной (II)	перитрофи- ческая мембрана у			личинки		имаго		
	ли- чинки	имаго		характер пита- ния	контакт с «вуль- гарной микро- флорой» при питании	кровью (К), кровью и саха- рами (КС) или гемолимфой на- секомых (ГЕМ)	наличие бакте- риоллов (миче- тома) в кишеч- нике	
I	Есть	Есть	Кровососу- щие мухи	Glossinidae	Аденотрофное	Нет	К	Есть
				Muscidae	Детритофагия	Есть	КС	Нет
			Слепни Tabanidae	Тот же Хищничество				
			Комары Culicidae	Тот же Фильтрация				
			Мокрецы Ceratopogonidae	Детритофагия				
			Мошки Simuliidae	Фильтрация				
	Москиты Phlebotominae	Детритофагия						
	Нет	Нет	Нет	Блохи Siphonaptera	Тот же Гематофагия		К	
				Вши Anoplura	Кровь		К	Есть
				Клещи	Ixodidae	Тот же	Нет	К
Argasidae					»			
Gamasoidea	»							
Trombiculidae	Тканевая жид- кость, эксудат		ГЕМ					
II	Нет	Нет	Клопы	Triatomidae	Кровь	Нет	К	Нет
				Cimicidae	Тот же			

Примечание. Наличие передачи: + — есть; ⊕ — есть, человеку; +Э — есть, доказана в экспери-
вие передачи: — нет, запрещена; —Г — передачи нет, попадание возбудителя (бактерий) сопровождается

В приводимой схеме запрет переноса подтверждается знаком минус. Отсутствие запрета обозначено знаком плюс, если передача данного возбудителя известна, или — знаком минус, но со знаком вопроса, если теория не запрещает данный вид переноса, хотя он еще не обнаружен. Остальные обозначения даны на схеме.

Как видно из схемы, одним из важнейших морфологических факторов, делящим всех кровососущих членистоногих на две большие группы по признаку специфического переноса, является наличие одинарного или двойного слоя гликокаликса¹ на микроворсинках средней кишки, где по всеобщему признанию только и может происходить проникновение возбудителей в полость тела членистоногого или в эпителии которого (или вблизи него) и происходит их размножение.

¹ Данные о двойном гликокаликсе микроворсинок средней кишки клопов использованы в соответствии с работой С. Ю. Чайки (1979).

ногих с их способностью к специфической передаче возбудителей
ных инфекций

ния у		Наличие или отсутствие доказанной специфической передачи возбудителей							
имаго		риккетский	бактерий	спирохет	пироплазм	споровиков	жгутиконосцев	филярий	вирусов
скорость переваривания крови при благоприятной температуре									
Часы			—Г			—	⊕	—	—
			—			—?	+	+	—
Сутки		—	—	—	—	—?	+	⊕	—?
			—			⊕	⊕	⊕	
			—			+	⊕	⊕	
			—			+	⊕	⊕	
			—			+	⊕	—?	
			—			+	⊕	⊕	
Часы		⊕	⊕	⊕	⊕	—	+	+	+
			—Г				—?	—	—
Недели, ме- сяцы		⊕	⊕	⊕	⊕	—	+	+	⊕
			+				⊕	+	+
Сутки		⊕	⊕	?	—?	—	—?	+	⊕
			—?				—	—	—?
Сутки		—	—	—	—?	—	⊕	—?	—?
		—	—	—	—?		⊕	—?	+

менте; —? — не доказана, но не запрещена; ? — предполагается (?), по: В. Н. Беклемишев (1948). Отсутствие хозяина.

Для членистоногих-кровососов 1-й группы, имеющих одинарный слой гликокаликса эпителия средней кишки, можно сформулировать на основании сопоставления остальных общих и частных признаков питания и пищеварения следующие запреты на специфический перенос возбудителей.

1. Отсутствие питания кровью (или другими компонентами жидких тканей позвоночного хозяина) на первой активной фазе развития членистономого (личинка, протонимфа) запрещает развитие риккетсий в тканях членистономого и их специфическую передачу. Внешний легко обнаружимый маркер запрета — наличие перитрофической мембраны на фазе имаго.

2. Наличие в диете личинок «вульгарной микрофлоры» без одновременного присутствия крови (или других компонентов тканей позвоночного), а также наличие симбионтов-мутуалистов бактериоидов в кишечнике имаго запрещает развитие и (или) передачу бактерий. Внешним (биохимическим) маркером может, видимо, служить наличие и интенсивность действия различных бактерицидных факторов в кишечнике и тканях членистоногих, личинки которых являются

детритофагами или фильтраторами. Наиболее яркий пример — бактерицидность содержимого кишечника куколки «грязноводных» *Culex pipiens* (Violle et Sautet, 1937, 1938). Напротив, незащищенные такими факторами облигатные гематофаги вши и адентрофные личинки глоссинид не только не обеспечивают перенос бактерий взрослыми насекомыми, но и не защищают имаго от гибели под влиянием попадания «вульгарной» микрофлоры (Г — на схеме).

3. Отсутствие исключительно кровяного питания на всех активных фазах метаморфоза запрещает развитие и передачу спирохет. Внешний маркер — присутствие перитрофической мембраны, хотя бы на одной из фаз развития.

4. Обязательность трансфазового перехода пироплазм при обязательном кровяном питании нимф и имаго ограничивает круг их хозяев клещами. Но не исключает полностью вшей в качестве хозяев пироплазм, хотя у *Anoplura* до сих пор неизвестна передача каких бы то ни было возбудителей со слюной. Этот разрешающий фактор, видимо, может быть распространен и на клопов, обладающих двойным гликокаликсом.

5. Отсутствие питания «вульгарной микрофлорой» на фазе личинки и двойственного питания (кровью и сахаром) на фазе имаго и, следовательно, отсутствие запрета на развитие бактерий запрещает развитие споровиков. Внешний маркер — отсутствие перитрофической мембраны на фазе имаго.

6. Крайне высокая активность пептидаз кишечника запрещает (глоссины, вши) или, во всяком случае, сильно затрудняет (мошки, слепни) восприятие и передачу вирусов. Внешний маркер (обозначенный на схеме) — скорость переваривания порции крови. Возможный биохимический маркер — тест на скорость переваривания белков (альбумина, казеина) и характеристика ферментов средней кишки имаго (Gooding, 1975; Чайка, 1982).

Факторов, ограничивающих передачу филярий, кроме, возможно, последнего — активности пептидаз, — и отсутствия кровососания на фазе имаго (тромбикулиды) выявить не удается.

Для насекомых с двойным гликокаликсом известен пока только один пример специфического переноса *Trypanosoma rangeli* (со слюной) и размножения с высокоэффективным выбросом с фекалиями во время питания *Trypanosoma cruzi*. Видимо, только трипанозомы, в том числе и *T. cruzi* (в полости тела *Dipetalogaster maximus*), и некоторые вирусы (Форт-Морган в *Cimicidae* — Rush и др., 1980) могут преодолевать защитный барьер кишечника клопов, в полости которого, как известно, могут легко размножаться едва ли не любые микроорганизмы, специфической передачи у которых, кроме трипанозом, не установлено, что также считается общепризнанным.

Факторы запрета, которыми оперирует теория, видимо, не исчерпывающе полны, возможна и нужна их детализация на биохимическом уровне, к которому они подводят.

Однако для направленной оценки и поиска специфических переносчиков среди малоизученных групп кровососов теория, как мы надеемся, окажется полезна.

Нам представляется весьма перспективным поиск и использование системы запретов для анализа наличия и предсказания возможности переноса возбудителей внутри менее крупных, нежели отряды и семейства, групп кровососущих членистоногих: на уровне подсемейств, родов и, может быть, в дальнейшем видов.

Л и т е р а т у р а

- А л е к с е е в А. Н. О специфичности членистоногих в качестве переносчиков трансмиссивных болезней и характере симбиотических отношений между ними и возбудителями. — В кн.: Паразитол. сб. Т. 32. Л., 1984а, с. 43—60.
- А л е к с е е в А. Н. Об особенностях развития и питания кровососущих членистоногих, обеспечивающих их становление специфическими переносчиками возбудителей болезней. — Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 1984б, т. 53, № 2, с. 34—39.
- Б е к л е м и ш е в В. Н. О взаимоотношениях между систематическим положением возбудителей и переносчиков трансмиссивных болезней наземных позвоночных и человека. — Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 1948, т. 17, вып. 5, с. 385—400.
- П а в л о в с к и й Е. Н. Микроорганизм, переносчик и внешняя среда в их соотношениях. — Зоол. журн., 1947, т. 26, № 4, с. 297—312.
- Ч а й к а С. Ю. Особенности ультраструктурной организации средней кишки клопов (Hemiptera). — Вест. Моск. ун-та. Сер. биол., 1979, № 3, с. 54—61.

- Ч а й к а С. Ю. К сравнительной характеристике пищеварительных ферментов кровососущих насекомых. I. Протеазы и α -амилазы. — Энтотол. обозр., 1982, т. 61, № 4, с. 746—754.
- G o o d i n g R. H. Digestive enzymes and their control in Haematophagous Arthropods. — Acta trop. (Basel), 1975, vol. 32, N 2, p. 96—111.
- R u s h W. A., F r a n c y D. B., S m i t h G. C., C r o p p C. B. Transmission of an arbovirus by a member of the family Cimicidae. — Ann. Entomol. Soc. Amer., 1980, vol. 73, N 3, p. 315—318.
- V i o l l e H., S a u t e t J. Contribution a l'étude du colibacille chez le Culex pipiens, race autogène des fosses septiques. — C. r. Soc. Biol. Paris, 1937, vol. 76, N 26, p. 368—370.
- V i o l l e H., S a u t e t J. Étude du pouvoir bactéricide du Culex pipiens, race autogène, vis-a-vis du colibacille. — C. r. Soc. Biol. Paris, 1938, vol. 127, N 1, p. 80—82.

ИМПитМ имени Е. И. Марциновского
Министерства здравоохранения СССР,
Москва

Поступило 3 IV 1984

THE THEORY OF CONNECTIONS OF FEEDING TYPES
AND DIGESTION OF BLOOD-SUCKING ARTHROPODS
WITH THEIR ABILITY TO BE SPECIFIC VECTORS
OF TRANSMISSIVE DISEASES AGENTS

A. N. Alekseev

S U M M A R Y

An attempt has been made to relate the ability of bloodsucking arthropods to be specific vectors of different groups of agents to such properties of digestive system of blood-suckers as the type of food consumption on larval and imaginal phases, composition of food consumed by larva and imago, structure of intestinal epithelium in adult arthropods and speed of blood digestion process.