

УДК 576.895.421:616.831-002

© 1992

РАЗЛИЧИЯ В ДИСТАНТНОЙ ПЕРЕДАЧЕ ВИРУСА КЛЕЩЕВОГО ЭНЦЕФАЛИТА ИКСОДОВЫМИ КЛЕЩАМИ ДВУХ ПОДСЕМЕЙСТВ

А.Н. Алексеев, С.П. Чунихин

В экспериментах с раздельным питанием клещей на животном без вирусемии (морской свинке) доказана практическая невозможность дистантной передачи вируса клещевого энцефалита (КЭ) от зараженных клещей подсем. *Amblyominae* как представителям того же подсемейства, так и представителям подсем. *Ixodinae*.

Показана высокая эффективность *Ixodes persulcatus* и *I. ricinus* (*Ixodinae*) в качестве доноров и реципиентов для особей (имаго и нимф) того же подсемейства и в качестве доноров для *Amblyominae* (нимф и имаго *Dermacentor*, *Haemaphysalis*, *Rhipicephalus*).

На основании полученных экспериментальных данных и анализа литературы делается вывод о существенной роли дистантной передачи в циркуляции вируса КЭ в природе. Отсутствие такого обмена между *Amblyominae*, по-видимому, исключает эту группу из активного участия в циркуляции возбудителя в очагах клещевого энцефалита.

Совместная эволюция внутриклеточных паразитов — возбудителей болезней и их хозяев — кровососущих клещей, эктопаразитов позвоночных, не могла не выработать биохимических механизмов, обеспечивающих стойкость сохранения возбудителей трансмиссивных болезней, периодически меняющих среду обитания: клетки членистоногих — беспозвоночных пойкилотермных животных, на клетки гомойотермных позвоночных. Более того, успешность циркуляции возбудителя позволяет предполагать древность связей в системе клещ—возбудитель и увеличивает вероятность допущения происхождения того или иного патогена позвоночных из комменсалов или даже мутуалистов-симбионтов беспозвоночных.

Примером исключительно тесной связи возбудителей сем. *Spirochaetaceae* и клещей подсем. *Ixodinae* может служить высокая специфичность отношений *Borrelia burgdorferi* и клещей рода *Ixodes* (Piesman, 1989), принадлежащих к группе «*persulcatus*» (Филиппова, 1990), в отличие от представителей другого подсемейства — клещей *Amblyominae*.

Сложнее обстоит дело с флавивирусом — возбудителем клещевого энцефалита. Со времени выделения возбудителя (Зильбер, 1939), в последующем получившего название вируса клещевого энцефалита, установления очаговой природы этого заболевания (Павловский, 1939) и описания распространения его в Восточной, Западной и Северной Европе (Левкович и др., 1987) известно, что вирус КЭ выделяется как из клещей подсем. *Ixodinae*, так и из представителей подсем. *Amblyominae*. Уже в самых ранних опытах с КЭ (Павловский и др., 1940) было показано, что клещи подсем. *Amblyominae* восприимчивы к этому вирусу, способны накапливать его в организме до весьма значительных количеств и передавать потомству. Так, трансовариальная передача была показана не только в опытах с *Ixodes persulcatus* (Шубладзе, Сердюкова, 1939), но и с *Haemaphysalis concinna* (Козлова, Соловьев, 1941), а транспермальная передача, наблюдавшаяся у *I. persulcatus* (*Ixodinae*) в 50% случаев, возможна (6.2% случаев) и у *Hyalomma anatolicum* (Чунихин и др., 1983),

хотя этот представитель Amblyomminae на очаговых по КЭ территориях не встречается. Впервые наличие вируса КЭ в жидкой слюне и цементаобразующей ее фракции у голодных клещей было доказано нами также в модельном эксперименте с *H. anatolicum* (Алексеев, Чунихин, 1990). Высокая восприимчивость представителей подсем. Amblyomminae при заражении на животных с высокими уровнями вирусемии, способность к передаче через укусы, к трансфазовой и трансвариальной (в эксперименте) передаче позволили, например, Блашкович (Blašković, 1954) считать клещей *Dermacentor marginatus* переносчиками КЭ в Чехословакии, а Левкович и др. (1971) называют в числе переносчиков КЭ и *D. silvarum*, *D. reticulatus*, *Haemaphysalis concinna*, *Haemaphysalis japonica*.

Однако штаммы вируса КЭ в природе выделяются от упомянутых представителей подсем. Amblyomminae крайне редко, случаи присасывания к человеку редки, а случаи передачи ими вируса КЭ людям практически неизвестны. Видимо, как раз эти обстоятельства побудили Смородинцева (1939) еще на заре изучения эпидемиологии клещевого энцефалита поставить под сомнение роль вышеперечисленных видов клещей в передаче вируса КЭ человеку. Вместе с тем представители Amblyomminae высоковосприимчивы к вирусу в лабораторных условиях и, как показали подробные эксперименты наших чешских и словацких коллег, способны передавать вирус едва ли не всем теплокровным животным их фауны.

В чем же суть противоречия? Вероятнее всего, в том, что условия эксперимента и условия циркуляции в природе весьма своеобразного вируса, каким является вирус КЭ, абсолютно не совпадают. Известно, например, что надпороговую (необходимую для заражения клещей в эксперименте) вирусемию у подопытных животных-естественных доноров вируса КЭ в природе образуют лишь немногие виды, и то в течение лишь 1.5—2 сут и лишь при использовании в опытах наиболее вирулентных азиатских штаммов (Чунихин и др., 1982).

Оставалось предположить, что верна гипотеза Коренберга (1975, 1977) об обмене вирусом КЭ между взрослыми клещами на крупных животных. Слабость его гипотезы медиаторной передачи состояла в том, что она использовала в качестве постулата необходимость вирусемии у восприимчивого к КЭ животного-донора. Между тем надпороговый, необходимый для трансфазовой передачи вируса личинками и нимфами уровень вирусемии, составляющий 2.7 lg LD₅₀ в 0.03 мл (Чунихин и др., 1981), у природных прокормителей взрослых клещей — диких копытных, хищников и зайцеобразных — наблюдали лишь в исключительных случаях (Наумов и др., 1983). Среди мелких млекопитающих, биотопически и ареалогически связанных с клещами и являющихся их основными прокормителями, надпороговая (при подкожном заражении) вирусемия встречается также не слишком часто: всего лишь у 3 видов полевок, 3 видов мышей, крота, обыкновенной бурузубки (Наумов и др., 1984).

Однако наши последние эксперименты показали, что наличие вирусемии у животного-донора вовсе не обязательно для обмена вирусом КЭ: он может совершаться транспиально, т.е. за счет обмена зараженной слюной между рядом питающимися особями (Алексеев, Чунихин, 1990), либо даже дистантно, т.е. между особями, питающимися на животном без вирусемии.

Последнее было впервые показано Джоунз и соавторами (Jones e.a., 1987) на примере клещей *Rhipicephalus appendiculatus* и вируса Тогото (Ortomyxoviridae), а затем нами на примере клещей рода *Dermacentor* и вируса КЭ; причем мы обратили внимание на крайнюю редкость, затрудненность такого обмена между клещами рода *Dermacentor*, принадлежащими к подсем. Amblyomminae (Алексеев, Чунихин, 1991).

Дальнейшая работа позволила нам установить, что дистантная передача на авиремическом животном есть функция взаимоадаптированности пары: вирус КЭ — клещ, причем у последнего именно высокая специфичность слюнного аппарата обеспечивает успех циркуляции вируса (Алексеев и др., 1991).

Задачей настоящего исследования является выявление причины малой вероятности участия клещей подсем. *Amblyommina* в циркуляции вируса КЭ в природе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Вирус во всех опытах, за исключением *I. ricinus*, — штамм БК-130 5—6-го пассажей через мозг сосунков белых мышей, выделенный в Бурятии от самки *I. persulcatus*. В опытах с *I. ricinus* — вирулентный штамм № 198, выделенный в Словакии.

Клещи *I. persulcatus*, собранные в Подмоскowie и в районе Жигулевского заповедника, в местах, где до этого вирус КЭ никогда не выделялся. *I. ricinus* нимфы и имаго, и нимфы *Haemaphysalis concinna* собраны в окрестностях Братиславы (Словакия). Имаго *I. ricinus* использованы для заражения; нимфы из собранных партий проверены на КЭ с отрицательным результатом. *Dermacentor reticulatus* — из окрестностей Москвы, *D. marginatus* — из лабораторной культуры от напитавшихся самок из окрестностей оз. Севан (Армения). Имаго *Rhipicephalus bursa* собраны в Дилижанском р-не Армении на фазе напитавшихся нимф. *R. appendiculatus* — нимфы и имаго — любезно предоставлены д-ром Наттел (Nuttall) из той же лабораторной культуры, которая использовалась в опытах с вирусом Тогото (Jones e.a., 1987). *Hyalomma anatolicum* — F₂ от напитавшихся самок из окрестностей Душанбе¹.

Заражение клещей вирусом парентеральное: введением стеклянной иглы под IV коксу (Алексеев, Чунихин, 1987). Животное-донор крови — морская свинка.

На выстриженной спинке морской свинки приклеивали два колпачка с минимальным расстоянием между их сторонами 30 мм. В один из них, чаще задний, подсаживали зараженных клещей-доноров вируса, в другой — незараженных реципиентов. Точное расстояние между очагами воспаления от присосавшихся клещей измеряли после снятия напитавшихся клещей: оно колебалось от 30 до 60—65 мм. Клещей-реципиентов подсаживали через сутки после доноров, убедившись в присасывании последних.

Отмечали время совместного питания (в сутках). Клещей-доноров, если их питание затягивалось, открепляли после отпадения последнего реципиента. Суммарное количество питающихся имаго никогда не превышало 15. В одном опыте подсаживали не более 50 личинок и нимф. Периодически проверяли отсутствие вируса в крови морской свинки взятием пробы крови из сердца. Подтверждение факта введения вируса КЭ укусом получали титрованием сыворотки крови морской свинки на 14-й день после присасывания клещей-доноров в реакции торможения гемагглютинации — РТГА с антигеном КЭ, а в самих донорах — титрованием на сосунках новорожденных белых мышей (НБМ). Присутствие и титр вируса в реципиентах определяли на НБМ либо сразу по откреплении (имаго), либо через 5—9 дней (нимфы, личинки).

Таким образом, удалось фиксировать экстенсивность обмена вирусом КЭ в зависимости от его титра в клещах-донорах и интенсивность его развития (титр) в клещах-реципиентах в зависимости от того, клещи какого подсемейства — *Ixodinae* или *Amblyommina* — были донорами и реципиентами вируса.

Подобная постановка вопроса позволяла получить результаты 4 вариантов опытов: доноры *Amblyommina* — реципиенты *Amblyommina* или *Ixodinae*, доноры *Ixodinae* — реципиенты *Ixodinae* или *Amblyommina*. Напиталось и исследовано на наличие вируса всего 150 имаго доноров и 145 реципиентов имаго и 390 преимаго.

¹ Авторы пользуются случаем поблагодарить своих московских коллег Р.Л. Наумова, В.П. Гуту и Е.А. Арумову, коллегу из Армении М.Я. Рухьяна и из Англии — П. Наттела (P. Nuttall) за содействие в получении клещей, использованных в настоящей работе.

Титры вируса в клещах-донорах, при которых не наблюдалось дистантной передачи

Virus titres in ticks-donors which did not show ability for distant virus transmission

Клещи-доноры			Клещи-реципиенты		
подсемейство	вид	титр вируса lg LD ₅₀ в 0.03 мл	вид	фаза развития	число напитавшихся особей в опытах
Amblyomminae	<i>R.b.</i>	4	<i>R.b.</i>	<i>I</i>	8
		4	<i>D.m.</i>	<i>I</i>	8
	<i>D.m.</i>	5.5	<i>R.b.</i>	<i>I</i>	8
		6	<i>D.r.</i>	<i>I</i>	15
		7	<i>D.m.</i>	<i>L</i>	40
	<i>R.a.</i>	7	<i>D.m.</i>	<i>N</i>	27
		8	<i>I.p.</i>	<i>I</i>	5
Ixodinae	<i>I.p.</i>	4	<i>D.m.</i>	<i>N</i>	97
		8	<i>D.r.</i>	<i>L</i>	107

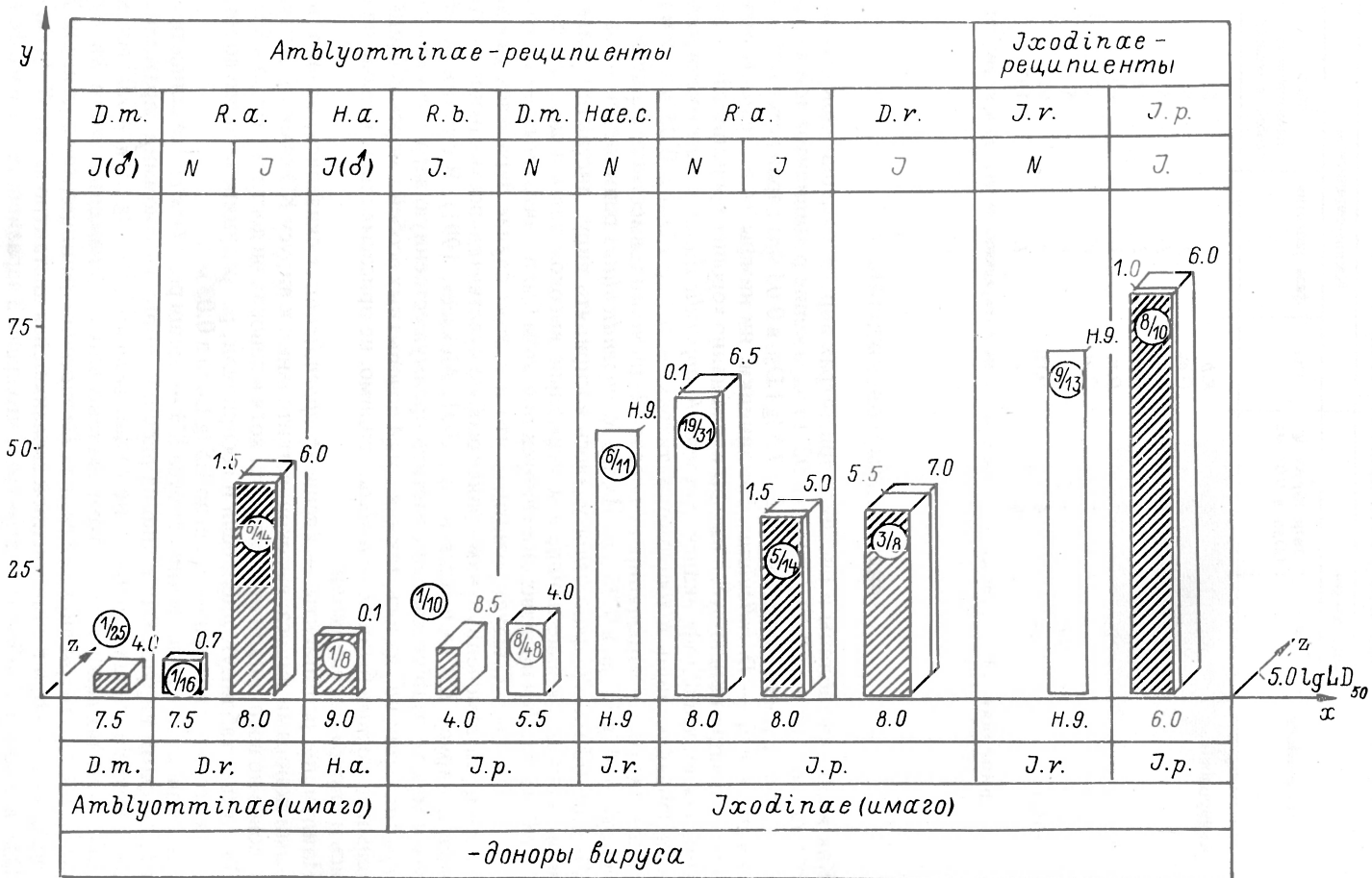
Примечание. L — личинки, остальные обозначения и сокращения те же, что и на рисунке.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Как видно из таблицы и рисунка, при титрах вируса в клещах-донорах подсем. Amblyomminae от 4 до 7.5 lg LD₅₀ в 0.03 мл заражение реципиентов той же группы либо вообще не происходит, либо (при 7.5 lg LD₅₀ в 0.03 мл) заражается лишь 4% *D. marginatus* и 6% — *D. reticulatus*. Ни личинки, ни нимфы *D. marginatus* при этом вообще не восприняли вирус, а нимфы неожиданно хорошего реципиента — экзотического для вируса КЭ африканского клеща *R. appendiculatus*, хотя и восприняли его, но воспроизвели лишь в ничтожных титрах — 0.7 lg LD₅₀ в 0.03 мл. Имаго *D. marginatus* (самец) репродуцировал после 12-дневного совместного с донором питания вирус до 4 lg LD₅₀ в 0.03 мл. Имаго *R. appendiculatus* реципиенты — до 1.5—6 lg LD₅₀ в 0.03 мл. *H. anaticum* удалось воспринять вирус дистантно только при наличии вируса в клеще-доноре в максимально высоком для клещей титре — 9 lg LD₅₀ в 0.03 мл. Воспроизведение вируса при этом было ничтожным — всего до 0.1 lg LD₅₀ в 0.03 мл. Следует отметить, что и в этом случае заразился самец, что демонстрирует отмеченную нами ранее особую чувствительность самцов иксодовых клещей к вирусу КЭ (Алексеев и др., 1991; Alekseev, 1991). В опытах по обмену вирусом между Amblyomminae отметить преимущественную заражаемость самцов *R. appendiculatus* не удалось, так как 3 из 4 подопытных особей к морской свинке, где клещами-донорами были *D. reticulatus*, видимо, не присасывались, кровью не напитались и вируса не содержали.

Наилучшие реципиенты — клещи *R. appendiculatus* оказались, однако, весьма слабыми донорами вируса: высокочувствительные к вирусу КЭ самки *I. persulcatus* либо вовсе не восприняли от них вирус, хотя в донорах он достигал титра в 8 lg LD₅₀ в 0.03 мл (см. таблицу), либо, если и восприняли, репродуцировали его до ничтожного для этого вида титра — лишь до 1.5 lg LD₅₀ в 0.03 мл.

Специфические переносчики вируса КЭ — клещи рода *Ixodes* оказались прекрасными донорами вируса. Как видно из рисунка, имаго амблиоммин заражались при титрах вируса в клещах-донорах, не только равных 7.5—9 lg LD₅₀ в 0.03 мл, как от амблиоммин, но даже при 4. Хотя экстенсивность заражения имаго ни разу не превысила 40%, титры вируса в самках *Dermacentor*-реципиентах достигали 7, в *R. appendiculatus* — 6, а в единственной заразившейся дистантно самке *R. bursa* — 8.5 lg LD₅₀ в 0.03 мл. Любопытно отметить, что среди 3 заразившихся имаго *D. reticulatus* оба взятых в опыт самца заразились, а из 6 самок заразилась лишь одна. И *D. marginatus*, и *D. reticulatus*, самцы которых более восприимчивы к вирусу КЭ,



нежели самки, эндемичны для очаговых по КЭ территорий. В отличие от опытов с донорами *Amblyomminae*, в опытах с донорами *Ixodinae* самцы африканских клещей *R. appendiculatus* напитались кровью, но и в напитавшихся особях вирус обнаружен не был.

В опытах с донорами-амблиомминами заражались лишь нимфы *R. appendiculatus* при высоком (7.5 lg LD₅₀ в 0.03 мл) титре вируса в клещах-донорах, но заражение наблюдалось лишь в 6% случаев, причем вирус в них был на грани обнаружения. При близком титре вируса в донорах-иксодинах заразилось более 60% нимф этого вида, причем максимальный титр в них (титровалась каждая особь отдельно) достигал 6.5 lg LD₅₀ в 0.03 мл. Следовательно, экстенсивность и интенсивность заражения амблиоммин-реципиентов зависит от того, к какой группе принадлежит донор. При дозах вируса в донорах *I. persulcatus* 5.5 lg LD₅₀ в 0.03 мл удавалось заражать и нимф-реципиентов амблиоммин (*Dermacentor marginatus*) с максимальным титром в них, равным 4 lg LD₅₀ в 0.03 мл. К сожалению, наши словацкие коллеги не пользуются методикой титрования вируса на НБМ, и потому мы могли судить о заражении нимф *Haemaphysalis concinna* лишь по экстенсивному показателю: дистантная передача от самок *I. ricinus* при расстоянии очагов присасывания доноров от реципиентов в 60 мм была равна 54%.

В нашем распоряжении в период проведения опытов не было нимф *D. reticulatus*, а личинки, как видно из таблицы, ни в одном из 107 наблюдений не содержали возбудителя КЭ, несмотря на то, что максимальный титр вируса в *I. persulcatus*-донорах был равен 8.0 lg LD₅₀ в 0.03 мл.

Известно (Кисленко и др., 1987), что из имаго *D. reticulatus*, полученных из напитавшихся на одном и том же с *I. persulcatus* прокормителя, вирус КЭ выделялся. Следовательно, обмен вирусом между *I. persulcatus* и *D. reticulatus* возможен и происходит в природе, о чем можно судить и по выделению вируса из клещей этого вида в станциях совместного обитания с *I. persulcatus* (Белан и др., 1964). Однако по скупым сообщениям упомянутых авторов нельзя судить о том, имела ли место именно дистантная передача или транспиальная и была ли у совместного прокормителя вирусемия.

Для клещей *Dermacentor* характерно групповое присасывание самок и самцов (Олсуфьев, 1953), и, стало быть, типичен транспиальный путь обмена вирусом, тогда как разные виды клещей предпочитают разные места присасывания на животном, потому дистантный путь обмена вирусом между ними наиболее вероятен. Очень любопытны в этом отношении данные Джоунз и соавторов (Jones et al., 1987), которые, используя методику дистантного обмена вирусом на животном, у которого вирусемия возникает (на хомячках, чувствительных в отличие от морских свинок к вирусу Тогото), не получили существенного увеличения заражаемости клещей-реципиентов *R. appendiculatus* по сравнению с дистантным способом обмена на животном без вирусемии.

Можно предположить, таким образом, что обмен вирусом КЭ между его идеальными донорами и реципиентами — клещами подсем. *Ixodinae* (см. рисунок) даже

Обмен вирусом КЭ между иксодовыми клещами двух подсем. *Amblyomminae* и *Ixodinae* при питании на животном без вирусемии.

По оси абсцисс (x) — максимальные титры вируса КЭ в клещах-донорах в конце совместного питания; по оси ординат (y) — число заразившихся клещей-реципиентов, в %; по оси z — титры (минимальные и максимальные) вируса в клещах-реципиентах, в lg LD₅₀ в 0.03 мл. Внутри окружностей — число клещей в опытах: в числителе — заразившихся, в знаменателе — напитавшихся. N — нимфы-реципиенты (столбцы не заштрихованы); I — имаго реципиенты (столбцы заштрихованы); D.m. — *Dermacentor marginatus*; D.r. — *D. reticulatus*; H.a. — *Hyalomma anatolicum*; R.a. — *Rhipicephalus appendiculatus*; R.b. — *R. bursa*; I.p. — *Ixodes persulcatus*; I.r. — *I. ricinus*; Hae.c. — *Haemaphysalis concinna*; н.д. — нет данных о титре вируса.

TBEV exchange among ixodid ticks of two subfamilies *Amblyomminae* and *Ixodinae* during their feeding on a nonviremic animal.

при наличии вирусемии у животного-прокормителя происходит не только за счет поглощения крови, насыщенной сформированными свободными вирионами, но и дистантно, с клетками-резервуарами вируса (или провируса?), аналогичными тем, которые служат «транспортными» возбудителя у животных без обнаруживаемой обычными методами вирусемии. Как видно из рисунка, в 80% случаев при не самом высоком титре вируса в клещах-донорах 6 lg LD₅₀ в 0.03 мл у реципиентов также обнаружено высокое содержание вируса % максимум также 6, минимум 1 lg LD₅₀ в 0.03 мл наблюдался лишь у одной самки-реципиента, в остальных — 5—5.5 lg LD₅₀ в 0.03 мл.

Высоковосприимчивы оказались и нимфы иксодидов: экстенсивность заражения нимф *I. ricinus* составила 69%, причем в этом опыте донором служила всего лишь одна самка этого же вида.

Уместно вспомнить, что по нашим данным при тесном совместном питании на животном без вирусемии и подтвержденном обмене вирусом между самками клещей титр вируса, достаточный для трансвариальной передачи возбудителя, был достигнут лишь у *I. persulcatus*; самки подсем. Amblyomminae, получившие вирус как от иксодидов, так и от особей своего вида (*D. reticulatus*) с тем же весьма высоким титром у доноров (7 lg LD₅₀ в 0.03 мл) вирус потомству тем не менее не передали, хотя в максимально зараженных особях титр возбудителя уравнивался с таковым у доноров (Alekseev, 1991).

В опытах по дистантному обмену вирусом трансвариальная и трансфазовая передачи его нами не прослеживались, однако вряд ли был бы получен иной результат, нежели при более тесном контакте клещей, когда могли быть задействованы оба механизма обмена: и дистантный, и транспиальный.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ данных литературы и наших экспериментов позволяет заключить, что весьма существенным механизмом обмена вирусом КЭ между зараженными и незараженными клещами на позвоночно-хозяине может быть именно дистантная передача. Следующим по степени важности может быть транспиальный путь обмена вирусом (Алексеев, Чунихин, 1990) при совместном питании из общего очага воспаления (Галимов и др., 1989) и лишь третьим по значимости и частоте — получение вируса от животных с надпороговым уровнем вирусемии.

У восприимчивых к вирусу животных, а таковых в очаге, как показано в обзорах Наумова и других (1983, 1984), меньшинство, могут срабатывать все три механизма. Животные с надпороговым уровнем вирусемии необходимы для реверсии висцеротропных свойств возбудителя в очаге; животные-амплифайеры (Чунихин, 1991) — не только ускорители циркуляции, но в их организме, вероятно, накапливаются вирионы 1-го типа (Алексеев, 1986), вирулентные для теплокровных. Вместе с тем обмен вирусом происходит на широком круге хозяев, толерантных к вирусу, не способных к продуцированию надпороговых уровней вирусемии, причем не только на многочисленных, но малочувствительных к вирусу видах грызунов, но и на зайцеобразных и на сравнительно малочисленных, но прокармливающих большое количество клещей крупных животных. Например, на благородных оленях, на которых почти в 10% случаев встречаются имаго и в 50% — нимфы *I. persulcatus*, индекс обилия первых достигает 0.3, вторых — 1.3, а вирус выделяется как от имаго, так и от нимф (Коренберг и др., 1975).

Роль крупных животных в передаче вируса может ограничиваться развитием у них резистентности к многократным повторным укусам иксодидов, сопровождающейся изменением клеточных реакций на повторные укусы (Latif e.a., 1990). Однако уникальная способность к дистантной передаче вируса КЭ именно иксодидами, вероятнее всего, связана не только с высокой степенью сродства их слюнного секрета с этим вирусом, что сейчас нами уточняется, но и со способностью угнетать активность

нейтрофилов позвоночного хозяина (Ribeiro e.a., 1990), тогда как слюна амблиоммин, видимо, усиливает их активность. Во всяком случае, накопление нейтрофилов вокруг цементного футляра, образуемого клещами *Hyalomma asiaticum* в коже хозяина, наблюдается уже через 2 ч после прикрепления клеща, и их число не убывает в течение последующих 24—48 ч (Амосова, 1989). В этом случае типичная для группы иксодин малая специфичность по отношению к позвоночным хозяевам не является препятствием для циркуляции вируса КЭ в очагах клещевого энцефалита.

Совпадение ареалов, сезона и хозяев-прокормителей у амблиоммин и иксодин наблюдается на стыках ландшафтов достаточно часто (Rosický, Černý, 1954), почему и возможно выделение вируса КЭ от амблиоммин, но весьма характерно, что выделенные штаммы были идентичны тем, которые изолировали в этой же местности от *I. persulcatus* (Кисленко и др., 1987). Это и понятно: как показали наши данные, дистантная передача от иксодин амблиомминам достаточно вероятна. Однако в обратном направлении — к иксодинам и между амблиомминами передача весьма затруднена. Находит свое объяснение отсутствие дистантной передачи вируса от имаго к личинкам: судя по данным электрофореза пептидов имаго и преимаго клещей, совпадение между составом белков взрослых клещей и нимф равно 95%, между имаго и личинками — лишь 89% (Walker e.a., 1990). Весьма вероятно, что различия белкового состава слюны еще более значительны.

Особое положение *R. appendiculatus* в качестве доноров и реципиентов вируса КЭ среди амблиоммин возможно объясняется разной реакцией на слюну именно рипицефалин. Так, у сенсibilизированных к укусу клещей кроликов в инфильтрате в месте прикрепления *Amblyomma variegatum* превалировали нейтрофилы (72%), а в инфильтрате, образовавшемся вокруг ротовых частей *R. appendiculatus*, — 62% клеток составили моноциты (Latif e.a., 1990).

Итак, заражение на позвоночных с высокой вирусемией для амблиоммин возможно, но попадание на зверька с такой вирусемией из-за редкости и скоротечности феномена мало вероятно. Транспортиальный обмен также возможен, но агрегация на прокормителе особей разных родов и тем более подсемейств сравнительно редка. Обмен, следовательно, вероятен между клещами одинаковых видов, а зараженных КЭ особей в популяциях амблиоммин немного. Даже при межвидовом (от иксодин) обмене вирусом трансвариальной передачи у напивавшихся зараженных амблиоммин наблюдать не удается.

Межфазовый обмен наиболее вероятен лишь от имаго к нимфам, а на мелких млекопитающих, у которых наблюдается вирусемия, превалируют личинки, нимфы крайне редки (во всяком случае, у *I. ricinus*), а отличия белкового состава между нимфами и личинками, видимо, значительны (Perez-Eid, 1990). Самый широко распространенный путь обмена вирусом — дистантный — на широком круге хозяев, как не имеющих, так и имеющих надпороговый уровень вирусемии, между амблиомминами крайне маловероятен. Для успешного участия в циркуляции вируса КЭ мало получить вирус от иксодин при совместном паразитировании, что возможно и, видимо достаточно часто, происходит (Rosický, Černý, 1954, Кисленко и др., 1987), необходим эффективный обмен вирусом между особями своего вида.

Таким образом, практическое отсутствие дистантного типа передачи вируса от амблиоммин к амблиомминам и его легкость, и эффективность для иксодин служит одновременно доказательством существенной роли дистантной передачи в циркуляции вируса КЭ в природе и объяснением неучастия в этом процессе чувствительных к вирусу, но не способных к обмену им на животных без вирусемии, представителей подсем. *Amblyomminae*.

Список литературы

- Алексеев А. Н. Характер, возможные причины и значение изменчивости возбудителей болезней при размножении в переносчиках // Мед. паразитол. 1986. № 2. С. 11—19.
- Алексеев А. Н., Чунихин С. П. Способ изготовления стеклянных микроигл для инъектирования клещей и других мелких членистоногих // Мед. паразитол. 1987. № 6. С. 69—70.
- Алексеев А. Н., Чунихин С. П. Обмен вирусом клещевого энцефалита между иксодовыми клещами, совместно питающимися на животных с подпороговым уровнем вирусемии // Мед. паразитол. 1990. № 2. С. 48—50.
- Алексеев А. Н., Чунихин С. П. Обмен вирусом между питающимися клещами при отсутствии вирусемии у позвоночного хозяина (дистантная передача) // Мед. паразитол. 1991. № 2. С. 50—54.
- Алексеев А. Н., Чунихин С. П., Рухкян М. Я., Стефуткина Л. Ф. Возможная роль субстрата слюнных желез иксодид в качестве адьюванта, усиливающего передачу арбовирусов // Мед. паразитол. 1991. № 1. С. 28—31.
- Амосова Л. И. Ультраструктурные особенности гистопатологических изменений в месте прикрепления к телу хозяина личинок иксодового клеща *Hyalomma asiaticum* // Паразитология. 1989. Т. 23, вып. 4. С. 320—327.
- Белан А. А., Билалова Э. З., Дубов А. В., Катин А. А., Янцен Л. М. Выделение вируса клещевого энцефалита из клещей *Dermacentor pictus* Herm. и *Ixodes persulcatus* P. Sch. в стациях их совместного обитания // Матер. 11-й науч. сессии ИПиВЭ АМН СССР. М., 1964. С. 228.
- Галимов В. Р., Галимова Э. З., Катин А. А., Колчанова Л. П. Передача вируса клещевого энцефалита взрослым таежным клещам при отсутствии вирусемии у их прокормителей // 12-я Всес. конф. по природной очаговости болезней. Тез. докл. (10—12 октября 1989 г., Новосибирск). М., 1989. С. 43—44.
- Зильбер Л. А. Весенний (весенне-летний) эндемический клещевой энцефалит // Арх. биол. наук. 1939. Т. 56, вып. 2. С. 9—37.
- Кисленко Г. С., Коротков Ю. С., Шмаков Л. В. Луговой клещ *Dermacentor reticulatus* в природных очагах клещевого энцефалита Удмуртии // Паразитология. 1987. Т. 21, вып. 6. С. 730—735.
- Козлова А. В., Соловьев В. Д. Экспериментальное изучение клеща *Haemaphysalis concinna* как переносчика вируса весенне-летнего энцефалита // Тр. ВМА. 1941. Т. 25. С. 50—57.
- Коренберг Э. И., Ковалевский Ю. В. Общая схема циркуляции вируса клещевого энцефалита // Зоол. журн. 1977. Т. 56, вып. 10. С. 1467—1478.
- Коренберг Э. И., Пчелкина А. А., Солошенко И. З., Дунаева Т. Н. Изучение благородных оленей (*Cervus elaphus*) в сопряженных очагах клещевого энцефалита, риккетсиозов, лептоспирозов и туляремии // Зоол. журн. 1975. Т. 54, вып. 7. С. 1057—1065.
- Левкович Е. Н., Карпович Л. Г., Засухина Г. Д. Генетика и эволюция арбовирусов. М.: Медицина, 1971. 264 с.
- Левкович Е. Н., Погодина В. В., Засухина Г. Д., Карпович Л. Г. Вирусы комплекса клещевого энцефалита. Л.: Медицина, 1987. 246 с.
- Наумов Р. Л., Гугова В. П., Чунихин С. П. Экспериментальное изучение взаимоотношений вируса клещевого энцефалита с позвоночными. Сообщ. 1. Крупные и средние млекопитающие (обзор литературы) // Мед. паразитол. 1983. № 3. С. 78—83.
- Наумов Р. Л., Чунихин С. П., Гугова В. П. Экспериментальное изучение взаимоотношений позвоночных с вирусом клещевого энцефалита. Сообщ. 2. Мелкие млекопитающие // Мед. паразитол. 1984. № 2. С. 83—86.
- Олсуфьев Н. Г. К экологии лугового клеща *Dermacentor pictus* Herm., о происхождении его очагов и путях их ликвидации в средней полосе европейской части РСФСР // Вопросы краевой, общей, экспериментальной паразитол. и медицинской зоологии. Т. 8. М., 1953. С. 49—98.
- Павловский Е. Н. О природной очаговости инфекционных и паразитарных болезней // Вест. АН СССР. 1939. Т. 10. С. 98—108.
- Павловский Е. Н., Кроль М. Б., Смородинцев А. А. Краткие сведения о клещевом (весенне-летнем) энцефалите. М.; Л.: Медгиз, 1940. 80 с.
- Смородинцев А. А. Итоги трехлетней работы советской медицины по изучению весенне-летнего (таежного, клещевого, эндемического) энцефалита // Арх. биол. наук. 1939. Т. 56, вып. 2. С. 38—58.
- Филиппова Н. А. Таксономические аспекты переноса возбудителя болезни Лайма // Паразитология. 1990. Т. 24, вып. 4. С. 257—267.
- Чунихин С. П. Клещевой энцефалит // Мед. паразитол. 1991. № 3. С. 52—54.
- Чунихин С. П., Куренков В. Б., Леонова Г. Н., Кочетова Г. А., Коротков Ю. С., Решетников И. А., Константинов О. К. Дифференциация штаммов вируса клещевого энцефалита по уровням вирусемии, вызываемой ими у рыжих полевок // Мед. паразитол. 1981. № 5. С. 76—81.

- Чунихин С.П., Куренков В.Б., Решетников И.А., Хозинская Г.А., Коротков Ю.С., Окулова Н.М., Хозинский В.В. Экспериментальная характеристика роли грызунов в популяционной селекции вируса клещевого энцефалита // Экология вирусов. М., 1982. С. 11—16.
- Чунихин С.П., Стефуткина Л.Ф., Королев М.Б., Решетников И.А., Хозинская Г.А. Половая передача вируса клещевого энцефалита у иксодовых клещей (Ixodidae) // Паразитология. 1983. Т. 17, вып. 3. С. 214—217.
- Шубладзе А.К., Сердюкова Г.В. Клещ *Ixodes persulcatus* как переносчик весенне-летнего энцефалита // Арх. биол. наук. 1939. Т. 56, вып. 2. С. 121—131.
- Alekseev A. N. (Алексеев А.Н.) Ecology of tick-borne encephalitis virus: part of Ixodidae tick males in its circulation // Ecological Parasitol. (Leningrad, Petrozavodsk). 1991. Vol. 1, N 1. P. 51—62.
- Vlašková D. Epidemia encefalitidy v. Roznavskom prirodnom ohnisku nakaz. SAV. Bratislava, 1954. 103 p.
- Jones L.D., Davies C.R., Steele G.M., Nuttall P.A. A novel mode of arbovirus transmission involving a nonviremic host // Science. 1987. Vol. 237. P. 775—777.
- Latif A.A., Maina J.N., Dhadialla T.S., Nokoe S. Histological reaction to bites of *Amblyomma variagatum* and *Rhipicephalus appendiculatus* (Acari: Ixodidae) fed simultaneously on naive or sensitized rabbits // J. Med. Entomol. 1990. Vol. 27, N 3. P. 316—323.
- Perez-Eid C. Les relations tiques-petits mammiferes dans le foyer alsacien d'encephalite à tiques // Acarologia. 1990. Т. 31, fasc. 2. P. 131—141.
- Piesman J. Transmission of Lyme disease spirochetes (*Borrelia burgdorferi*) // Exp. a Applied Acarol. 1989. Vol. 7, N 1. P. 71—80.
- Ribeiro J.M.C., Weis J.J., Telford S.R. III. Saliva of the tick *Ixodes dammini* inhibits neutrophil function // Exp. Parasitol. 1990. Vol. 70. P. 382—388.
- Rosický V., Černý V. Drbní stredoevropští ssavci jako hostitelè klištete *Ixodes ricinus* L. // Folia zool. et entomol. 1954. Roč. 3(7), číslo 1. P. 37—46.
- Walker A.R., Fletcher J.D., Todd L. Resistance between stages of the tick *Rhipicephalus appendiculatus* (Acari: Ixodidae) // J. Med. Entomol. 1990. Vol. 27, N 6. P. 955—961.

Институт эволюционной физиологии и биохимии
им. И. М. Сеченова, Санкт-Петербург; Институт
полиомиелита и вирусных энцефалитов,
Москва

Поступила 28.01.1992

DIFFERENCE IN DISTANT TRANSMISSION ABILITY OF TICK-BORNE ENCEPHALITIS VIRUS BY IXODID TICKS BELONGING TO DIFFERENT SUBFAMILIES

A.N. Alekseev, S.P. Chunikhin

Key words: Ixodinae, Amblyomminae, tick-borne encephalitis virus, nonviremic host

S U M M A R Y

Simultaneous but separate feeding of ticks on nonviremic animal (guinea pig) has shown that Amblyomminae ticks are practically unable to transmit distantly tick-borne encephalitis virus (TBEV) to the specimens of their own subfamily and to Ixodinae as well.

Ixodes persulcatus and *I. ricinus* displayed their ability as donors and recipients of TBEV (adults and nymphs) not only for their own subfamily representatives but also as donors for recipients of Amblyomminae subfamily (nymphs and adults of *Dermacentor* and *Rhipicephalus* and nymphs of *Haemaphysalis*).

Experimental and literature data analysis permits the authors to conclude that the very important role of TBEV circulation in nature belongs to the distant virus transmission. The absence of such type of virus exchange among Amblyomminae excludes this group of ticks from active virus circulation in TBEV foci.