

УЛЬТРАТОНКОЕ СТРОЕНИЕ СРЕДНЕГО ОТДЕЛА  
КИШЕЧНИКА НИМФ *ORNITHODOROS PAPILLIPES*  
(ACARINA, ARGASIDAE) В ПЕРИОД УСВОЕНИЯ КРОВИ

Ю. С. Балашов, А. С. Райхель

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

В эпителии средней кишки нимф клеща *O. papillipes* по ультраструктурным особенностям выявлены 3 типа клеток: резервные, пищеварительные и секреторные. На первой стадии пищеварения доминируют резервные и секреторные, а на второй — пищеварительные клетки. Одни и те же пищеварительные клетки усваивают кровь как путем фагоцитоза форменных элементов, так и пиноцитозом ее жидких компонентов, причем эти процессы сходны с таковыми у иксодовых клещей.

У аргасовых клещей, как и у иксодовых, существуют глубокие различия в цитологической структуре средней кишки голодных и напивавшихся особей в связи со значительными морфо-физиологическими изменениями в организме, индуцируемыми процессом кровососания.

Методами световой микроскопии были достаточно подробно изучены строение кишечника и особенности пищеварения у нескольких видов аргасовых клещей. В среднем отделе кишечника этих животных было выявлено три основных типа клеток (резервные, пищеварительные и секреторные), прослежены гистофизиологические изменения при переваривании поглощенной крови и установлено доминирование внутриклеточного типа пищеварения (Балашов, 1957, 1961, 1967; Tatchell, 1962, 1964; Sonenshine, Gregson, 1970; Gurgis, 1971; Khalil, 1971; Grandjean, Aeschlimann, 1973). В то же время оставались невыясненными ультраструктурные особенности этих трех типов клеток, их взаимоотношения и изменения по ходу пищеварения. Методами электронной микроскопии изучали среднюю кишку у клеща *O. moubata* (Aeschlimann, Ryhiner, 1970; Grandjean, Aeschlimann, 1973), но эти работы носят характер предварительных сообщений и не отвечают на поставленные вопросы.

Ранее нами (Балашов, Райхель, 1977) было исследовано ультратонкое строение средней кишки голодных нимф *O. papillipes*. В настоящем сообщении рассматриваются электронно-микроскопические особенности средней кишки нимф того же вида на разных сроках после кровососания

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использовали нимф второго возраста *O. papillipes* из лабораторной культуры. Клещей кормили на морских свинках и исследовали на следующие сроки после питания: 2 ч, 3 и 10 сут.

Препаровку, фиксацию и заливку производили по описанной ранее методике (Балашов, Райхель, 1974, 1976б). Ультратонкие срезы изготовляли на ультрамикротоме ЛКВ-III и изучали в электронном микроскопе Tesla BS-613.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Первая стадия пищеварения — 2 ч после питания. Сразу после питания, несмотря на выделение части воды с коксальной жидкостью, кишечник нимф *O. papillipes* остается сильно растянутым и заполнен сгущенной плазмой и целыми эритроцитами крови хозяина. Эпителиальные клетки стенки кишечника значительно уплощены (рис. 1). Существенных отличий в их ультраструктуре от описанной для стадии голодания обнаружено не было (Балашов, Райхель, 1977).

3—4 сут после питания. Нелизировавшие эритроциты крови встречаются в просвете кишечника сравнительно редко, содержимое последнего представлено гомогенным электронноплотным веществом. В желудке и передних дивертикулах имеется большое количество булавовидных клеток, отличающихся электронноплотной цитоплазмой (рис. 2). Они содержат крупные (до 5 мкм) вакуоли с мелкозернистым содержимым низкой электронной плотности. В цитоплазме этих клеток располагаются и более мелкие вакуоли с таким же содержимым. Описываемые вакуоли, преимущественно мелкие, располагаются непосредственно под плазматической мембраной, причем часто не полностью ограничены ею от просвета кишечника (рис. 3). У поверхности клеток в последнем нередко лежат участки, сходные с содержимым вакуолей. Апоикальная поверхность подобной клетки обладает сложной конфигурацией, микроворсинки встречаются редко. Структур, связанных с эндоцитозом, на поверхности этих клеток обнаружено не было. Однако в цитоплазме имеются электронноплотные включения, без сомнения являющиеся гематиновыми гранулами (рис. 2, 3). Цитоплазма богата гранулярным ретикулумом, цистерны которого расширены и содержат электроннопрозрачное вещество. По своим особенностям данные клетки соответствуют секреторному типу.

Основная масса эпителиальных клеток, образующих стенку средней кишки в это время, по своим ультраструктурным признакам сходна с резервными клетками голодных нимф. Однако в большинстве из них заметно увеличение числа цистерн гранулярного эндоплазматического ретикулума. Их удлиненные профили образуют параллельные группы. В цитоплазме имеется большое число свободных рибосом. Эти признаки свидетельствуют о происходящей в данных клетках дифференцировке. Следующий этап развития резервных клеток представлен на рис. 4. На выпуклой апоикальной поверхности клетки между микроворсинками изредка располагаются пиноцитозные пузырьки, фагосомы же еще отсутствуют. Цитоплазма заполнена округлыми и овальными цистернами гранулярного ретикулума. Как и у *H. asiaticum* (Райхель, 1975а), во многих цистермах в данном случае также обнаружены каплевидные сгущения электронноплотного вещества. В подобных клетках многочисленны пластинчатые комплексы (комплексы Гольджи), для которых характерна ярко выраженная полярность (рис. 5). Цистерны на проксимальном полюсе заполнены веществом умеренной электронной плотности, цистерны дистального полюса содержат электронноплотное вещество. Сходное вещество имеется в округлых тельцах, располагающихся вблизи дистального комплекса. В цитоплазме, помимо этих телец, встречаются более крупные тела, заполненные веществом точно такой же природы. Как показали специальные исследования (Райхель, 1975а, 1975б), подобным образом в комплексе Гольджи происходит формирование первичных лизосом, содержащих гидролитические ферменты. В данном случае последние, по всей видимости, накапливаются в виде более крупных гранул.

Вторая стадия пищеварения — 10 сут после питания. Содержимое кишечника представлено крупными и мелкими кристаллами гемоглобина, располагающимися в гомогенном электронноплотном матриксе. Кишечный эпителий состоит из пищеварительных клеток на самых разных стадиях дифференцировки и усвоения крови.

Появляются клетки, обладающие крупными размерами и булавовидной формой. Их цитоплазма содержит различное количество электронноплотных включений, без сомнения представляющих фагосомы с гемоглобином (рис. 6). Апикальная поверхность этих клеток изобилует пиноцитозными структурами — окаймленными пузырьками и трубчатыми инвагинациями (рис. 7). Как первые, так и вторые заполнены электронноплотным содержимым и морфологически соответствуют этим образованиям у *H. asiaticum* во время пиноцитоза гемоглобина (Райхель, 1974). Как и у *H. asiaticum*, в апикальной зоне цитоплазмы пищеварительных клеток *O. papillipes* имеются включения различного размера, связанные с трубчатыми инвагинациями. Одновременно может происходить слияние с данными включениями и пиноцитозных пузырьков (рис. 8).

Параллельно с пиноцитозом гемоглобина происходит фагоцитоз еще не лизированных фрагментов лейкоцитов, эритроцитов и кристаллов гемоглобина. На рис. 9 представлен участок пищеварительной клетки, фагоцитирующей кристалл гемоглобина. Ультраструктурные особенности этого процесса соответствуют таковым, изученным у *H. asiaticum* (Райхель, 1974). В цитоплазме пищеварительных клеток имеются фагосомы с кристаллами гемоглобина (рис. 10), эритроцитами (рис. 11). Важно отметить, что фагосомы с подобным содержимым встречаются в пищеварительных клетках наряду с включениями гемоглобина. Это свидетельствует о способности одних и тех же клеток к двум формам эндоцитоза: фагоцитозу и пиноцитозу.

Строение гранулярного эндоплазматического ретикулума и пластинчатых комплексов в активно функционирующих пищеварительных клетках соответствует ранее описанному. Электронноплотные тельца, морфологически сходные с тельцами пластинчатых комплексов (первичными лизосомами), отмечены вблизи многих фагосом как с гетерогенным, так и гомогенным содержимым. Некоторые из них находятся в непосредственном контакте с мембранами фагосом. В отдельных клетках наблюдаются включения с группами гематиновых гранул, мембранами и пузырьками, увеличивается число отдельных гематиновых гранул, разбросанных по цитоплазме. Параллельно появляется значительное количество жировых включений и гранул гликогена, возрастает число ламеллярных кристаллических включений. Обращает на себя внимание, что во многих пищеварительных клетках наряду с включениями, без сомнения представляющими собой фагосомы, образовавшиеся в результате эндоцитоза крови, имеются вакуоли размером до 2—3 мкм с мелкозернистым содержимым низкой электронной плотности. В отдельных клетках число подобных структур может быть значительным (рис. 6).

#### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Данные электронной микроскопии в общем подтверждают ранние гистологические работы о существовании в стенке средней кишки аргасовых клещей трех типов клеток: резервных, пищеварительных и секреторных. Соотношение между ними зависит от стадии пищеварения, так что у голодных особей доминируют резервные клетки, а у напивавшихся — пищеварительные.

Кроме того, электронно-микроскопические исследования показывают, что на первой стадии переваривания крови в состав кишечного эпителия у *O. papillipes* наряду с клетками, без сомнения представляющими собой резервные, входят клетки, которые по своим ультраструктурным признакам соответствуют секреторному типу. Морфологическая характеристика секреторных вакуолей в этих клетках позволяет предположить их мукополисахаридную природу (Neutra, Leblond, 1966). Ранее это было продемонстрировано гистохимическими исследованиями (Tatchell, 1964; Балашов, 1967; Khalil, 1971). Наличие частично не отграниченных мембраной секреторных вакуолей на поверхности клеток указывает, что в данном случае происходит секреция по мерокриновому (экринно-

вому) типу (Kurosuni, 1961). Необходимо отметить существенную морфологическую разницу между секреторными клетками *O. papillipes* и *H. asiaticum*. У первых продуцируемый секрет имеет мелкозернистую консистенцию и низкую электронную плотность, тогда как у вторых он гомогенный и умеренноплотный (Балашов, Райхель, 1976а). Вероятно, эти морфологические особенности отражают разницу в химическом составе секрета данных клеток у исследуемых видов. Роль секреторных клеток средней кишки в гемолизе крови хозяина у иксодид и аргазид различна. У иксодовых клещей гемолиз крови в основном протекает в результате протеолитического действия слюны, в то время как у аргазид этот процесс происходит исключительно в среднем отделе кишечника за счет действия секреторных клеток (Chinery, 1964; Tatchell, 1964; Балашов, 1967).

Важно отметить, что у *O. papillipes* в клетках, интерпретируемых как секреторные, наряду с секреторными вакуолями отмечены гематиновые гранулы различного размера и даже включения гемоглобина. Отсутствие на поверхности описываемых клеток пиноцитозных структур дает основание думать, что эти включения связаны с предыдущим питанием. Эти факты свидетельствуют в пользу концепции о полифункциональности клеток средней кишки (Tatchell, 1962, 1964). Весьма важно в этом плане выяснение природы электроннопрозрачных вакуолей, обнаруженных в активно функционирующих пищеварительных клетках. Морфологически они сходны с вакуолями в клетках, относимых к секреторному типу. Доказательство секреторной природы этих образований послужило бы еще одним существенным доводом в пользу полифункциональности кишечных клеток у аргазид.

Как было показано ранее, у иксодид имеется более определенная дифференцировка клеток, вероятно объясняемая четкой цикличностью в их пищеварении (Райхель, 1975б; Балашов, Райхель, 1976а). Однако окончательное решение вопроса о дифференцировке кишечных клеток как у аргазид, так и у иксодид возможно лишь при сопоставлении полученных морфологических данных с данными автордиографии, позволяющими проследить подобные процессы в динамике.

На второй стадии пищеварения, когда происходит быстрое усвоение поглощенной крови, стенки средней кишки построены главным образом из пищеварительных клеток. Стадии дифференцировки пищеварительных клеток у нимф *O. papillipes* подобны развитию этих клеток у *H. asiaticum*.

У *O. papillipes* не обнаружена разница между пищеварительными клетками, подобно той, которая имеется у *H. asiaticum* (Райхель, 1975б; Балашов, Райхель, 1976а). Отсутствие у *O. papillipes* специализированных типов пищеварительных клеток находит свое объяснение в некоторых особенностях пищеварения аргасовых клещей. Гемолизированная кровь у них сохраняется в полости среднего отдела кишечника, в то время как у иксодид она полностью поглощается специализированными пищеварительными клетками, где сохраняется в качестве внутриклеточных включений.

Таким образом, у аргасовых клещей кишечный эпителий менее специализирован, чем у иксодид. У них наблюдается более лабильное соотношение между типами клеток. Это, по всей видимости, связано с отсутствием строгой цикличности в изменениях кишечного эпителия аргазид, которое в свою очередь объясняется кратковременностью кровососаний и способностью к повторным приемам крови на одной фазе жизненного цикла.

Электронно-микроскопические исследования подтвердили светооптические данные о том, что для иксодидных клещей доминирующим является внутриклеточное пищеварение (Балашов, 1957, 1961, 1967; Tatchell, 1964). Ультраструктурные особенности процесса, протекающего в пищеварительных клетках, идентичны у иксодовых и аргасовых клещей. Это касается как поглощения (эндоцитоза) крови, так и последующего переваривания в лизосомной системе. Универсальными являются пино-

цитозные структуры (окаймленные пузырьки и трубчатые инвагинации), с помощью которых происходит поглощение гемоглобина. Одинаковыми оказались и детали фагоцитоза. Хотя у *O. papillipes* не проводили специальных цитохимических исследований, морфологические данные показывают, что такие этапы внутриклеточного пищеварения, как образование первичных лизосом, их слияние с фагосомами, формирование остаточных тел происходят в общих чертах так же, как и у *H. asiaticum* (Райхель, 1975а, 1975б). Важно отметить, что внутриклеточное пищеварение, по-видимому, представляет главный способ утилизации пищи у всей ветви хелицеровых членистоногих (Schlottke, 1933, 1934). К сожалению, современные морфологические исследования внутриклеточного пищеварения у хелицеровых, необходимые для выяснения эволюции пищеварения в этой древней группе членистоногих, отсутствуют. Электронно-микроскопические работы, посвященные исследованию пищеварительной системы у них, крайне немногочисленны и носят общий характер (Herman, Preus, 1972; Dinsdale, 1974).

#### Л и т е р а т у р а

- Б а л а ш о в Ю. С. 1957. Гистологические особенности пищеварения у иксодовых и аргасовых клещей. Паразитолог. сб. ЗИН АН СССР, 17 : 137—167.
- Б а л а ш о в Ю. С. 1961. Строение органов пищеварения и переваривание крови аргасовыми клещами. Паразитолог. сб. ЗИН АН СССР, 20 : 185—225.
- Б а л а ш о в Ю. С. 1967. Кровососущие клещи (Ixodoidea) — переносчики болезней человека и животных. Л. : 1—320.
- Б а л а ш о в Ю. С., Р а й х е л ь А. С. 1974. Ультратонкое строение среднего отдела кишечника голодных нимф *Hyalomma asiaticum* (Acarina, Ixodidae). Зоол. журн., 53 (8) : 1161—1168.
- Б а л а ш о в Ю. С., Р а й х е л ь А. С. 1976а. Ультратонкое строение эпителия среднего отдела кишечника нимф *Hyalomma asiaticum* (Acarina, Ixodidae) во время питания. Паразитолог., 10 (3) : 204—209.
- Б а л а ш о в Ю. С., Р а й х е л ь А. С. 1976б. Ультратонкое строение экскреторной системы аргасового клеща *Ornithodoros papillipes*. Паразитолог., 10 (5) : 385—391.
- Б а л а ш о в Ю. С., Р а й х е л ь А. С. 1977. Ультратонкое строение отдела кишечника голодающих нимф *Ornithodoros papillipes* (Acarina, Argasidae). Паразитолог., 11 (2) : 122—128.
- Р а й х е л ь А. С. 1974. Электронно-микроскопическое изучение эндоцитоза в кишечных клетках иксодового клеща. Цитология, 16 (12) : 1499—1504.
- Р а й х е л ь А. С. 1975а. Электронно-микроскопическое изучение внутриклеточного пищеварения в кишечных клетках иксодового клеща *Hyalomma asiaticum*. I. Образование первичных и вторичных лизосом. Цитология, 17 (7) : 748—753.
- Р а й х е л ь А. С. 1975б. Ультраструктурные особенности пищеварения и выделения у иксодоидных клещей. Автореф. канд. дисс., Л. : 1—23.
- A e s c h l i m a n n A., R u h i n e r R. M. 1970. Note sur une particularite anatomique du systeme digestif chez *Ornithodoros moubata* Murray (Ixodoidea, Argasidae). Acta Tropica, 27 : 191—192.
- C h i n e r y W. A. 1964. The mid-gut epithelium of the tick *Haemaphysalis spinigera* Neumann 1897. J. Med. Ent., 1 : 206—212.
- D i n s d a l e D. 1974. The digestive activity of Phthiracarid mite Mesenteron. J. Insect. Physiol., 20 : 2247—2260.
- G r a n d j e a n O., A e s c h l i m a n n A. 1973. Contribution to the Study of Digestion in Ticks: Histology and Fine Structure of the Midgut Epithelium of *Ornithodoros moubata*, Murray (Ixodoidea, Argasidae). Acta Tropica, 30 : 193—212.
- G u r g i s S. S. 1971. The subgenus *Persicargas* (Ixodoidea, Argasidae, Argas). 13. Histological studies on *A. (P.) arboreus* Kaiser., Hoog. a. Kohls. J. Med. Ent., 8 : 648—667.
- H e r m a n W. S., P r e u s D. M. 1972. Ultrastructure of the Hepatopancreas and Associated Tissues of the Chelicerate Arthropod, *Limulus polyphemus*. Z. Zellforsch., 134 : 255—271.
- K h a l i l G. M. 1971. Biochemical and physiological studies of certain ticks (Ixodoidea). Incorporation of tritiated tyrosine in the digestive system of nymphal *Argas (Persicargas) arboreus* (Argasidae). Ann. Entomol. Soc. Amer., 64 : 1149—1154.
- K u r o s u m i K. 1961. Electron microscopic analysis of the secretion mechanism. Intern. rev. cytol., 11 : 1—117.
- N e u t r a M., L e b l o n d C. P. 1966. Synthesis of the carbohydrate of mucus in the Golgi complex as shown by electron microscope radioautography of goblet cells from rats injected with glucose-<sup>3</sup>H. J. Cell Biol., 30 : 119—136.
- S c h l o t t k e E. 1933. Histologische Beobachtungen uber die intrazellulare Verdauung bei *Dendrocoelum lacteum* (Mull.) und *Euscorpium carpathicus* (L.). Sitzungsber. und Abhandl. der Natursch. Gesellsch. zu Rostock, 3 : 76—86.

- Schlottke E. 1934. Unterschiede in der Entwicklung des phagocytierenden und des resorbierenden Darmepithels. *Biol. Zentralbl.*, 54 : 51—64.
- Sonenshine D. E., Gregson G. D. 1970. A contribution to the internal anatomy and histology of the bat tick *Ornithodoros kelleyi* Cooley a. Kohls, 1941. 1. The alimentary system, with notes on the food channel in *Ornithodoros denmarki* Kohls, Sonenshine and Clifford, 1965. *J. Med. Ent.*, 7 : 46—64.
- Tatchell R. J. 1962. The digestion of blood proteins by the tick, *Argas persicus*. *Parasitology*, 52 : 13—14.
- Tatchell R. G. 1964. Digestion in the tick *Argas persicus*, Oken. *Parasitology*, 54 : 423—440.

---

ULTRAFINE STRUCTURE OF THE MIDGUT IN NYMPHS  
OF ORNITHODOROS PAPILLIPES (ACARINA, ARGASIDAE)  
DURING THE ASSIMILATION OF BLOOD

Yu. S. Balashov, A. S. Raikhel

S U M M A R Y

Three types of cells (reserve, digestive and secretory) differing in their ultrastructural characters were found to exist in the epithelium of the midgut of nymphs of *O. papillipes* during the blood assimilation. Reserve and secretory cells are dominant at the first stage of digestion while digestive cells are most abundant at the second one. Ultrafine structure of secretory and digestive cells points to the labile relationship between these types of cells. The same digestive cells assimilate blood both by means of phagocytosis of formed elements and by pinocytosis of its liquid components. The identity of ultrastructural peculiarities of endocytosis and intracellular blood digestion in ixodid and argasid ticks is shown.

---

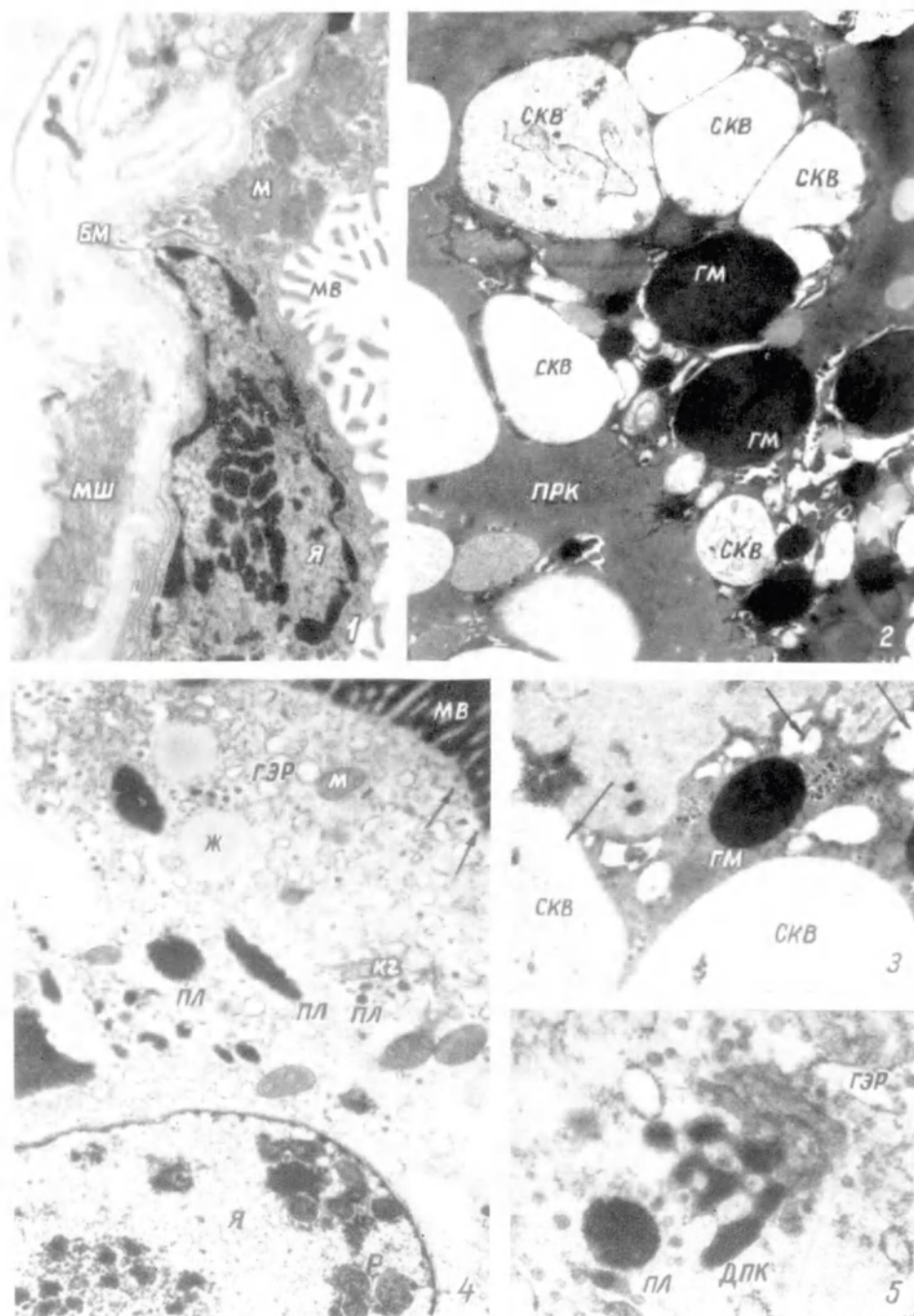


Рис. 1—5. Ультраструктура средней кишки *O. papillipes* на первой стадии усвоения крови.

1 — стенка кишки через 2 ч, увел. 12 000; 2 — секреторная клетка, увел. 7000; 3 — апикальная часть секреторной клетки, увел. 14 000; 4 — пищеварительная клетка в начале поглощения крови, увел. 12 000; 5 — комплекс Гольджи в пищеварительной клетке, увел. 35 000; *стрелки указывают*: 3 — выброс секрета, 4 — пиноцитозные пузырьки; *бм* — базальная мембрана; *впв* — вакуоли неизвестной природы; *гм* — гематиновые гранулы; *гэп* — гранулярный эндоплазматический ретикулум; *гф* — гетерофагосомы; *дпк* — дистальный полюс комплекса; *ж* — жировые включения; *кз* — комплекс Гольджи; *кзм* — кристаллы гемоглобина; *лм* — ламеллярные тела; *м* — митохондрии; *мв* — микроворсинки; *ми* — мышечные волокна; *пл* — первичные лизосомы; *пл* — пиноцитозные пузырьки; *прк* — просвет кишечника; *р* — риккетсии; *скв* — секреторные включения; *ти* — трубчатые инвагинации; *эр* — эритроцит; *я* — ядро.

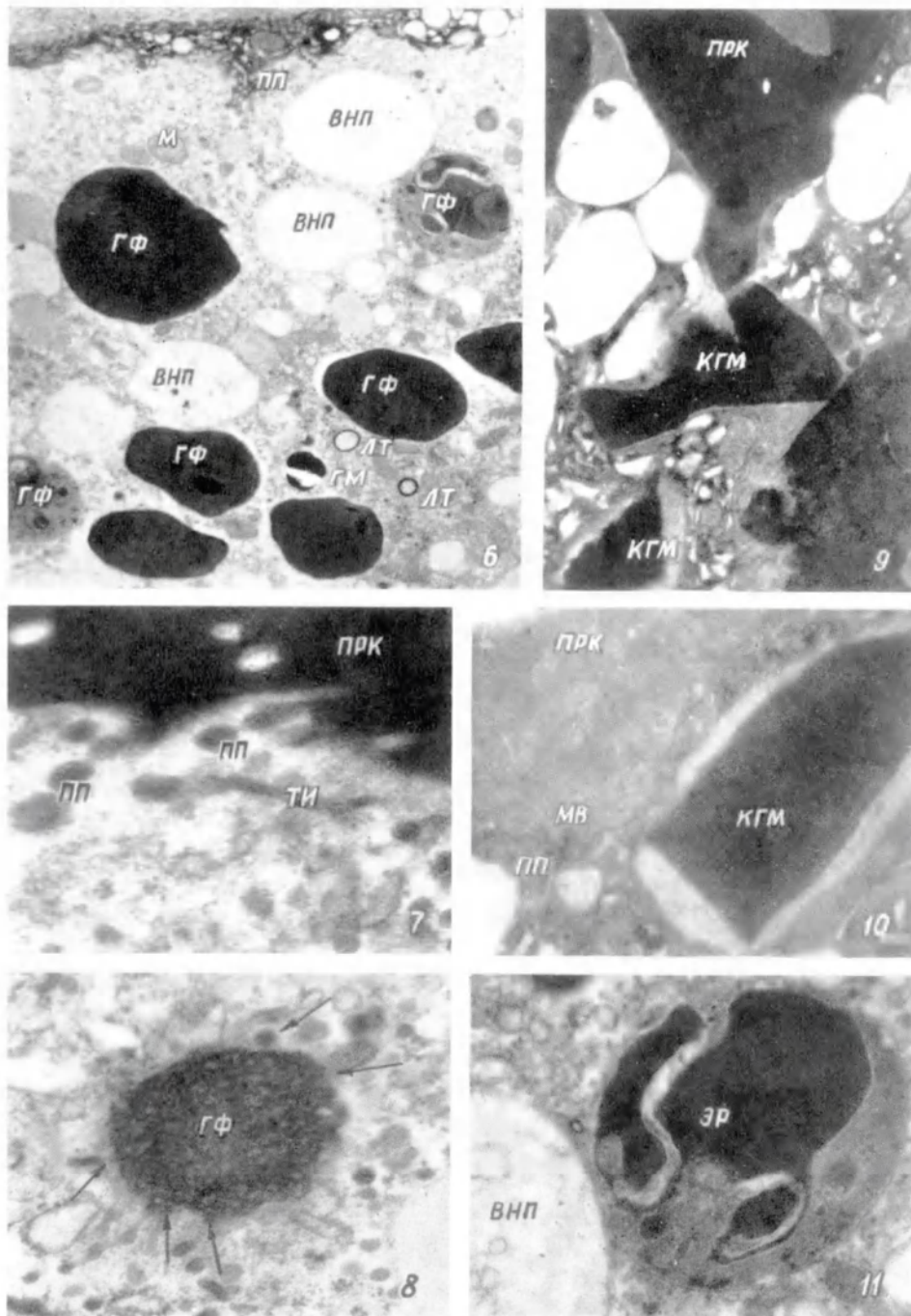


Рис. 6—11. Ультраструктура средней кишки *O. papillipes* на второй стадии усвоения крови.

6 — пищеварительная клетка во время активного поглощения крови, увел. 7000; 7 — циноцитозные структуры на поверхности пищеварительной клетки, увел. 35 000; 8 — гетерофагосома, соединенная с трубчатыми структурами и пиноцитозными пузырьками, увел. 35 000; 9 — фагоцитоз кристалла гемоглобина, увел. 15 000; 10 — кристаллы гемоглобина в фагосоме, увел. 25 000; 11 — эритроцит в фагосоме пищеварительной клетки, увел. 18 000; стрелки указывают: 8 — соединение пузырьков и трубок с фагосомой. Обозначения те же, что на рис. 1—5.