

УДК 593.195

ТЕМПЕРАТУРНЫЕ АДАПТАЦИИ МИКРОСПОРИДИЙ

П. Я. Килочицкий

*Киевский национальный университет им. Тараса Шевченко,
ул. Владимирская, 64, Киев, 01033 Украина*

Принято 21 марта 2006

Температурные адаптации микроспоридий. Килочицкий П. Я. — Термопреферендум микроспоридий — свойство, характеризующее не весь тип *Microsporidia* в целом, а каждый конкретный вид, с присущими ему гостальной специфичностью и жизненным циклом. Экстремальные отклонения температур угнетающе влияют на развитие микроспоририозов пойкилотермных животных, замедляя или приостанавливая спорогонию простейших. При микстинвазиях, в условиях экстремальных отклонений температур, преимущество над микроспоририями получают другие патогены, обладающие соответствующими адаптациями. Возможность заражения микроспоририями пойкилотермных и гомойотермных хозяев на протяжении одного жизненного цикла свидетельствует о наличии у этих видов простейших лабильного механизма, регулирующего их терморезистентность.

Ключевые слова: микроспоририи, температурные адаптации.

The Temperature Adaptation of Microsporidia. Kilochitskiy P. Ya. — The *Microsporidia* thermal preference — it is a temperature adaptation span within certain species with their specific hostal characteristics and life cycle, but not in the whole phylum *Microsporidia*. The extreme temperatures influence oppressively on the poikilotherm animals' microsporidia diseases of stopping or retarding sporogony process of the protozoa. In the case of mixtinvasions under the conditions of extreme temperatures another pathogens take over the microsporidia due to their own temperature adaptations. The opportunity of invasion of poikilotherm and homoiothermal animals by microsporidia during their one life cycle proves the existence of labile mechanism of their thermo-resistance.

Key words: microsporidia, temperature adaptation.

Введение

Микроспоририи — чрезвычайно широко распространенная группа облигатных внутриклеточных паразитов, зарегистрированная у подавляющего большинства представителей типов животных в пределах животного царства. Как следствие, природные среды обитания микроспориридий (их хозяев, прежде всего) отличаются крайне разнообразными температурными условиями, претерпевающими к тому же существенные колебания в связи с географическим положением мест обитания, сезонами года, временем суток и погодными условиями.

Температура окружающей среды является одним из наиболее мощных факторов, влияющих на развитие микроспоририозов животных. В большинстве случаев температурный фактор воздействует на хозяина и паразита, а также на их взаимоотношения в целом, как на единую паразито-хозяинную систему. Размах колебаний температур, оптимальный для хозяина, обычно благоприятен и для патогена. Несовпадение температурных адаптаций чаще всего наблюдается при значительных отклонениях температуры от оптимума в какую-либо сторону. Влияние температуры проявляется, прежде всего, в двух аспектах — прямом (температура тела пойкилотермных хозяев зависит от температуры среды обитания) и опосредованном (через физиологические и биохимические отклонения в организме хозяина, вызванные стрессовыми температурами). Как правило, при заражении пойкилотермных хозяев оба эти аспекта присутствуют одновременно.

Особенно сложно проявляется воздействие температурного фактора на паразитов и паразито-хозяинные отношения при микстинвазиях, в случае заражения одного хозяина несколькими видами патогенов одновременно.

Изучение температурных адаптаций микроспориридий представляет научный и практический интерес, прежде всего в плане перспективы использования этих патогенов в биометодике, а следовательно в аспекте безопасности их для нецелевых объектов, и особенно — для теплокровных и человека.

Анализу различных аспектов влияния температурного фактора на микроспоририозы животных посвящена данная работа.

Материал и методы

В основу данной работы положены результаты изучения коллекции микроспоридий (мазки, окрашенные по Романовскому-Гимза; гистологические парафиновые срезы, окрашенные по Гейденгайну; электронно-микроскопические негативы и фотографии с них, изготовленные по общепринятым и модифицированным методикам (Овчаренко, 2002)), хранящейся на кафедре зоологии Киевского национального университета имени Тараса Шевченко, а также данные многолетних наблюдений автора и коллег.

Результаты и обсуждение

Более или менее точное совпадение температурных оптимумов микроспоридий и их хозяев свидетельствует о степени приспособленности данного вида паразитов к конкретному виду (или группе видов) хозяев и, следовательно, о продолжительности периода их коэволюции. Микроспоридиям присущ удивительно широкий размах температурных адаптаций в связи с разнообразием условий обитания их хозяев. В январе 1991 г. нами зарегистрировано вполне нормальное развитие микроспоридии *Larssonia hiberna* Kilochizkyj et al., 2001 в жировом теле ветвистоусого рака *Daphnia magna* Straus, обитавшего в покрытом льдом пруде (Килочицкий и др., 2001). Микроспоридиозы фенологически ранневесенних видов комаров рода *Aedes* проявляются у личинок, обитающих в талой снеговой воде в диапазоне температур от 0 до 5–10°C. Это обеспечило микроспоридиям рода *Amblyospora* расширение ареалов в северном направлении (Карелия, Якутия, Чукотка) и, как следствие, практическое совпадение их ареалов с ареалами хозяев (Килочицкий, Овчаренко, 1977; Килочицкий, Георгиева, 1982; Килочицкий, 2002).

Однако, как показывает практика, пределы температурных адаптаций хозяев часто оказываются намного шире, чем у их паразитов. Показательный пример этому – использование на практике повышенных температур при обработке грены тутового шелкопряда *Bombyx mori* L. с целью избавления от *Nosema bombycis* Naegeli.

Субоптимальные температуры, не оказывая заметного влияния на хозяев, могут быть причиной угнетения развития микроспоридий и, как следствие, снижения общей интенсивности инвазии. Подобные явления отмечены в развитии микроспоридиоза *Nosema apis* Zander в медоносной пчеле *Apis mellifera* L. (Аллес, 1954), а также микроспоридий рода *Vairimorpha* в личинках совки *Barathra brassicae* L. (Елфимова, 1982).

Существенное замедление темпов развития регистрировалось у микроспоридий, поражающих зимующих в естественных водоемах личинок кровососущих комаров: у микроспоридии *Parathelohania issiae* Kilochizkyj, 1997 из *Anopheles claviger* (Mg.) и у микроспоридии *Amblyospora dissimilis* Kilochizkyj, 1995 из *Culiseta annulata* Schrank. (Килочицкий, 1981; Килочицкий, 2002). Завершение спорогонии и гибель инвазированных летом предшествующего года особей при этом переносились на весну будущего года, что обеспечивало более надежный вариант встречи паразитов с новыми генерациями хозяев. Следует отметить, что в последнем случае инвазированные личинки комаров находились в состоянии диапаузы, которая в некоторых случаях также может замедлять (или ускорять) развитие микроспоридий (Исси, 1974).

Отмеченные факты можно отнести к разряду общих закономерностей, так как угнетающее микроспоридий влияние пониженных температур было зарегистрировано не только в беспозвоночных, но и у позвоночных хозяев, в частности у рыб: при заражении *Glugea stephani* (Hagenmüller, 1899) камбалы *Parophrys vetulus* Girard (Olson, 1981) и *Loma salmonae* (Putz, Hoffman, Dunbar, 1965) – радужной форели *Salmo gairdneri* Richardson (Speare et al., 1999).

Субоптимально низкие температуры могут оказывать влияние не только на интенсивность, но и на экстенсивность инвазии популяций хозяев микроспори-

диями. Так, в Томском Приобье после суровой зимы и холодной затяжной весны зараженными микроспоридиями оказались 2,4% личинок комаров *Anopheles* (в предыдущий сезон – 41,1%), что объясняется (Панкова, Лужкова, 1981) следствием неблагоприятного воздействия низких температур на зимующих самок комаров, инвазированных микроспоридиями. Позже было высказано предположение, что в условиях Западной Сибири длительные морозные зимы могут быть причиной элиминации из жизненного цикла микроспоридий родов *Amblyospora* и *Parathelohania* «циклопной» фазы и сохранения только трансвариальной передачи инвазии (Симакова, Панкова, 2002), эффективность которой (как уже было указано выше) серьезно корректируется температурным фактором. Правда, остается необъясненным факт – зачем в этой ситуации в личинках комаров продуцируется огромное количество октоспор, не инвазионных ни для ракообразных, ни для других личинок комаров?

Для сравнения, в экстремальных условиях аридного климата Египта при развитии личинок комара *Aedes aegypti* L. в эфемерных водоемах у паразитирующей у него микроспоридии *Edhazardia aedis* (Kudo, 1930) действительно имеет место редукция «циклопной» фазы жизненного цикла (Vecnel et al., 1989). Однако при этом в комарах последовательно происходит 3 типа спорогонии, а все 3 типа образующихся спор инвазионны для этого хозяина.

Экспериментально доказано, что резкое повышение температуры среды обитания отрицательно сказывается на состоянии здоровых личинок кровососущих комаров в «критические» периоды их жизненных циклов (ранние этапы эмбрионального развития; линька на III личиночную стадию) (Коржов, Карпюк, 1987). В естественных условиях под влиянием высоких температур имеет место преждевременная (на II–III стадии развития) гибель инвазированных микроспоридиями рода *Amblyospora* личинок комаров и (вследствие этого) не успевших завершить свое развитие паразитов. В результате происходит частичная (иногда – полная) элиминация микроспоридий из экосистем и временное «оздоровление» местных микропопуляций хозяев (Алиханов, 1972; Кілочичский, 2002).

Длительное время предполагали, что микроспоридии – паразиты беспозвоночных – не представляют реальной опасности для теплокровных животных и человека вследствие невозможности преодоления ими температурного барьера в 36–39°C. Однако на сегодня экспериментально доказана не только сама возможность инвазии теплокровных микроспоридиями, общими с беспозвоночными, но и отслежены пути их передачи. В эксперименте спорами микроспоридии *Trachipleistophora hominis* Hollister et al., 1986, выделенной от человека, были заражены личинки комаров *Anopheles quadrimaculatus* Say и *Culex quinquefasciatus* Say, а имаго этих комаров передавали *T. hominis* мышам путем инокуляции (при укусах) (Weidner et al., 1999).

Рекомендованная специальной программой Комитета ВООЗ к использованию в борьбе с кровососущими комарами микроспоридия *Nosema algerae* Vavra & Undeen, 1970 оказалась способной развиваться в культуре клеток печени свиней, а при инокуляции – и в белых мышках (Undeen, 1975; Undeen, Alger, 1976).

Приведенные факты заставляют по-новому взглянуть не только на параметры температурных адаптаций микроспоридий, но и на проблему гостальной специфичности этих простейших, их жизненные циклы, а также на теоретически возможные пути заражения ими теплокровных.

Намного сложнее и разнообразнее выглядит влияние резких отклонений температур от оптимума на паразитов, хозяев и на паразито-хозяинные системы в целом при сочетанных (смешанных или микст-) инвазиях.

Во взаимоотношениях микроспоридий рода *Amblyospora* и вирусов радужности комаров (ВРК) при совместном заражении одной микропопуляции ранне-

весенних видов комаров рода *Aedes* четко прослеживается определенная хронологическая последовательность проявления болезней, вызванных этими патогенами. В лесных затененных водоемах первые личинки комаров появляются сразу же после таяния снега. В условиях относительно невысоких температур более интенсивно происходит развитие вирусной инфекции. Первые особи с явными признаками вирусного поражения регистрируются еще до достижения основной массой личинок IV возрастной стадии. Позже, когда основная масса личинок перелиняет в IV стадию, регистрируются (но в относительно меньшем количестве) особи, пораженные ВРК, а также особи со смешанным типом заражения (ВРК + микроспоридии). На момент массового окукливания здоровой части микропопуляции комаров регистрируются единичные особи с двойной инвазией и личинки, пораженные «чистыми» микроспоридиозами. Как показало изучение ультратонких срезов, вирусы и микроспоридии могут локализоваться в рядом расположенных клетках жирового тела хозяина, но не в одной и той же. Что характерно, в летний сезон на юге Украины мы неоднократно регистрировали ВРК и микроспоридийные инвазии в пределах одной микропопуляции комаров, но микстинвазий при этом зарегистрировано не было (Кілочицький, 2002).

Сверхоптимальный прогрев воды в открытых микроводоемах юга Украины провоцировал массовое развитие бактериальной флоры (септицемий) в организме личинок комаров *Aedes*, инвазированных микроспоридиями рода *Amblyospora*. В результате преждевременной гибели хозяев и вместе с ними незавершивших спорогонию микроспоридий имело место частичное «оздоровление» популяций комаров от простейших (Кілочицький, 2002).

Субоптимальные и низкие температуры так же по-разному влияют как на жизнедеятельность и взаимоотношения патогенов при микстинвазиях, так и на общий характер патогенеза. При одновременном заражении зимующих в естественном водоеме личинок комара *An. claviger* микроспоридией *P. issiae* и грибами рода *Entomophthora* наблюдались существенные отличия в интенсивности развития и патогенности паразитов в зависимости от температурных условий окружающей среды. В природных условиях, при суточных колебаниях температуры воздуха от -2 до $+13^{\circ}\text{C}$, на фоне общего замедления развития микроспоридий (см. выше) было констатировано нормальное развитие в гемоцеле хозяина мицелия гриба. При этом особи, сильно инфицированные грибами, выглядели почти черными вследствие тотальной меланизации гемолимфы и тканей. При содержании в лабораторных условиях (температура 22°C) преимущество в развитии получала микроспоридия, что проявлялось в ее активной иррадиации во все участки жирового тела личинки. При микроскопировании в гемолимфе этих особей удавалось обнаружить лишь отдельные фрагменты мицелия, а сами личинки со временем приобретали характерный (для микроспоридиозов жирового тела комаров) белый цвет (Кілочицький, 1981). Оценивая взаимоотношения сопаразитов, можно констатировать, что в естественных условиях при низких температурах *Entomophthora* sp., доминируя над микроспоридией *P. issiae*, способна конкурентно вытеснить последнюю из экосистем.

Заключение

Термопреферендум микроспоридий – это эволюционно приобретенный и генетически закрепленный признак, присущий не всем представителям типа *Microsporidia* в одинаковой степени, а каждому конкретному виду, с характеризующими его гостальной специфичностью и жизненным циклом. Экстремальные отклонения температуры в обе стороны угнетающе влияют на микроспоридий пойкилотермных животных, замедляя или приостанавливая спорогонию

простейших. При микстинвазиях, в условиях экстремальных колебаний температуры, преимущество над микроспоридиями получают другие патогены, с соответствующими температурными адаптациями. Возможность заражения отдельными видами микроспоридий пойкилотермных и гомойотермных хозяев в пределах одного жизненного цикла свидетельствует о наличии у этих простейших лабильного механизма, регулирующего их терморезистентность.

- Алиханов Ш. Г.* О заражении микроспоридиями рода *Thelohania* природных поуляций комара *Aedes caspius caspius* в условиях Азербайджана // *Паразитология*. – 1972. – 6, № 4. – С. 381–384.
- Аллес П. Т.* Влияние температуры на поражение пчел нозематозом // *Пчеловодство*. – 1954. – № 10. – С. 52–54.
- Елфимова Т. Б.* Влияние температуры содержания гусениц капустной совки на спорообразование микроспоридии *Vairimorpha antheraeae* // Тез. докл. III Всесоюз. съезда ВОПР (Вильнюс, 1982). – Вильнюс, 1982. – С. 121–122.
- Исси И. В.* Применение микроспоридий для биологической борьбы с насекомыми, вредящими сельскому хозяйству // *Биол. средства защиты растений*. – М.: Колос, 1974. – С. 360–373.
- Килочицкий П. Я.* О совместной зараженности микроспоридиями и грибами личинок комара *Anopheles claviger* Mg. // *Вестн. зоологии*. – 1981. – № 1. – С. 88–89.
- Килочицкий П. Я., Овчаренко М. О.* Микроспоридиозы кровососных комаров Магаданской области // *Актуальні пробл. біології: 36. статей*. – К.: Вища шк., 1977. – С. 71–72.
- Килочицкий П. Я., Георгиева Е. К.* Обнаружение микроспоридий у кровососущих комаров Карелии // *Вестн. зоологии*. – 1982. – № 5. – С. 79.
- Килочицкий П. Я., Овчаренко Н. А., Полковенко О. В., Шостак Л. В.* Микроспоридии жаброногих ракообразных (Branchiopoda) северных регионов Украины // *Гидробиол. журн.* – 2001. – 37, № 4. – С. 92–101.
- Килочицкий П. Я.* Микроспоридии кровососных комаров. – К.: Геопринт, 2002. – 226 с.
- Коржов В. М., Карпюк Т. А.* Генный контроль чувствительности к температуре в онтогенезе насекомых // Тез. докл. III Съезда УЭО (Канев, 1987). – Киев, 1987. – С. 93.
- Овчаренко Н. А.* Новые и модифицированные методы исследования микроспоридий водных животных (обзор) // *Гидробиол. журн.* – 2002. – 38, № 1. – С. 62–67.
- Панкова Т. Ф., Луэжкова А. Г.* Микроспоридии кровососущих комаров в Томском Приобье // *Фауна и экол. членистоногих Сибири: Материалы Пятого совещ. энтомологов Сибири (Новосибирск, 1981)*. – Новосибирск, 1981. – С. 259–261.
- Симакова А. В., Панкова Т. Ф.* Влияние антропогенной деятельности на развитие личинок кровососущих комаров в условиях Томского Приобья // Тез. докл. – Борок, 2002. – С. 15.
- Becnel J. J., Sprague V., Fukuda T., Hazard E. I.* Development of *Edhazardia aedis* (Kudo, 1930) n. g., n. comb. (Microsporida: Amblyosporidae) in the mosquito *Aedes aegypti* (L.) (Diptera: Culicidae) // *J. Protozool.* – 1989. – 36, N 2. – P. 119–130.
- Olson R. E.* Effects of low temperature on the development of the microsporidan *Glugea stephani* in english sole (*Parophrys vetulus*) // *J. Wildlife Diseases*. – 1981. – 17, N 4. – P. 559–562.
- Speare D. J., Beaman H. J., Daley J.* Effect of water temperature manipulation on a thermal unit predictive model for *Loma salmonae* // *J. Fish Diseases*. – 1999. – 22, N 4. – P. 227–283.
- Undeen A. H.* In vivo germination and host specificity of *Nosema algerae* in mosquitoes // *J. Invert. Pathol.* – 1975. – 27, N 3. – P. 343–347.
- Undeen A. H., Alger N. E.* *Nosema algerae*: infection of the white mouse by a mosquito parasite // *Exp. Parasitol.* – 1976. – 40, N 1. – P. 86–88.
- Weidner E., Canning E. U., Rutledge C. R., Muck C. L.* Mosquito (Diptera: Culicidae) host compatibility and vector competency for the human myositic parasite *Trachipleistophora hominis* (Phylum Microspora) // *Med. Entomol.* – 1999. – 36, N 4. – P. 522–525.