

И. С. Старовир

## ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ГИСТОЛОГИЯ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ ФАКУЛЬТАТИВНОГО КРОВСОСОСА *ANDROLAELAPS CASALIS* (PARASITIFORMES, GAMASOIDEA)

Особенности строения и функций пищеварительной системы у кровососущих гамазовых клещей (Gamasoidea) в общих чертах изучены (Hughes, 1952; Виноградова, 1960; Лагутенко, 1962 и др.). Однако мало изученным остается процесс изменения кишечного эпителия клещей при переваривании ими пищи, неясно также в чем отличие кишечного эпителия аргасовых, иксодовых и свободноживущих кровососущих гамазид.

Целью наших исследований было изучение морфологических особенностей кишечника клещей *Androlaelaps casalis* и морфо-функциональных изменений клеток эпителия в процессе переваривания клещами пищи.

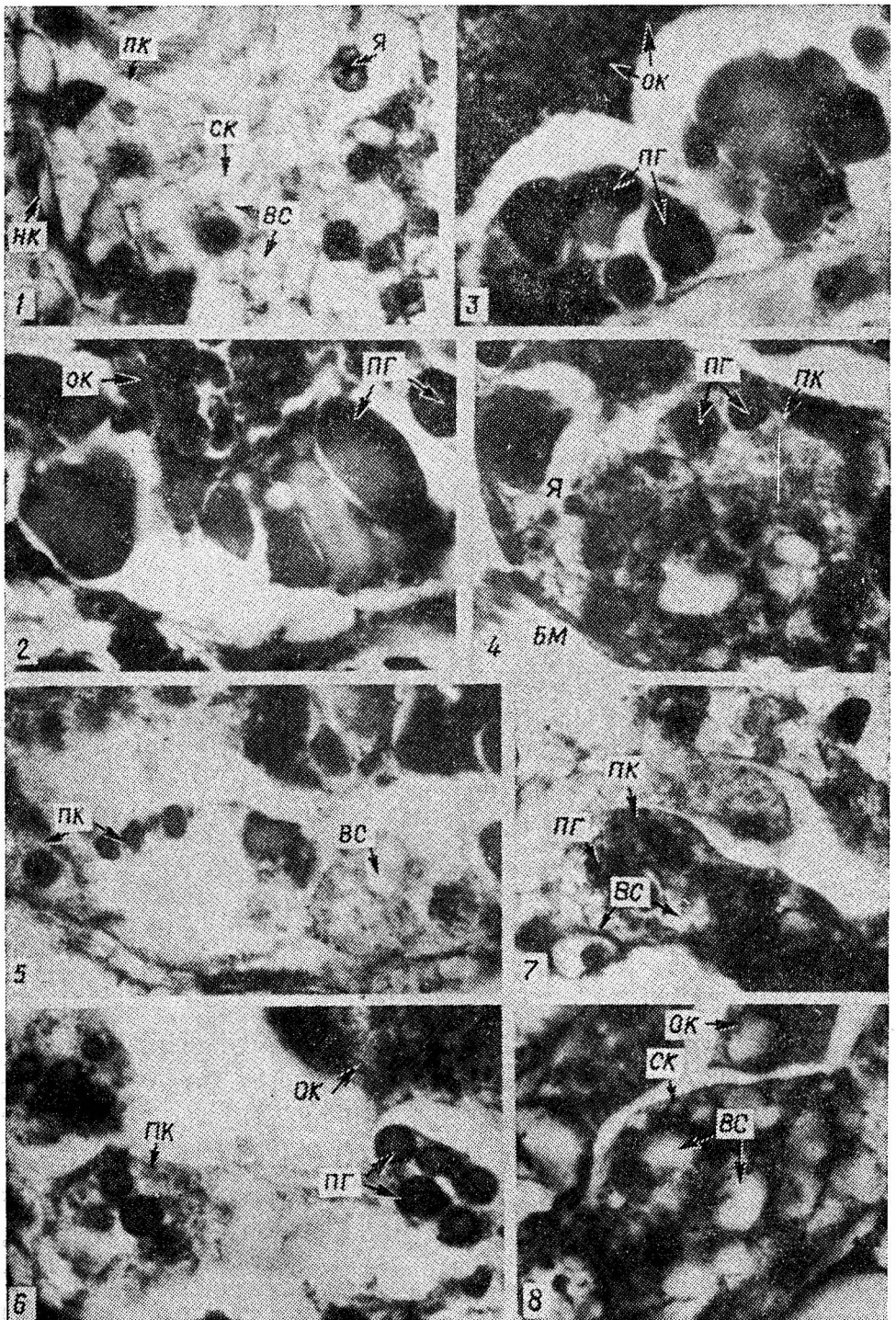
**Материал и методика.** Работу проводили с клещами из лабораторной культуры. Для изучения морфо-функциональных изменений эпителия кишечника молодых особей клещей на разных этапах переваривания ими пищи фиксировали через различные промежутки времени (3; 6; 9; 12; 24; 48; 72; 144 час.) после приема пищи. Сам процесс питания клещей продолжался от 7 до 15 мин. Методы фиксации клещей, изготовления и окраски срезов изложены ранее (Старовир, 1973).

**Результаты.** Сравнение серийных гистологических срезов позволило подробно изучить морфологические изменения эпителия средней кишки («желудка») и отходящих от него слепых выростов на разных этапах пищеварительного процесса. Особенно хорошо были заметны изменения размеров и формы клеток, ядра, а также появление и исчезновение пищевых включений, зернистость и плотность цитоплазмы и ее окраски.

У голодных клещей эпителиальные клетки покоятся на стенках базальной мембраны, которая окружена сетью взаимно пересекающихся продольных и кольцевых мышечных волокон. В зависимости от функционального состояния эпителиальные клетки средней кишки и ее слепые выросты у исследуемых клещей можно условно разделить на секреторные, пищеварительные и недифференцированные, подобно тому, как это делают для других иксодовых и гамазовых клещей (Балашов, 1967; Старовир, 1973; Акимов и др., 1976 и др.). Однако ряд исследователей (Chinegy, 1964 и др.) считают, что у голодных иксодовых клещей стенки кишечника выстланы одним типом эпителиальных клеток, форма и размеры которых могут изменяться в зависимости от стадии пищеварительного процесса. Лагутенко (1962) считает, что у клещей *Dermanissus gallinae* эпителиальные клетки представлены двумя типами: секреторными и пищеварительными. Описание клеток эпителия кишечника изучаемого клеща *A. casalis* дается для каждого из указанных типов клеток отдельно.

Секреторные клетки у голодных клещей своими апикальными концами выдаются в просвет кишечника и имеют цилиндрическую форму (высота 18,0—34,9 мкм). Цитоплазма их заполнена вакуолями с секретом и включениями, интенсивно окрашена. Ядра с ядрышками крупные (диаметр 2,2—5,8 мкм), овальные, изредка округлые, смещены в основном к апикальной части клетки, интенсивно окрашены (рисунок, 1).

Пищеварительные клетки у голодных клещей немногочисленны и находятся между секреторными клетками. Они в основном цилиндрической формы с расширенной апикальной частью, но значительно меньших



Эпителиальные клетки средней кишки клеща:

1 — голодных клещей; 2 — через 3 часа (после окончания питания); 3 — через 6 часов; 4 — через 9 часов; 5 — через 12 часов; 6 — через 24 часа; 7 — через 48 часов; 8 — через 72 часа; БМ — базальная мембрана; ВС — вакуоли с секретом; НК — недифференцированные эпителиальные клетки; ОК — отшнуровавшиеся клетки; ПГ — пищевые гранулы; ПК — пищеварительные эпителиальные клетки; СК — секреторные эпителиальные клетки; Я — ядра с ядрышками.

размеров (высота 16,3—26,9 мкм). Цитоплазма их заполнена крупными вакуолями, зернистая, плотная с включениями. Апоикальные и центральные части клеток интенсивно окрашены. Ядра с ядрышками крупные (диаметр 1,9—4,9 мкм), овальные, интенсивно окрашены, смещены к базальной мембране (рисунок, 2).

Недифференцированные (резервные) клетки плоские, малых размеров расположены между оснований секреторных и пищеварительных клеток. Цитоплазма их плотная, с мелкими вакуолями, интенсивно окрашена (рисунок, 1).

На срезах, фиксированных через 3 часа после кормления, заметно, что в кишечнике происходит непрерывное превращение секреторных клеток в пищеварительные и массовое отторжение отдельных клеток в просвет. Пищеварительные клетки крупные (высота 16,5—35,4 мкм), цилиндрической формы с расширенными апоикальными частями, вздутые, со слабо выраженными границами. Цитоплазма их малозернистая, слабо вакуолизирована, не интенсивно окрашена. Однако в вакуолях пищеварительных клеток быстро накапливаются пищевые гранулы неправильной формы, интенсивно окрашенные в черно-бурый цвет. Просвет кишечника на этом этапе пищеварительного процесса заполнен отторгнутыми клетками и их фрагментами. Цитоплазма отторгнутых клеток плотная, зернистая, вакуолизирована, интенсивно окрашена. Вакуоли заполнены мелкими пищевыми гранулами, интенсивно окрашенными в черно-бурый цвет. Ядра с ядрышками при этом приобретают округлую форму. По всей вероятности, в дальнейшем ядра с ядрышками подвергаются распаду. На стенках базальной мембраны также идет образование секреторных и пищеварительных клеток за счет непрерывного роста недифференцированных клеток (рисунок, 2).

Эпителиальные клетки средней кишки и дивертикул через 6 час. после окончания питания сохраняют цилиндрическую форму со слабо выраженными границами. В цитоплазме клеток появляется большее количество вновь образовавшихся пищевых гранул с гладкой поверхностью, но имеются пищевые гранулы с шероховатой поверхностью. Первые интенсивно окрашены в черно-бурый цвет, а пищевые гранулы с шероховатой поверхностью окрашены слабо, и в них идет интенсивный распад с образованием кристаллов. Ядра с ядрышками небольшие (диаметр 1,9—3,2 мкм), овальные, вздутые, смещены к базальной мембране (рисунок, 3).

Через 9 час. после кормления клещей границы эпителиальных клеток средней кишки и дивертикул более четко выражены. Клетки имеют цилиндрическую форму, вздутые, небольшие (высота 8,9—19,4 мкм). Цитоплазма их с вакуолями, зернистая, заполнена пищевыми гранулами, в каждой клетке их от 2 до 7. Окраска пищевых гранул ничем не отличается от предыдущих препаратов (6 час. после кормления). Просвет средней кишки и дивертикул заполнен меньшим количеством отторгнутых клеток и их фрагментов (рисунок, 4).

Через 12 час. после кормления клещей в средней кишке и дивертикулах появляются секреторные эпителиальные клетки, подобные описанным у голодных клещей. Пищеварительные клетки вздутые, небольшие (высота 10,5—18,7 мкм), цилиндрические, со слабо выраженными границами. Цитоплазма их малозернистая, слабо вакуолизирована. В вакуолях клеток имеются пищевые гранулы с разной интенсивностью окраски. В гранулах с менее интенсивной окраской идет распад их с образованием кристаллов. Ядра с ядрышками небольшие (диаметр 1,3—2,9 мкм), вздутые, округлые, ацентричны, окрашены. На стенках базальной мембраны начинается интенсивный рост недифференцированных эпителиальных клеток с плотной, зернистой и интенсивно окрашенной цитоплаз-

мой. Как и на предыдущих препаратах (6 и 9 час. после кормления), в просвете средней кишки и дивертикул наблюдаются отторгнутые эпителиальные клетки и их фрагменты. Цитоплазма этих клеток слабо вакуолизирована, мало зернистая, с небольшим количеством включений, слабо окрашена. Пищевые гранулы также слабо окрашены, и в некоторых из них идет распад с образованием кристаллов (рисунок, 5).

Через 24 час. после кормления клещей эпителиальные клетки средней кишки и дивертикул расширены в апикальных частях (высота 17,9—27,4 мкм), сохраняют цилиндрическую форму. Границы между клетками выражены нечетко. Гранулы с гладкой поверхностью окрашены интенсивнее, чем гранулы с шероховатой поверхностью. Ядра с ядрышками большие (диаметр 1,9—3,5 мкм), вздутые, округлые, ацентричны, окрашены. По сравнению с предыдущими экспозициями (12 час. после кормления) появляется больше секреторных эпителиальных клеток цилиндрической формы (высота 12,3—22,9 мкм) с четко выраженными границами. Цитоплазма их плотная, зернистая, с мелкими вакуолями, которые заполнены секретом. В центрах вакуолей расположены, по всей вероятности, пигментные гранулки с интенсивной окраской. Ядра с ядрышками большие (диаметр 1,9—3,1 мкм), овальные, вздутые, расположены в центральной части клеток (рисунок, 6). Недифференцированные эпителиальные клетки плоские, малых размеров, расположены под секреторными и пищеварительными клетками. Цитоплазма их, плотная, зернистая, вакуолизирована мелкими вакуолями, интенсивно окрашена. Ядра с ядрышками овальные, расположены в центре клетки, интенсивно окрашены. Просвет кишечника заполнен отторгнутыми клетками и их фрагментами.

Через 48 часов после кормления клещей в средней кишке и дивертикулах пищеварительные клетки имеют цилиндрическую форму, большие (высота 12,9—32,8 мкм), вздутые, с расширенными апикальными частями. Цитоплазма их плотная, зернистая, вакуолизирована, окрашена. В вакуолях расположены пищевые гранулы сравнительно малых размеров; по окраске они ничем не отличаются от пищевых гранул предыдущих экспозиций (24 часа после кормления). Секреторные и недифференцированные эпителиальные клетки ничем не отличаются от выше описанных (рисунок, 7).

Через 72 часа после кормления клещей в средней кишке и дивертикулах появляется еще больше секреторных клеток. Цитоплазма их плотная, зернистая, вакуолизирована вакуолями с секретом. Клетки цилиндрической формы с четко выраженными границами. Однако в вакуолях пищеварительных клеток расположены малых размеров пищевые гранулы, с менее интенсивной окраской. В пищевых гранулах идет распад с образованием кристаллов. Ядра клеток крупные (диаметр 3,8—4,8 мкм), вздутые, овальные, ацентричны, окрашены. Просвет кишечника заполнен малым количеством отторгнутых эпителиальных клеток и их фрагментов (рисунок, 8).

Через 144 часа после кормления клещей в средней кишке и дивертикулах кроме пищеварительных появляются в значительном количестве секреторные, а также недифференцированные эпителиальные клетки, подобные описанным у голодных клещей (рисунок, 1). В основном же клетки цилиндрические, большие (высота 27,4—36,3 мкм), вздутые, апикальные части их расширены, границы между ними четко выражены. В пищеварительных и секреторных клетках исчезают пищевые гранулы. Цитоплазма этих клеток зернистая, плотная, вакуолизирована, с включениями, интенсивно окрашена. Ядра с ядрышками большие (диаметр 2,2—5,8 мкм), вздутые, ацентричны, интенсивно окрашены. Просвет кишечника заполнен неотторгнутыми эпителиальными клетками, вдающи-

мися своими апикальными концами в просвет кишечника, в результате чего эпителий приобретает характер многослойного.

**Обсуждение результатов.** Анализ изложенных выше результатов и литературных данных, касающихся строения кишечного эпителия иксодовых клещей (Roesler, 1934; Балашов, 1967), кровососущих и свободноживущих гамазид (Hughes, 1952; Белозеров, 1957; Старовир, 1973; Акимов и др., 1976 и др.), показывает, что клетки кишечного эпителия клещей представлены тремя типами: секреторными, пищеварительными и недифференцированными. Однако у клещей *A. casalis* такое деление применимо лишь для самых начальных и конечных стадий пищеварительного процесса. Соотношение же между тремя описанными типами клеток до сих пор остается спорным.

Эпителиальные клетки у *A. casalis* более крупные и на разных этапах пищеварительного процесса имеют более или менее плотную, зернистую, вакуолизированную, заполненную пищевыми гранулами и включениями цитоплазму. По всей вероятности, все эти морфологические различия эпителиальных клеток кишечника имеют непостоянный характер, зависят от функционального состояния эпителиальных клеток всех участков кишечника и от времени переваривания пищи. Внешне такие функциональные изменения проявляются в том, что в пищеварительных клетках начинается слияние мелких вакуолей в более крупные, заполняющие апикальные и центральные их части. В дальнейшем вакуоли начинают исчезать, а на их месте формируются пищевые гранулы черного цвета. По всей вероятности, внутриклеточное переваривание пищевых гранул идет несинхронно во всех вакуолях одной клетки, поскольку в цитоплазме одновременно встречаются как пищевые гранулы, так и конечный продукт переваривания их содержимого. Важно также отметить, что с началом внутриклеточного переваривания пищевых гранул новые пищевые гранулы в клетках не появляются. По окончании переваривания всех пищевых гранул пищеварительные клетки большей частью подвергаются дегенерации.

В морфо-функциональном состоянии эпителиальных клеток кишечника иксодовых, аргасовых, кровососущих гамазовых и исследованных нами клещей наблюдаются различия более общего характера. Так, у клещей *A. casalis* некоторые клетки эпителия быстро отторгаются в просвет кишечника, а клетки, прикрепленные к базальной мембране, претерпевают дегенеративные изменения. В результате этого пища смешивается с пищевыми включениями и секретом клеток. У аргасовых клещей чаще всего отторгаются в просвет кишечника вместе с цитоплазматическими включениями лишь апикальные части клеток, тогда как сохранившиеся проксимальные части их дегенерируют (Балашов, 1976). У иксодовых клещей происходит массовое разрушение секреторных клеток, их содержимое выходит в просвет кишечника, а часть оставшихся эпителиальных клеток сперва отторгается и лишь затем подвергается растворению (Балашов, 1967). У куриного клеща происходит внутриклеточное переваривание пищи и не наблюдается массового отторжения клеток эпителия в просвет кишечника (Лагутенко, 1962). Исходя из этого, можно сделать вывод, что у клещей *A. casalis* пищеварение не столь специализировано, как у аргасовых клещей, а по сравнению с иксодовыми клещами у них не наблюдается массового разрушения пищеварительных клеток. В этом отношении изучаемых нами клещей нельзя сравнивать с куриным клещом *Dermanyssus gallinae*, с характерной для него облигатной гематофагией. Смешанный тип питания клеща *A. casalis* несмотря на его факультативную гематофагию, обусловил особенности переваривания пищи, которые можно наблюдать и у изученных нами ранее клещей-фитосейд (Акимов, Старовир, 1974, 1976, 1977).

## SUMMARY

Morphofunctional changes in the mid-gut epithelial cells and the diverticulum are studied in *Androlaelaps casalis*. It is determined that the epithelium cells of the guts are represented by three types: secretory, digestive and nondifferentiated. Considerable differences in the cell structure are observed in fasting mites during nutrition at different stages of digestion depending on the degree of cell filling with nutrients. Such functional changes inside the cells are initiated by fusion of small vacuoles into large ones in which food granules are formed. The process of intracellular digestion in the granules proceeds asynchronously. Certain epithelial cells in *A. casalis* are torn away quickly to the gut lumen. Most probably the mites are chiefly characterized not only by abdominal but also intracellular food digestion.

- Акимов И. А., Старовир И. С. Строение пищеварительной системы клещей *Amblyseius andersoni* и *Amblyseius reductus* (Parasitiformes, Phytoseiidae).—Вестн. зоол., 1976, № 4, с. 7—13.
- Балашов Ю. С. Кровососущие клещи (Ixodoidea) — переносчики болезней человека и животных.—Л., 1967, с. 185—196.
- Белозеров В. Н. К биологии и анатомии клеща *Poecilochirus necrophori* (Parasitiformes, Parasitidae) — Зоол. журн., 1957, 36, вып. 12, с. 1802—1813.
- Виноградова Г. А. Материалы по анатомии и гистологии некоторых гамазовых клещей.—Науч. тр. Калинин. отд-ния, МОИП, 1960, № 2, с. 63—73.
- Лагутенко Ю. П. Микроскопическая анатомия некоторых систем органов куриного клеща *Dermanyssus gallinae* (Gamasoidea, Dermanyssidae).—Зоол. журн., 1962, 41, вып. 6, с. 840—853.
- Старовир И. С. Некоторые особенности строения пищеварительной и выделительной систем клеща *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot (Parasitiformes, Phytoseiidae).—Вестн. зоол., 1973, № 5, с. 72—77.
- Roesler R. Histologische, Physiologische und Serologische Untersuchungen über die Verdaung die der Zecken Gattung *Ixodes* Latz.—Z. Morphol. Okol., 1934, 28(3), S. 297—317.
- Chinery W. A. The mid-gut epithelium of the tick *Haemaphysalis spinigera* Neumann 1897.—J. Med. Entomol., 1964, 1(2), p. 206—212.
- Hughes T. The morphology of the gut of *Bdellonyssus bacoti* (Hirst, 1913, Fonseca, 1941).—Ann. trop. Med. Parasitol., 1952, 46, p. 54—60.

Институт зоологии  
АН УССР

Поступила в редакцию  
15.III 1979 г.

УДК 591.141:597

В. А. Заец, А. П. Коваль, Т. А. Калюжная

## К ВОПРОСУ О ВЗАИМООТНОШЕНИИ СКЕЛЕТООБРАЗУЮЩЕЙ И СЛИЗЕОБРАЗУЮЩЕЙ ФУНКЦИИ КОЖИ РЫБ

Кожа рыб выполняет, как известно, ряд важных функций в жизнедеятельности организма, среди которых одной из основных является защитная. Эту функцию могут выполнять и слизь и чешуя, поэтому различают два типа строения кожи в зависимости от того, что является защитой (Plate, 1922; Kann, 1927; Liem, 1967). Причем считают, что у рыб обычно преобладает тот или иной тип кожи (Kann, 1927; Liem, 1967), который определяется степенью дифференцировки эпидермиса еще в процессе эмбриогенеза (Матвеев, 1945).

Проводя сравнительно-эмбриологические исследования строения кожи рыб, Б. С. Матвеев (1960) пришел к выводу, что слизеобразующая и скелетообразующая функции кожи находятся в антогонизме, т. к. выполняют одинаковую роль, и что у разных рыб в зависимости от условий обитания преобладает та или иная функция. Данные, получен-