

- Richard J. Cercariae of Microphallidae determination of the genera *Microphallus* Ward, 1901 and *Maritrema* Nicoll, 1907 according to chaetotaxy // *Parasitology*.—1977.—75.— P. 31—43.
- Richard J., Prevot G. Étude comparée de la repartition des cils chez quelques espèces de Microphallidae Travassos, 1920 // *Z. Parasitenkunde*.—1976.—43.— S. 71—88.

Симферопольский государственный университет
им. М. В. Фрунзе

Получено 23.01.85

УДК 595.427 : 591.132+591.434

И. А. Акимов, В. Т. Горголь

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСНОВЫ ТРОФИЧЕСКОЙ СПЕЦИАЛИЗАЦИИ К ХИЩНИЧЕСТВУ КЛЕЩА *CHEYLETUS ERUDITUS* (TROMBIDIFORMES, CHEYLETIDAE)

Специализированные хищные клещи-хейлетиды давно привлекают к себе внимание как возможные регуляторы численности вредных насекомых и клещей, например, в борьбе с клещами амбарного комплекса (Pulpan, Verner, 1965). Однако до настоящего времени морфологическая и функциональная специализация к хищничеству у наиболее массового вида — клеща *Cheyletus eruditus* исследована фрагментарно и касается, в основном, его пищеварительных ферментов (Горголь, Барабанова, 1979). В настоящей работе рассматривается сопряженность пищедобывающей деятельности хищника с морфологической и функциональной специализацией органов пищеварения.

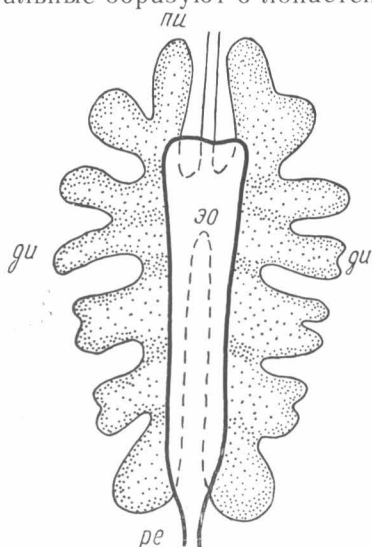
Материал и методы. Процесс питания клещей в естественных и искусственных условиях изучался на взрослых самках. Для гистофизиологических и морфологических исследований использовали голодных, питающихся и закончивших прием пищи взрослых самок *Ch. eruditus*, применяли описанные ранее (Акимов, Горголь, 1984; Горголь, 1985) методы световой микроскопии.

Результаты. Наблюдения показывают, что для *Ch. eruditus* основными критериями выбора той или иной жертвы являются, в первую очередь, ее доступность, толщина и степень склеротизации покровов, а также соответствие размеров жертв размерам хищника. В меньшей степени на выбор жертвы оказывает влияние ее подвижность (Горголь, 1985). Этим, вероятно, можно объяснить преимущественное питание хищников акаридными и другими клещами, мелкими насекомыми и их яйцами (Hughes, 1959; Волгин, 1969).

Стереотип процесса питания *Ch. eruditus* включает такие этапы пищевого поведения, как приближение, осязание, захват, обездвиживание, прокалывание и высасывание. Хищник хватает жертву чаще всего за конечность, причем хелицеры прокалывают мембрану между члениками. Акт питания хищника непрерывный, начинается спустя несколько секунд после обездвиживания жертвы и длится от 10 мин до 2 ч (в среднем 25—30 мин). При искусственном прерывании акта питания клещи, обездвиженные *Ch. eruditus*, погибают, сами хищники к таким жертвам не возвращаются, а начинают поиск новых — подвижных и живых. Скорость насыщения и количество поглощаемой пищи зависят от физиологического состояния *Ch. eruditus*. Наблюдения показали, что кроме гемолимфы жертвы в кишечник хищника в небольшом количестве поступают и непереваренные остатки пищи жертвы.

Кишечник клещей *Ch. eruditus* принадлежит к тромбидиформному типу (Reuter, 1909; Hughes, 1959) и состоит из глотки, пищевода, средней кишки, экскреторного органа и задней кишки — ректума. Центральным его отделом является средняя кишка (рис. 1). Она состоит из двух симметричных, слепых на оральном и аборальном концах мешков — дивертикулов, сросшихся над второй и третьей парой ног в непарный, мор-

фологически слабо выраженный отдел — желудок. Дивертикулы тесно прилежат к органам репродуктивной системы, «мозгу», и экзокринным железам, а по дорсомедиальной линии — к боковым стенкам экскреторного органа, но не имеют с ним анатомической связи. Размеры дивертикул зависят от степени наполнения их пищей. Внутренние, примыкающие к экскреторному органу, стенки дивертикулов гладкие, а латеральные образуют 6 лопастей, выемки между которыми могут достигать



3/4 ширины дивертикулов (60—70 мкм). По сравнению с паразитическими хейлетидами (Акимов, Горголь, 1984; Горголь, 1985) анатомическое расчленение кишечника *Ch. eruditus* выражено сильнее. Стенка средней кишки *Ch. eruditus* трехслойная, состоит из наружного нерегулярного слоя немногочисленных миофибрилл, не клеточной соединительнотканной мембраны и выстилающего ее внутреннего слоя эпителиальных клеток. Клетки кишечного эпителия по ряду морфологических особенностей подразделяются на недифференцированные и функционально активные.

Рис. 1. Схема строения пищеварительной системы *Ch. eruditus*.

Мелкие, разнообразные по форме недифференцированные клетки образуют однослойный — местами многорядный — эпителий высотой 2—6 мкм. Цитоплазма их не имеет четкой полярности и включений, окрашивается со средней интенсивностью. Ядра клеток овальные (1,4 × 1,6 мкм), располагаются у базальной мембраны, богаты РНК. Недифференцированные клетки встречаются на всех участках средней кишки, но наиболее многочисленны они в выемках лопастей (рис. 2, а) после поступления новых порций пищи в начале пищеварения. Недифференцированные клетки — обязательный компонент эпителия средней кишки у многих групп клещей (Hughes, 1959; Балашов, 1967; Акимов, 1985) и представляют собой камбиальные элементы, за счет последующей пролиферации которых происходит образование функционально активных клеток. Функционально активные клетки однотипны, но обладают большой функциональной пластичностью и в процессе жизнедеятельности подвергаются значительным изменениям. Эти изменения связаны с режимом питания хищников, происходят циклично и выражаются в двух морфофункциональных состояниях, наиболее контрастных при сравнении эпителия у длительное время голодавших (от 4 сут до 2 недель) и сытых (питание с кратковременными перерывами).

У голодных клещей эти клетки по структуре соответствуют секреторным, неоднократно описанным при исследовании пищеварительной системы акародных клещей (Hughes, 1959; Беккер, 1959; Акимов, 1985). Они пирамидальны, высотой от 15 до 24 мкм, располагаются по всей внутренней поверхности кишечника, но на вентральной и особенно в зонах выемок количество их значительно больше. Цитоплазма клеток заполнена многочисленными, деформирующими друг друга вакуолями (от 0,5 до 6 мкм в диаметре), у которых интенсивно окрашиваются лишь их периферические зоны, из-за чего на срезах они выглядят пустыми. Наименьшие по размерам вакуоли кортикального слоя окрашиваются азаном в слабо сиреневый цвет (рис. 2, б). Немногочисленные цитоплазматические структуры в таких клетках сосредоточены в узких межвакуо-

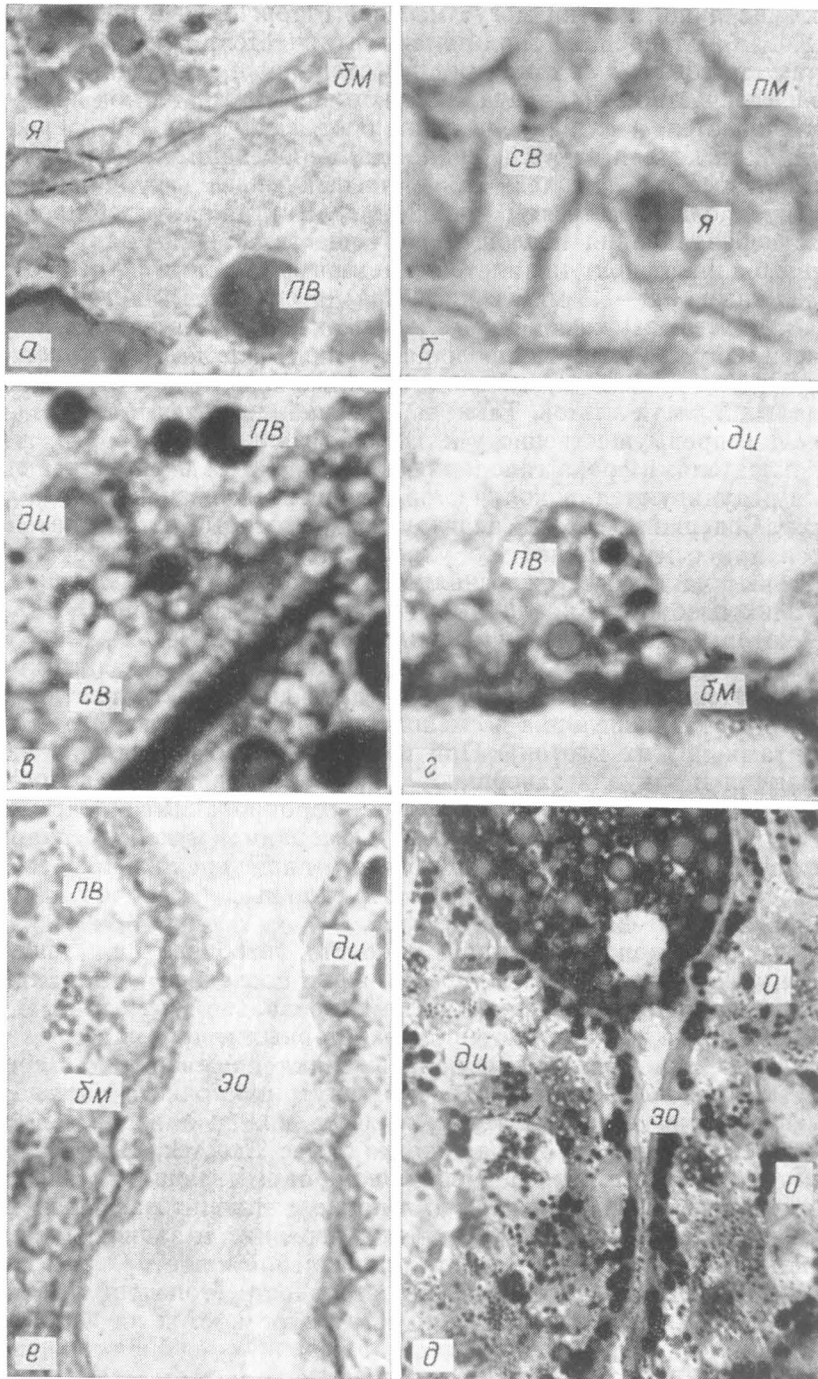


Рис. 2. Микроскопическое строение отделов кишечника:

a — недифференцированные клетки ($\times 140$); *б-г* — функционально активные клетки ($\times 280$, $\times 140$, $\times 140$); *д* — продольный срез задних дивертикулов ($\times 140$), *е* — продольный срез экскреторного органа ($\times 280$); *бм* — базальная мембрана; *о* — осмиофильные включения; *ли* — пищевод; *пв* — пищеварительные вакуоли; *пм* — плазматическая мембрана; *ре* — ректум; *ди* — дивертикулы; *св* — секреторные вакуоли; *я* — ядро; *зо* — экскреторный орган.

лярных пространствах и околядерной зоне, ядра — однородны, овальные ($3,6 \times 6,5$ мкм), располагаются у базальной мембраны. При длительном голодании *Ch. eruditus*, а также при поступлении в полость кишеч-

ника клеща пищи, клетки могут массово отторгаться в просвет кишечника. Новая их генерация значительно отличается от предыдущей и характеризуется быстрыми темпами дифференцировки. Спустя 1—2 ч после питания количество этих, вначале немногочисленных, клеток прогрессивно увеличивается, а их вакуоли заполняются гомогенным содержимым. Судя по окраске, эти вакуоли аналогичны пищеварительным вакуолям, или фаголизосомам (Уголев, 1985), клещей многих групп и содержат гликопротеиновые комплексы (рис. 2, в, з). Внутри вакуолей происходит процесс переваривания поглощенных веществ. Мелкие вакуоли сосредоточены в апикальной зоне клеток, а немногочисленные (3—10 на срезе) более крупные (6,8—8,5 мкм в диаметре) — смещены к центру. Остальную часть цитоплазмы, как и у голодных клещей, занимают неокрашивающиеся вакуоли, которые после появления в клетках окрашивающихся вакуолей могут сливаться в одну большую вакуоль, отесняя ядро к апикальной части клеток. Такие клетки наблюдаются в стенке кишечника редко, преимущественно у длительно голодавших особей, и могут быть показателями срока голодания клещей. Затем неокрашивающиеся вакуоли редуцируются, а количество окрашенных незначительно увеличивается. Содержимое их диспергируется, некоторые из них интенсивно чернеют при осмиривании, что указывает на присутствие липидов. В базальных частях клеток выявляется гликоген и мукополисахариды. В вакуолях изобилуют различные гранулярные включения, большинство из которых, как и у клеща *Anystis* sp. (Wright, Newell, 1964), представляют собой балластные вещества, появившиеся в результате усвоения нутриентов. Периодически сменяя друг друга такие клетки отторгаются в просвет кишечника и смешиваются с его содержимым (пищей, фрагментами других клеток). При этом их плазматические мембраны разрушаются и вакуоли завершают цикл переваривания в полости кишечника. Их поверхность уплотняется сорбированными частичками, содержит элементы перитрофической мембраны (мукополисахариды), присутствующей при процессах полостного пищеварения (Уголев, 1985; Акимов, 1985). Они претерпевают деструктивные изменения и превращаются в глыбки фекального материала.

По мере расходования пищи скорость возобновления кишечного эпителия уменьшается. Клетки, поглотившие последние ее порции, длительное время остаются прикрепленными к базальной мембране. В дальнейшем они снова приобретают вид секреторных и поглощают балластные вещества, повторяя таким образом цикл пищеварения. Вероятно, многократным вовлечением в процессы внутриклеточного пищеварения балластных трудноперевариваемых веществ можно объяснить высокую устойчивость хищников к голоданию до 2 мес (Wozzek, 1959).

Эпителиоциты стенок средней кишки, примыкающих к экскреторному органу, первыми вовлекаются в процесс эндоцитоза. Затем в него включаются клетки латеральных стенок передних и задних дивертикулов и, наконец, последними — клетки дорсальной и вентральной поверхностей средней кишки. Такая последовательность (топографическая цикличность) четко прослеживается по структуре клеток на гистологических препаратах и при визуальных наблюдениях за окраской отделов кишечника.

Фекалии аккумулируются в средней кишке и сохраняются до конца его жизни, не поступая в экскреторный орган и не выделяясь во внешнюю среду (рис. 2, д, е), как это наблюдается у некоторых паразитических хейлетид (Акимов, Горголь, 1984). Это еще раз подтверждает общепринятое мнение (Hughes, 1959) о том, что кишечник у *Ch. eruditus* замкнут слепо.

Обсуждение результатов. Активное хищничество *Ch. eruditus* сопряжено с наличием у него колюще-сосущего ротового аппарата (Hughes, 1959; Горголь, 1985) и специализированного кишечника тромбидоформного типа в его классическом варианте (Reuter, 1909), при котором сред-

няя кишка замкнута слепо и не сообщается с экскреторным органом. Специализация такого кишечника к активному хищничеству определяется рядом его черт и, прежде всего, осуществляемой путем морфонекротической регенерации (Уголев, 1984) высокой степенью обновления и подчиненной прерывистому режиму питания циклическостью функционирования однотипного, но очень динамичного кишечного эпителия. Для *Ch. eruditus* характерна топографическая дифференциация функционального состояния клеток кишечного эпителия.

Все эти черты связаны, как уже указывалось, с характером, количеством и режимом поступления в кишечник клеща пищи. Последняя, благодаря способу ее поглощения и внекишечному пищеварению, представляет жидкие и лизированные ткани жертвы без значительного количества балластных веществ (Горголь, Барабанова, 1979; Горголь, 1985). Она поступает крупными порциями через неравные промежутки времени, в течение которых клещ может голодать.

Специфической особенностью клеток кишечного эпителия *Ch. eruditus* является их полифункциональность — одновременное участие в процессах секреции, пищеварения и всасывания, причем способность к секреции преобладает на всех этапах их жизненного цикла и особенно сильно проявляется у клещей, голодавших длительное время. Постоянно осуществляемая голокриновым способом экструзия кишечными клетками ферментов обеспечивает и постоянную готовность хищника к приему и переработке значительного количества пищи. При этом количество пищеварительных вакуолей, в которых осуществляется процесс внутриклеточного пищеварения, невелико. Часть из них после деструкции клеток попадает в полость кишечника и принимает участие в полостном пищеварении. Все это приводит к тому, что после переработки уже в полости кишечника пища становится доступной для прямого всасывания и транспорта в контактирующие со средней кишкой органы. На возможность и реальность такого процесса может указывать ацидофильность мембран контактирующих органов (рис. 2, *д*), что характерно для участков мембран с усиленным транспортом веществ сквозь них (Уголев, 1985).

В целом, можно заключить, что у хищного клеща *Ch. eruditus* функционально преобладает полостное пищеварение, а внутриклеточное играет менее значительную роль. Так как пища этого сосущего хищника высококалорийна и содержит незначительное количество балластных веществ, то при усвоении даже больших ее объемов количество фекалий невелико и не требует их немедленной эвакуации. К тому же эти остатки постоянно и многократно вовлекаются вместе с новыми порциями пищи в процессы внутриклеточного пищеварения, что увеличивает степень их гидролиза. Вероятно, даже предельное накопление фекалий в полости кишечника не затрудняет его функционирования на всем протяжении жизни хищников.

Показателем хищничества *Ch. eruditus* может служить также и фитолитический индекс (соотношение расщепления гликогена и крахмала), который у этого вида сдвинут в сторону преобладания гидролиза гликогена (Горголь, Барабанова, 1979) — характерного для животных полисахарида. По этому показателю *Ch. eruditus* можно считать более физиологически специализированным хищником, чем высокоэффективных и успешно применяемых в биометодике (Акимов, Колодочка, 1984) клещей — фитосейд.

Morphological and Functional Grounds of Trophic Specialization of a Predaceous Mite, *Cheyletus eruditus* (Trombidiformes, Cheyletidae). Akimov I. A., Gorgol V. T.— *Vestn. zool.*, 1987, No. 5.— Consistence of the feeding activity and morphological and functional intestine specialization in *Ch. eruditus* are considered. It is shown that feeding behaviour stereotype (active predation) is integrated with piercing and sucking mouthpart, furnishing extraintestinal treatment and absorption of a massive food, as well as with structural and functional peculiarities of the closed intestine of Trombidiomorph type.

In predation specialization, the topographic differentiation and cyclis function of the epithelium and its polyfunctionality with predominance of cell secretion activity play the most important role. The leading digestion type in *Ch. eruditus* is thus cavital digestion.

- Акимов И. А. Биологические основы вредоносности акариодных клещей.— Киев: Наукова думка, 1985.— 160 с.
- Акимов И. А., Горголь В. Т. Строение и функции пищеварительной системы клеща *Bakericheyla chanaui* (Trombidiformes, Cheyletidae) — эктопаразита птиц // Паразитология.— 1984.— 18, вып. 1.— С. 15—23.
- Акимов И. А., Колодочка Л. А. Экологические основы использования клещей-акарифагов // Защита растений.— 1986.— № 8.— С. 20—21.
- Балашов Ю. С. Кровососущие клещи (Ixodoidea) переносчики болезней человека и животных.— Л.: Наука, 1967.— 318 с.
- Беккер Э. Г. Родственные связи клещей по анатомическим данным // Вест. МГУ.— 1957, № 4.— С. 3—16.
- Волгин В. И. Клещи семейства Cheyletidae мировой фауны.— Л.: Наука, 1969.— 432 с.
- Горголь В. Т. Особенности строения и функционирования пищеварительной системы некоторых клещей хейлетид в связи с их хищничеством и паразитизмом: Авторефер., дис. ... канд. биол. наук.— Киев, 1985.— 22 с.
- Горголь В. Т., Барабанова В. В. Активность некоторых пищеварительных ферментов как показатель хищничества клеща *Cheyletus eruditus* (Schrank) (Trombidiformes, Cheyletidae) // Докл. АН УССР, сер. Б.— 1979.— № 10.— С. 855—858.
- Уголев А. М. Эволюция пищеварения и принципы эволюции функций.— Л.: Наука, 1985.— 544 с.
- Voczek J. Biologia i ekologia sierporza rozkruszkowca (*Cheyletus eruditus*) (Schrank, 1781) (Acarina, Cheyletidae) // Pr. nauk. Inst. Ochrony Roślin.— Warszawa.— 1959, 1, 2.— P. 175—229.
- Hughes T. E. Mites or the Acari.— London: Althon, 1959.— 227 p.
- Pulpan J., Verner P. H. Control of Tyrophagus mites in stored grain by predatory mite *Ch. eruditus* (Schrank) // Can. J. Zool.— 1965, 43, N 3.— P. 417—433.
- Reuter E. Zur Morphologie und Ontogenie der Acariden mit besonderer Berücksichtigung von *Pediculopsis graminum* (Reuter) // Acta. Soc. Sci. fenn., 1909, 36.— 228 p.
- Wright K. A., Newell J. M. Some observations on the fine structure of the midgut of the mite *Anystis* sp. // Ann. entomol. Soc. Amer.— 1964, 57.— P. 694—693.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР

Получено 4.02.85

УДК 611.423 : 611.737/8

Л. А. Антоненко

О СТРОЕНИИ ЛИМФАТИЧЕСКОГО РУСЛА СКЕЛЕТНЫХ МЫШЦ

Известно, что сосудистая часть лимфатической системы представлена протоками различного калибра, начинается капиллярами и их концевыми расширениями, охватывающими элементы тканей, и являются системой оттока жидкостей от тканей к сердцу. Проницаемость стенок лимфатических капилляров облегчается тем, что они состоят из одного слоя эндотелиоцитов. Интерес к изучению этой системы, особенно у человека, велик в связи с установлением факта метастазирования возбудителей патологических процессов по лимфатическим сосудам. А так как принцип их строения и функционирования у всех теплокровных позвоночных одинаков, то и явления метастазирования по ним патологических образований являются общими для животных и человека.

Как правило, лимфатические сосуды изучались по топографическому принципу: для каждого конкретного органа или ткани, и поэтому степень их изучения различная. Пожалуй, слабее всего изучены эти сосуды в поперечнополосатой мускулатуре, хотя изучением их занимались многие морфологи (Жданов, 1952; Чавлытко, 1957; Кефели, 1958; Гацалов, 1966, Чернышенко и др., 1985 и др.).

Еще до недавнего времени считалось, что в мышцах холоднокровных позвоночных этих сосудов вообще нет (Иосифов, 1931). Лишь сравнительно недавно В. В. Федяй