

УДК 595.422:541+591.461.1

И. А. Акимов, И. С. Старовир

**МОРФО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ  
ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ КЛЕЩА  
*AMBLYSEIUS ANDERSONI* (GAMASOIDEA, PHYTOSEIIDAE)**

Особенности строения и функции пищеварительной системы различных групп клещей-фитосейд изучены недостаточно. Исследованы лишь репродуктивная и пищеварительная системы органов у клеща *Phytoseiulus persimilis* (Петрова, 1970; Старовир, 1973; Акимов, Старовир, 1974). Сведений о системе органов пищеварения клещей-фитосейд других видов, в том числе местных, нет.

**М а т е р и а л и м е т о д и к а.** Работа проводилась с клещами *Amblyseius andersoni* из лабораторной культуры, питавшихся паутиными клещами *Tetranychus cinnabarinus*. Для изучения морфо-функциональных изменений эпителия средней кишки и дивертикул в процессе переваривания клещами пищи фиксировали молодых особей (в основном самок) через различные промежутки времени (1, 10, 20, 30 минут, 3, 9, 12, 24 часа) после питания. Методы фиксации клещей, приготовления и окраски срезов приведены ранее (Старовир, 1973).

**П о л у ч е н н ы е р е з у л ь т а т ы.** Сравнение серийных гистологических срезов позволило подробно изучить морфологические изменения эпителия средней кишки («желудка») и отходящих от него слепых отростков на разных этапах пищеварительного процесса. Особенно хорошо были заметны изменения размера и формы клеток, ядра, а также появление и исчезновение пищевых гранул, включений, зернистости цитоплазмы.

Эпителиальные клетки средней кишки и дивертикул у голодных клещей *A. andersoni* покоятся на тонкой базальной мембране, которая снаружи оплетена сетью взаимно пересекающихся кольцевых и продольных мышечных волокон. В зависимости от функционального состояния клеток в разных участках средней кишки и дивертикул их можно условно разделить на три типа: секреторные, пищеварительные и недифференцированные или резервные (Pawlowsky, Zarin, 1926; Hughes, 1950, 1954; Балашов, 1967 и др.). Секреторные клетки у голодных клещей имеют цилиндрическую форму (высота 12,0—22,9, максимальная ширина 11,2—18,6 мкм), их апикальные части несколько выдаются в просвет кишечника (рисунок, а). Ядра овальные, большие (диаметр 2,7—3,2 мкм), расположены апикально, изредка — в центре. В ядрах находятся ядрышки. Мелкозернистая цитоплазма окрашена умеренно, в апикальной части клетки — более интенсивно. Пищеварительные клетки у голодных клещей немногочисленны и находятся возле секреторных и недифференцированных клеток. Они значительно крупнее последних, вытянутые, с выпуклой апикальной поверхностью. Цитоплазма их равномерно окрашенная, с включениями, сильно вакуолизированная. Ядра большие, круглые, окрашенные, смещены к базальной поверхности, иногда расположены в центре клеток (рисунок, а). Недифференцированные (резервные) клетки намного меньше описанных выше, плоские. Ядра их большие, находятся в центре клеток, интенсивно окрашены. Цитоплазма зернистая, слабо вакуолизированная. Апикальные поверхности клеток чаще

всего прикрыты сверху смыкающимися пищеварительными и секреторными клетками (рисунок, а). Эпителиальные клетки дистальных концов дивертикул ничем не отличаются от описанных выше.

На срезах клещей, фиксированных через 1 минуту после кормления, эпителиальные клетки средней кишки и дивертикул или их базальные части низкие и широкие (высота 3,5—4,8, диаметр 6,5—10,8 мкм) со слабо выраженными границами. Цитоплазма малозернистая, слегка вакуолизирована, слабо окрашена. В цитоплазме клеток расположены 1—3 шаровидных или овальных пищевых гранулы, которые окрашиваются в коричневый (азан), малиновый (ШИК) и синий (БФС) цвета. Апикальные части клеток вместе с ядрами отшнуровываются в просвет кишечника (рисунок, б). В цитоплазме этих клеток также имеются пищевые гранулы, но более мелкие.

Через 10 минут после кормления клещей эпителиальные клетки средней кишки и дивертикул большие, широкие (высота 13,6—20,9, диаметр 18,3—21,8 мкм), со слабо выраженными границами, часто без ядер. Цитоплазма клеток также малозернистая, слабо окрашена, а различного размера пищевые гранулы расположены возле клеточной оболочки и имеют овальную или шаровидную форму (рисунок, в). Отшнуровавшиеся в просвет кишечника клетки имеют более плотную цитоплазму и более мелкие пищевые гранулы (рисунок, б). Эти клетки имеют вид менее дегенерировавших, чем клетки или их фрагменты на базальной мембране.

Эпителиальные клетки средней кишки и дивертикул и их фрагменты на препаратах, сделанных через 20 минут после кормления, цилиндрические, большие, широкие (высота 20,0—21,0, диаметр 19,0—20,9 мкм), вздутые, с расширенными краями, с более четкими границами, часто без ядер. Цитоплазма клеток малозернистая, вакуолизированная, с включениями, слабо и равномерно окрашена. Пищевые гранулы шаровидной и овальной формы крупнее, чем на предыдущих препаратах, и имеют гладкую поверхность. Однако встречаются и старые гранулы с шероховатой поверхностью и кристаллами. Цитоплазма отторгнутых в просвет кишечника клеток не такая плотная, как на препаратах, полученных через 10 минут после кормления. Пищевые гранулы немного больших размеров, как правило, с гладкой поверхностью. Ядра этих клеток овальные, большие, вздутые, ацентричные, окрашенные. Ядрышки расположены в центрах ядер, окрашены (рисунок, г).

Через 30 минут после кормления клещей эпителиальные клетки средней кишки и дивертикул набухшие, вздутые, часто неправильной формы, широкие (высота 17,7—28,5, диаметр 15,7—18,5 мкм), с четко выраженными границами, чаще всего с ядрами. Цитоплазма клеток слегка зернистая, вакуолизированная, с включениями, равномерно окрашена. Апикальные концы клеток вздуты и окрашены интенсивнее. Пищевые гранулы маленькие и сконцентрированы, в основном, возле клеточной оболочки в апикальных концах. Поверхность гранул гладкая. В клетках встречаются кристаллы распавшихся гранул. Ядра клеток большие, овальные, почти круглые, вздутые, ацентричные, окрашенные, с нуклеолями.

Просвет средней кишки и дивертикул заполнен отшнуровавшимися пищеварительными эпителиальными клетками неправильной формы. Цитоплазма их плотная, зернистая, вакуолизированная, с включениями, равномерно окрашена. Различные по размерам пищевые гранулы расположены возле клеточных оболочек и интенсивно окрашиваются. Ядра этих клеток небольших размеров, ацентричные, окрашенные с нуклеолями (рисунок, д).

Через 3 часа после кормления клещей эпителиальные клетки средней кишки и дивертикул кубические (широкие) (высота 12,4—14,3 мкм, диаметр 16,5—18,9 мкм), набухшие, с более четко выраженными границами, чем на препаратах, полученных через 30 минут после кормления. Апикальные поверхности расширены и более интенсивно окрашиваются, чем центральная и базальная части клеток, что связано, вероятно, с окраской секретов клеток. Цитоплазма плотная, зернистая, вакуолизированная, с включениями, окрашена интенсивно. Пищевые гранулы более мелкие, чем на предыдущих препаратах (30 минут после кормления). Они имеют шаровидную и овальную форму. Поверхность одних гладкая, а других — шероховатая. Ядра клеток большие, почти круглые, ацентричные, окрашенные, с центральными нуклеолями. Возле стенок базальной мембраны находятся недифференцированные эпителиальные клетки, которые встречаются чаще, чем на срезах, сделанных через 30 минут после кормления. Просвет средней кишки и дивертикул заполнен меньшим количеством отшнуровавшихся пищеварительных клеток, чем на предыдущих препаратах (30 минут после кормления). Цитоплазма отшнуровавшихся клеток зернистая, вакуолизированная, с включениями, слабо окрашена. Пищевые гранулы очень малых размеров и окрашиваются описанными выше методами. Ядра с ядрышками овальные, слабо окрашены (рисунок, *е*).

Через 9 часов после кормления клещей эпителиальные клетки средней кишки и дивертикул имеют выраженные границы (высота 11,5—13,6, диаметр 10,9—16,5 мкм). Цитоплазма клеток зернистая, плотная, вакуолизированная, с включениями, равномерно окрашена. Шаровидные и овальные пищевые гранулы гораздо больших размеров по сравнению с предыдущими препаратами (3 часа после кормления). Поверхность большинства гранул шероховатая. В гранулах идет интенсивный распад с образованием кристаллов. Ядра в клетках почти круглые, вздутые (диаметр 2,5—2,6 мкм), ацентричные, с нуклеолями. Клетки эпителия при этой экспозиции не имеют явных следов дегенерации. Непрерывный рост недифференцированных молодых клеток приводит к тому, что более старые клетки смыкаются над их поверхностью. Это несколько нарушает видимую картину однослойности расположения эпителиальных клеток. Возле стенок базальной мембраны расположены недифференцированные эпителиальные клетки с более интенсивно окрашенной цитоплазмой. Как обычно, в просвете средней кишки и дивертикул находятся отшнуровавшиеся пищеварительные клетки, внешне сходные со слабо дифференцированными клетками. Цитоплазма их малозернистая и слегка вакуолизированная, с включениями, слабо окрашена. Пищевые гранулы очень малых размеров, окрашены, в некоторых из них идет распад с образованием кристаллов (рисунок, *ж*).

Через 12 часов после кормления эпителиальные клетки средней кишки и дивертикул расширены в апикальных концах (высота 15,3—16,3, диаметр 12,6—13,5 мкм), равномерно окрашены. Между клетками четко выражены границы, однако пищевые гранулы гораздо крупнее. В гранулах с шероховатой поверхностью идет интенсивный распад с образованием кристаллов. Процесс неравномерного роста клеток, отмеченный при 9-часовой экспозиции, проявляется еще ярче. Следствие этого — расположение эпителиальных клеток, производящее впечатление двуслойности. Можно предположить, что в данном случае наблюдается недоведенный до конца процесс отторжения эпителиальных клеток в просвет кишечника. Полностью отшнуровавшихся клеток, которые заполнили бы просвет кишечника, в данном случае нет. Этот интенсивный рост обеспечивается недифференцированными клетками (рисунок, *з*).

Через 24 часа после кормления клещей в средней кишке и дивертикулах появляются не только пищеварительные, но и секреторные эпителиальные клетки, подобные описанным у голодных клещей (рисунок, а). В основном эти клетки цилиндрические, вздутые, большие, широкие (высота 12,0—22,0, диаметр 11,2—18,6 мкм), апикальные концы их расширены, границы между ними четко выражены. В секреторных клетках нет пищевых гранул, а ядра смещены к апикальной поверхности. Цитоплазма секреторных и пищеварительных клеток плотная, зернистая, вакуолизированная, с включениями, равномерно окрашена. Ядра ацентричные, овальные, почти круглые, большие, вздутые (диаметр 2,7—3,2 мкм), окрашены. Ядрышки, расположенные в центрах ядер, окрашены интенсивнее нуклеоплазмы. В пищеварительных клетках исчезают пищевые гранулы, так хорошо видные на предыдущих препаратах. Просвет средней кишки и дивертикула заполнен неотторгнутыми эпителиальными клетками, вдающимися своими апикальными концами в просвет кишечника (рисунок, и), в результате чего эпителий приобретает характер многослойного.

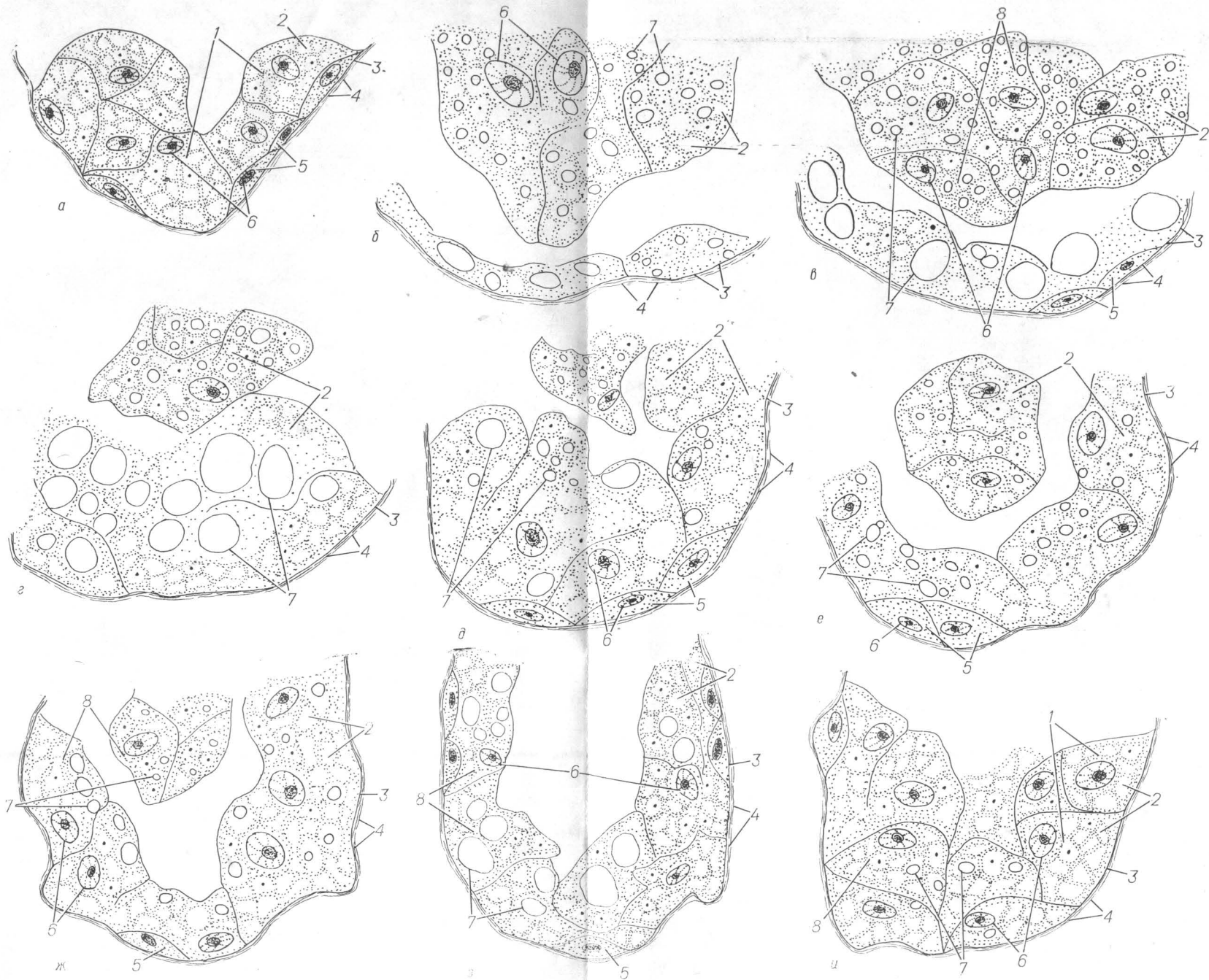
Обсуждение результатов. На гистологических препаратах исследуемых нами клещей видно, что в разные сроки после кормления, т. е. на разных этапах пищеварительного процесса форма клеток эпителия средней кишки различна. При этом заметить какие-либо морфологические различия между секреторными и пищеварительными клетками не удастся. Изучив последовательные серии гистологических срезов, отмечаем, что видоизменение клеток средней кишки и дивертикула подчинено определенному ритму. Так, сразу после принятия пищи клетки заполняются пищевыми гранулами, которые имеют шаровидную или овальную форму, шероховатую или гладкую поверхность. Клетки становятся крупными, широкими, без четко выраженных границ. А через 20—30 минут после этого клетки приобретают более вытянутую цилиндрическую форму. В цилиндрических клетках начинается, вероятно, синтез пищеварительных ферментов. С выделением накапливающихся ферментов заканчивается цикл секреторной деятельности клетки. Фактически, каждая клетка эпителия функционирует лишь один цикл, так как он завершается полной ее дегенерацией. Взамен разрушающихся клеток на базальной мембране появляются молодые клетки, которые и повторяют цикл. В каждой клетке в процессе прохождения ею одного цикла наблюдаются морфо-функциональные изменения, связанные прежде всего с состоянием пищевых гранул, которые увеличиваются в объеме, а затем подвергаются распаду. При этом форма и размеры пищевых гранул у различных видов клещей различны. У *Amblyseius andersoni* в каждой клетке всего лишь несколько (обычно 1—2) очень крупных гранул, в то время, как у *Phytoseiulus persimilis* в каждой клетке много мелких, а затем более крупных пищевых гранул (Акимов, Старовир, 1974). После однократного принятия пищи этот цикл повторяется каждые 30 минут у *A. andersoni* и каждые 10—15 минут у *Ph. persimilis* (Акимов, Старовир, 1974). Однако до полного освобождения кишечника от остатков пищи требуется, по нашим данным, у *Ph. persimilis* до 12 часов, а у *A. andersoni* — свыше 12 часов. Через 24 часа после кормления клещей *Ph. persimilis* и *A. andersoni* клетки средней кишки дивертикула не отличаются от клеток голодных клещей. У тех и других видны вздутые, большие секреторные клетки. На гистологических препаратах мы не обнаружили морфологических различий между клетками средней кишки и дивертикула. Поэтому можно утверждать, что секреторным и пищеварительным клеткам клещей-фитосейид, так же как и клеткам курино клеща (Лагутенко, 1962), не присуща строгая локализа-

ция на определенных участках средней кишки. Однако синхронность функционального состояния клеток центральной части средней кишки и дивертикул не сохраняется. Создается впечатление, что циклы смены функционального состояния клеток этих участков средней кишки сдвинуты по времени на 5—15 минут.

Необходимо подчеркнуть видовые различия, наблюдаемые в морфо-функциональном состоянии клеток эпителия средней кишки у исследованных фитосейд. У вида *Ph. persimilis* эпителиальные клетки большей частью не отторгаются в просвет кишечника, а дегенерируют, будучи прикрепленными к базальной мембране. В результате этого пища смешивается с пищевыми гранулами и секретом зрелых эпителиальных клеток (Акимов, Старовир, 1974). У клещей *A. andersoni* некоторые клетки быстро отторгаются в просвет кишечника, а клетки, прикрепленные к базальной мембране, претерпевают глубокие дегенеративные изменения. В данном случае, вероятно, дегенеративные изменения эпителия на базальной мембране имеют столь ярко выраженный характер из-за того, что молодые недифференцированные клетки, заменяющие собой зрелые клетки, недостаточно многочисленны и сразу же, еще в молодом возрасте, начинают функционировать, отторгаясь в просвет. Неодинакова также и скорость завершения переваривания пищи у изученных видов фитосейд. К тому времени все клетки эпителия средней кишки становятся похожими на секреторные. У сытых клещей очень трудно идентифицировать типы клеток кишечного эпителия, так как они слишком слабо специализированы. Не исключено, что у исследованных видов фитосейд условное деление клеток на типы отражает их различные функциональные состояния, а не специализацию эпителиальных клеток. Вместе с тем, различия между функционирующими и недифференцированными (резервными) клетками достаточно четкие. Поэтому можно считать, что в основном клетки не специализированы, полифункциональны. Кроме функции секреции и переваривания они, по всей вероятности, выполняют также функцию всасывания.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Акимов И. А., Старовир И. С. Морфо-функциональные особенности пищеварительной системы клещей *Phytoseiulus persimilis* (Gamasoidea, Phytoseiidae).— Вестн. зоол., 1974, № 4, с. 60—64.
- Балашов Ю. С. Кровососущие клещи (Ixodoidae) — переносчики болезней человека и животных. Л., «Наука», 1967, с. 185—196.
- Лагутенко Ю. П. Микроскопическая анатомия некоторых систем органов куриного клеща (*Dermanyssus gallinae* (Gamasoidea, Dermanyssidae).— Зоол. журн., 1962, 41, вып. 6, с. 840—853.
- Пегрова В. И. Половая система хищного клеща *Phytoseiulus persimilis* А-Н. Тезисы докладов второго акарологического совещания. ч. 2. К., «Наукова думка», 1970, с. 68—70.
- Старовир И. С. Некоторые особенности строения пищеварительной системы клеща *Phytoseiulus persimilis* (Parasitiformes, Phytoseiidae).— Вестн. зоол., 1973, № 5, с. 72—77.
- Hughes T. E. The physiology of the alimentary canal of *Tyroglyphus farinae*.— Quart. Journ. Microscop. Sci., 1950, 91, 1, p. 45—61.
- Hughes T. E. Some histological changes which occur in the gut epithelium of *Ixodes ricinus* female during gorging and up to oviposition.— Ann. Trop. Med. and Parasitol. 1954, 48, 4, p. 397—404.
- Rawlowsky E. N. and Zarin E. L. On the structure and ferments of the digestive organs of Scorpions.— Quart. Journ. Microscop. Sci., 1926, 70, 2, p. 221—261.



Эпителиальные клетки средней кишки клеща:

*a* — голодных клещей (через 48 часов после окончания питания); *б* — через 1 мин.; *в* — через 10 мин.; *г* — через 20 мин.; *д* — через 30 мин.; *е* — через 3 часа; *ж* — через 9 часов; *з* — через 12 часов; *и* — через 24 часа после окончания питания; 1 — секреторные клетки; 2 — вакуоли с секретом; 3 — базальная мембрана; 4 — мышечные волокна; 5 — недифференцированные эпителиальные клетки; 6 — ядра с ядрышками; 7 — пищевые гранулы; 8 — пищеварительные клетки.