

УДК 576.895.771

СВЯЗЬ ВОСПРИИМЧИВОСТИ КОМАРОВ К ВОЗБУДИТЕЛЯМ МАЛЯРИИ С ТАКСОНОМИЧЕСКИМ ПОЛОЖЕНИЕМ И ГЕОГРАФИЧЕСКИМ ПРОИСХОЖДЕНИЕМ ВЗАИМОДЕЙСТВУЮЩИХ ОРГАНИЗМОВ

© С. П. Расницын

В статье приведен обзор данных литературы и экспериментальных исследований автора о связи восприимчивости с таксономическим положением и географическим происхождением взаимодействующих организмов на примере комаров и плазмодиев малярии.

Современные теории связи между таксономическим положением возбудителей и переносчиков болезней человека (Беклемишев, 1955; Балашов, 1984; Алексеев, 1985) позволяют предвидеть возникновение эффективных ксенопар не точнее, чем на уровне семейства. Но практика имеет дело с видами и популяциями, а на этом уровне вопрос остается открытым. Попытки ответить на него путем учета случаев переноса не дают полноценного ответа, так как отсутствие регистрации не гарантирует отсутствия восприимчивости. Еще менее известна связь восприимчивости с географическим происхождением взаимодействующих организмов.

ВИДОВЫЕ РАЗЛИЧИЯ ВОСПРИИМЧИВОСТИ

Считалось, что различиям восприимчивости разных видов комаров к одним и тем же видам и штаммам плазмодиев не следует придавать большого значения (Беклемишев, 1941). На этом мнении основано опасение распространения малярии в случае ее завоза на освобожденные территории (Орлов, 1987; Духанина, Баранова, 1989, и др.). В то же время полевые данные («анофелизм без малярии») и результаты экспериментов давно уже наводили на мысль о разной векторной способности разных видов комаров (Симанин, 1930; Coathney, 1971, и др.). Исследования последних лет, выполненные на большом числе видов комаров и плазмодиев, показали, что разница в восприимчивости имеется всегда (Dashkova, Rasnitsyn, 1982). Но она необязательно носит качественный характер (когда один вид заражается, а другой — нет), но может быть количественной (когда переносчики отличаются по обилию или выживаемости в них возбудителей). Самое неожиданное — отсутствие корреляции: увеличение количества плазмодиев в представителях одного вида комаров не всегда сопровождается увеличением их количества в представителях другого вида, накормленных одновременно на тех же животных (Расницын и др., 1990, 1991).

Восприимчивость комаров к плазмодиям не имеет четкой связи с их таксономическим положением. Наиболее ярко это показано на примере *Plasmodium gallinaceum*. К этому плазмодию восприимчивы многие виды комаров разных родов (Демина и др., 1951; Garnham, 1966; Расницын и др., 1990, 1991). В то же время восприимчивость близких видов одного рода может резко отличаться. Так, например, в паре видов-сиблингов *Anopheles sacharovi* и *An. atroparvus* первый восприимчив, а второй — нет (по крайней мере испытанные представители этих видов). Но самым четким доказательством отсутствия данной связи является наличие восприимчивых и

рефрактерных популяций внутри одного вида комаров (Каау е. а., 1982; Vernick е. а., 1995, и др.).

Единственная «закономерность» состоит в том, что плазмодиев, паразитирующих в человеке, переносят комары рода *Anopheles* (но не любые виды этого рода и не любые виды плазмодиев). Но в этом случае таксономически связаны комары и человек, а не комары и плазмодии: группа «плазмодии человека» таксономически сборная: *P. falciparum* ближе к возбудителям малярии птиц, чем к *P. vivax* (Brooks, McLennan, 1992).

СВЯЗЬ ВОСПРИИМЧИВОСТИ С ГЕОГРАФИЧЕСКИМ ПРОИСХОЖДЕНИЕМ ВЗАИМОДЕЙСТВУЮЩИХ ОРГАНИЗМОВ

Исследования, проведенные в России (Dashkova, Rasnitsyn, 1982), показали, что *P. vivax* в той или иной степени преадаптирован к аллопатричным популяциям комаров — все испытанные экзотические штаммы плазмодиев заражали предложенных им комаров (табл. 1). *P. falciparum* заражает представителей аллопатричных популяций комаров (которые были эффективными переносчиками местных штаммов этого плазмодия) редко (табл. 2): из 36 испытанных сочетаний только в 4 были обнаружены зараженные особи (и все эти случаи связаны с азербайджанскими *An. sacharovi* и *An. subalpinus*). Полностью отрицательный результат был получен в опытах по заражению *An. atroparvus* фауны России *P. ovale* из Гвинеи, Мали, Мозамбика, Танзании и Центральной Африканской Республики и *P. malariae* из Гвинеи. Конечно, отсутствие положительного результата в конкретных опытах не гарантирует полного отсутствия восприимчивости, но, несомненно, свидетельствует о ее низком уровне.

Таким образом, имеющиеся данные говорят о влиянии географического фактора. Особенно велика его роль для *P. falciparum*, *P. ovale* и *P. malariae*. Завоз этих возбудителей из отдаленных регионов мало опасен. Иное дело *P. vivax* — вероятность «приживления» этого плазмодия на новом месте гораздо выше.

Разница адаптированности разных штаммов *P. falciparum* к одним и тем же популяциям комаров (наряду с их различием в чувствительности к лекарственным средствам) — свидетельство неоднородности. Не исключено, что под этим названием скрывается несколько видов. Изучение восприимчивости может послужить средством их диагностики.

Таблица 1

Заражение комаров из России и сопредельных стран
экзотическими штаммами *Plasmodium vivax*

Table 1. Infection of mosquitos from Russia and neighbouring
countries with exotic strains of *Plasmodium vivax*

Источник штамма плазмодия	Вид комаров		
	<i>An. sacharovi</i>	<i>An. atroparvus</i>	<i>An. messeae</i>
Бразилия	—	+	+
Индия	—	—	+
Йемен	—	—	+
Лаос	+	+	+
Нигерия	—	—	+
Пакистан	—	—	+

Примечание. Здесь и в табл. 2: по материалам статьи Дашковой и Расницына (Dashkova, Rasnitsyn, 1982), + — среди комаров, накормленных кровью больных, обнаружены зараженные особи; — — данных нет.

Таблица 2

Заражение комаров из России и сопредельных стран
экзотическими штаммами *Plasmodium falciparum*Table 2. Infection of mosquitos from Russia and neighbouring countries
with exotic of *Plasmodium falciparum*

Источник штамма плазмодия	Вид комаров			
	<i>An. sacharovi</i>	<i>An. atroparvus</i>	<i>An. messeae</i>	<i>An. subalpinus</i>
Берег Слоновой Кости	—	0	—	—
Верхняя Вольта	0	0	0	—
Гана	0	0	0	—
Гвинея	0	0	0	—
Гвинея-Бисау	+	0	0	—
Заир	0	—	—	—
Замбия	—	0	—	—
Индия	0	0	0	—
Йемен	—	—	—	—
Конго	0	0	0	—
Лаос	—	—	—	—
Либерия	+	—	—	—
Мали	0	0	0	—
Нигерия	—	—	—	—
Пакистан	0	0	0	—
Сомали	—	0	—	—
Того	—	0	—	—
Центральная Африкан- ская Республика	+	0	0	+
Экваториальная Гвинея	—	0	0	—

Примечание. 0 — среди комаров, накормленных кровью больных, зараженные особи не обнаружены.

АДАПТАЦИЯ ВОЗБУДИТЕЛЯ К ПЕРЕНОСЧИКУ

Поскольку аллопатричные штаммы плазмодиев связаны, как правило, с разными видами комаров и всегда с разными их популяциями, весьма вероятно, что отбор направлен на специализацию к соответствующей популяции переносчиков. Провести полевую проверку этого предположения можно лишь в случае одновременно и массовой местной заболеваемости, и массового завоза малярии (чего нет и не предвидится). Поэтому исследование выполнено на модели, в которой оценивалась адаптированность возбудителя к переносчику в зависимости от того, на ком из них его пассировали.

На первом этапе опыта был взят цыпленок, зараженный *P. gallinaceum* от *Ae. aegypti*. На этом цыпленке накормили 2 группы комаров: *Ae. aegypti* и *An. sacharovi*. На втором этапе каждая группа комаров была накормлена на здоровых цыплятах. Тем самым получены 2 группы цыплят: одни — зараженные от *Ae. aegypti*, другие — от *An. sacharovi*. На третьем этапе на одном цыпленке из каждой группы были накормлены комары этих же видов. Таким образом, образовались 4 группы комаров: 1) *Ae. aegypti*, зараженные на цыплятах, донором возбудителя которых был этот же вид; 2) *Ae. aegypti*, зараженные на цыплятах, донором возбудителя которых был *An. sacharovi*; 3) *An. sacharovi*, зараженные на цыплятах, донором возбудителя которых был *Ae. aegypti*; 4) *An. sacharovi*, зараженные на цыплятах, донором возбудителя которых был этот же вид. Эти группы комаров были исследованы на зараженность.

Таблица 3

Влияние пути передачи на заражение комаров *Plasmodium gallinaceum*Table 3. Influence of transmission way on infection of mosquitos with *Plasmodium gallinaceum*

Показатель	Пути передачи возбудителя			
	A—A	S—A	S—S	A—S
Число особей, исследованных на ооцисты	31	30	37	37
Ооцистный индекс (%)	61	40	62	40
Доверительный интервал ооцистного индекса (%)	44÷76	25÷58	46÷76	33÷64
Обилие ооцист	19	10	136	83
Число особей, исследованных на спорозоиты	30	37	20	24
Спорозоитный индекс (%)	60	32	55	33
Доверительный интервал спорозоитного индекса (%)	42÷75	20÷48	34÷74	18÷53
Ооцистно-спорозоитный индекс (%)	98	81	88	33

Примечание. Обозначения путей передачи возбудителя: A—A — от *Ae. aegypti* к *Ae. aegypti*; S—A — от *An. sacharovi* к *Ae. aegypti*; S—S — от *An. sacharovi* к *An. sacharovi*; A—S — от *Ae. aegypti* к *An. sacharovi*.

В зависимости от того, через какой вид комаров плазмодии попали в хозяина, заражение ими переносчиков было разным: при пассаже через тот же вид — выше, через чужой — ниже (табл. 3). Эти различия невелики (не более чем в 2 раза), но они образовались всего лишь за одно половое поколение плазмодиев. Есть все основания ожидать, что за тысячи поколений, в течение которых бывают разобщены популяции возбудителя, отбор среди них на адаптацию к определенному переносчику может зайти весьма далеко. В этом одна из причин того, что завоз возбудителя в большинстве случаев не приводит к местной передаче. И все же завозом нельзя пренебрегать, как показал опыт: плазмодии способны быстро адаптироваться, и, если им удастся «прокрутить» даже небольшое число циклов передачи, они смогут «освоить» и чуждого переносчика.

ВОСПРИИМЧИВОСТЬ БЕЗ КОЭВОЛЮЦИИ

Причина жесткой связи возбудителей и переносчиков видится в том, что она возникает в процессе длительной коэволюции взаимодействующих организмов (Беклемишев, 1955; Klassen, 1992, и др.). Данные о заражении одним видом плазмодиев разных видов комаров не опровергают этого представления, так как не исключена возможность связи возбудителя одновременно с несколькими видами переносчиков. В настоящее время накопились, однако, сведения о способности возбудителей малярии использовать такие виды комаров, с которыми они не могли встречаться ни по экологическим, ни по географическим причинам. Примером тому служит перенос (в эксперименте) *P. gallinaceum* комарами *Ae. vexans* и *Ae. caspius* (Демина и др., 1951), *An. freeborni* и *An. quadrimaculatus* (Eyles, 1952), а также *An. sacharovi* и *An. pulcherrimus* (Расницын и др., 1991).

Такие факты доказывают возможность образования ксенопар без длительной коэволюции. Заражение комаров произошло при первом же контакте с плазмодиями. В комарах происходит развитие, размножение и половой процесс споровиков. Они проходят сквозь стенку кишки насекомого, живут в полости его тела, переходят в экскреторные железы, питаются за счет его веществ. А раз образование новой ксенопары возможно в случае таких тонких взаимоотношений, значит, в других (более простых случаях) это явление тем более вероятно.

Как справедливо указывали Е. Н. Павловский (1940), А. Н. Алексеев, З. Н. Кондрашова (1985) и многие другие, организм переносчика является средой обитания возбудителей (как и организм позвоночного хозяина). А для освоения среды живым организмам вовсе не требуется, чтобы она эволюционировала. Понимание этой возможности лежит в основе учения о природной очаговости инфекционных и паразитарных болезней (Павловский, 1939). Аналогично тому, как микроорганизмы поселяются в млекопитающих (в частности, в человеке), с которыми они прежде не имели контакта, они могут освоить и нового членистоногого. Да и вообще сам факт наличия трансмиссивных болезней, наличия вирусов, бактерий, простейших, способных жить как в позвоночных, так и в членистоногих, говорит сам за себя: о том, что эти среды принципиально различны только с нашей точки зрения; и уж если они сумели приспособиться и к той, и к другой, то на приспособление к новым (для них) видам членистоногих абсолютных запретов и вовсе нет; дело лишь за наличием контакта и временем. А это говорит о реальной угрозе появления новых переносчиков и новых возбудителей.

ВЫВОДЫ

1. Во всех случаях обнаружены различия между восприимчивостью разных видов комаров к одним и тем же штаммам плазмодиев малярии. Не найдено ни одной пары видов, восприимчивость которых можно было бы считать идентичной.
2. Внутри сем. Culicidae нет корреляции между таксономической близостью видов и их восприимчивостью к плазмодиям малярии.
3. Географическая изоляция плазмодиев малярии от переносчиков не гарантирует отсутствия их взаимной адаптации, но, как правило, восприимчивость комаров к аллопатричным плазмодиям понижена.
4. Пассирование плазмодиев через определенного переносчика повышает их способность заселять именно его.
5. Возникновение эффективных ксенопар возможно без длительной коэволюции взаимодействующих организмов.
6. *P. falciparum* неоднороден. Не исключено, что под этим названием скрывается несколько видов. Изучение восприимчивости может послужить средством их диагностики.

Список литературы

- Алексеев А. Н. Теория связи типов питания и пищеварения кровососущих членистоногих с их способностью быть специфическими переносчиками возбудителей трансмиссивных инфекций // Паразитология. 1985. Т. 19, вып. 1. С. 3—7.
- Алексеев А. Н., Кондрашова З. Н. Организм членистоногих как среда обитания возбудителей. Свердловск: УНЦ АН СССР. 1985. 181 с.
- Балашов Ю. С. Роль морфофизиологических особенностей кровососущих членистоногих в передаче возбудителей инфекций // Паразитол. сб. АН СССР. 1984. Т. 32. С. 22—42.
- Беклемишев В. Н. О факторах, определяющих маляриогенную роль отдельных видов Анофелес // Мед. паразитол. 1941. № 1. С. 5—8.
- Беклемишев В. Н. Круг естественных переносчиков трансмиссивных болезней, поражающих человека // Зоол. журн. 1955. Т. 34, № 1. С. 3—16.
- Демина Н. А., Левитанская П. Б., Авраменко В. А. Заражение разных видов комаров (рода *Aedes* и *Culex*) *Plasmodium gallinaceum* // Мед. паразитол. 1951. № 5. С. 472—473.
- Духанина Н. Н., Баранова А. М. (сост.). Руководство по эпидемиологическому надзору за малярией в СССР. Ч. 1. М.: НПО Союзмединформ, 1989. 264 с.
- Орлов В. С. Актуальные вопросы изучения эпидемиологии малярии в СССР // Мед. паразитол. 1987. № 4. С. 3—6.
- Павловский Е. Н. О природной очаговости инфекционных и паразитарных болезней // Вест. АН СССР. 1939. Т. 10. С. 98—108.
- Павловский Е. Н. Организм переносчиков как среда обитания передаваемых ими возбудителей // Зоол. журн. 1940. Вып. 19, № 5. С. 711—726.

- Расницын С. П., Званцов А. Б., Ясюкевич В. В. Новые модели циркуляции возбудителя малярии *Plasmodium gallinaceum* с использованием малярийных комаров фауны СССР // *Паразитология*. 1991. Т. 25, вып. 3. С. 196—202.
- Расницын С. П., Ясюкевич В. В., Званцов А. Б. Особенности восприимчивости *Aedes togoi* к *Plasmodium gallinaceum* // *Мед. паразитол.* 1990. № 6. С. 24—26.
- Симанин П. И. К вопросу об экспериментальном заражении комаров тропической малярией // *Паразитол. сб. АН СССР*. 1930. Т. 1. С. 37—44.
- Brooks D. R., McLennan D. A. The evolutionary origin of *Plasmodium falciparum* // *J. Parasitol.* 1992. Vol. 78, N 3. P. 564—566.
- Coathney G. R. The primate malaria. Wash., D. C: 4th Government printing office, 1971. P. 282—283.
- Dashkova N. G., Rasnitsyn S. P. Review of Data on Susceptibility of Mosquitos in USSR to imported strains of Malaria Parasites // *Bull. WHO*. 1982. Vol. 60, N 6. P. 893—897.
- Eyles E. Studies on *Plasmodium gallinaceum*. IV. A comparison of the susceptibility of *Ae. aegypti*, *Anopheles quadrimaculatus* and *An. freeborni* // *Am. J. Hyg.* 1952. Vol. 54, N 1. P. 71—77.
- Garnham P. C. C. Malaria parasites and Other Haemosporidia. Oxford, 1966. 1114 p.
- Kaay H. J., van der, Laarman J. J., Curtis C. F., Boorsma E. G., Seventer H. A., van. Susceptibility to *Plasmodium berghei* in a laboratory population of *Anopheles atroparvus* (Diptera: Culicidae) after the introduction of *Plasmodium*-refractory genotypes // *J. Med. Entomol.* 1982. Vol. 19, N 5. P. 536—540.
- Klassen G. J. Coevolution: A history of the macroevolutionary approach to studying host-parasite associations // *J. Parasitol.* 1992. Vol. 78, N 4. P. 573—587.
- Vernick K. D., Fujioka H., Seeley D. C., Tandler B., Aikawa M., Miller L. H. *Plasmodium gallinaceum*: A refractory mechanism of ookinete killing in the mosquito, *Anopheles gambiae* // *Exp. Parasitol.* 1995. Vol. 80, N 4. P. 583—595.

ИМПНТМ им. Е. И. Марциновского
Минздрава РФ, Москва, 119435

Поступила 23.03.1998

RELATIONS OF MOSQUITO'S SUSCEPTABILITY TO MALARIA PARASITES WITH A TAXONOMIC POSITION AND GEOGRAPHICAL ORIGIN OF INTERACTING ORGANISMS

S. P. Rasnitsyn

Key words: Mosquito, malaria plasmodium, susceptibility of vector, taxonomic position, geographical origin.

SUMMARY

The belonging of mosquitos to certain taxonomic group does not show a susceptibility to certain group of malaria parasites, but point out that this susceptibility should not be excluded off studies without preliminary checking. There is no correlation between taxonomic relations of mosquito species and their susceptibility to malaria parasites. Geographical isolation of microorganisms and insects does not guarantee an absence of susceptibility. A susceptibility is possible even in those cases, when a long coevolutionary process between organisms do not take place. Generally the susceptibility of mosquitos to exotic species or strains of plasmodium is lower. Plasmodiums are capable to adapt quickly to new vectors.