

**КЛЕТОЧНОЕ СТРОЕНИЕ КИШЕЧНОГО ЭПИТЕЛИЯ
КАК ПОКАЗАТЕЛЬ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО ВОЗРАСТА
ИКСОДОВЫХ КЛЕЩЕЙ (IXODIDAE)****И. В. Разумова**Институт Медицинской паразитологии и тропической медицины
им. Е. И. Марциновского Министерства здравоохранения СССР, Москва

У голодных имаго *Dermacentor pictus* Herm. гистологическими методами выявлены как показатели физиологического возраста изменения клеточной структуры и высоты эпителия средней кишки. У новорожденных и молодых особей преобладают пищеварительные клетки, у клещей зрелого возраста эпителий состоит из секреторных и резервных клеток, у старых особей в основном из резервных, специализировавшихся в накоплении гематина, и редких секреторных. Пищеварительные и секреторные клетки расцениваются как последовательные, качественно различные стадии развития одних и тех же клеток. Максимальное развитие секреторных клеток в эпителии кишечника является показателем зрелого возраста (III физиологического) голодных клещей.

Определение возраста и возрастной структуры природных популяций клещей сем. Ixodidae необходимо для решения широкого круга вопросов их популяционной биологии и задач прикладного значения, в частности при изучении зараженности переносчиков. Оценка возраста иксодид проводится путем определения физиологического возраста голодных особей. Наиболее распространен метод определения по гистологическим признакам (Балашов, 1961). При изложении метода были описаны возрастные изменения клеток кишечного эпителия, отмечен признак «размер пищеварительных клеток» и предложен один из показателей возраста «степень старения кишечного эпителия» (Балашов, 1961; Разумова, 1962). Позднее была использована для определения «величина клеток» кишечного эпителия (Хижинский, 1968) и придано важное значение признаку «величина и форма пищеварительных клеток» (Репкина, 1971).

При гистологическом изучении нами физиологического возраста голодных имаго *D. pictus* и критическом рассмотрении применяемого метода (Балашов, 1961) и его модификации (Репкина, 1971) выявилась недостаточность используемых критериев, особенно для дифференцировки особей старших возрастов (III и IV). Следствием этого является разночтение в оценке и понимании одинаковых возрастов, в частности IV возраста, у разных авторов (Балашов, 1961, 1962; Репкина, 1971, 1976). Задача работы — отметить возрастные особенности клеточного строения кишечного эпителия голодных клещей, которыми можно дополнить и уточнить существующие критерии определения физиологического возраста по гистологическим признакам.

В однослойном кишечном эпителии иксодоидных клещей различают три типа клеток: пищеварительные, секреторные и недифференцированные резервные (Roesler, 1934; Hughes, 1954; Sonenshine, Gregson, 1970; Балашов, 1957, 1967). У голодных иксодид пищеварительные клетки содержат включения резервных веществ, переваривают их внутриклеточно и не способны к функционированию в новом пищеварительном цикле, секре-

торные клетки содержат специфические секреторные включения, а из мелких резервных клеток дифференцируются другие типы клеток. Отмечено (Балашов, Дайтер, 1973), что соотношение между клетками разных типов меняется после голодания клещей. Вопрос самостоятельности разных типов клеток и их взаимопревращения в ходе пищеварительного цикла окончательно не решен (Chinery, 1964; Tatchell, 1964; Балашов, 1967; Балашов, Райхель, 1974, 1976).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Были изучены голодные самки и самцы *Dermacentor pictus* Herm. Используются особи разного календарного возраста (от свежеслинявших до 2-летних), выведенные в лаборатории, и особи природной популяции (Московская обл.) разных периодов активности. Всего изучено около 500 особей. Гистологическую обработку клещей проводили по принятой методике (Балашов, 1961). Отпрепарованный комплекс внутренних органов фиксировали в сулемовой смеси «суза», парафиновые срезы в 5—7 мкм окрашивали азокармином по Гейденгайну.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Гистологическое изучение голодных имаго *D. pictus* разных физиологических возрастов (Разумова, 1977) показало четкие различия в клеточном строении эпителия средней кишки. У новорожденных, свежеслинявших особей поперечные срезы ветвей кишечника большого диаметра, но с узким просветом. Кишечный эпителий (см. рисунок, 1; см. вкл.) очень высокий, состоит в основном из сильно гипертрофированных клеток (до 85 мкм), заполненных включениями гемоглобина, маскирующими ядро (7—9 мкм). Это пищеварительные клетки, оставшиеся от нимфального эпителия. Вблизи базальной мембраны видны единичные мелкие клиновидной формы светлые клетки с ядром почти вдвое меньшего размера (5 мкм). Это недифференцированные резервные клетки имагинального эпителия. Между пищеварительными клетками со стороны просвета кишечника, вытягиваясь на длинных тонких ножках, располагаются крупные клетки характерного бурого цвета с большим ядром (10 мкм). Расширенными концами они образуют подобие второго ряда клеток. В зернистой цитоплазме бурых клеток нередко различаются глыбки гемоглобина, полуобесцвеченные или измененного цвета. В узком просвете кишечника видны оторвавшиеся округлые бурые клетки и их остатки. Бурые клетки свойственны только свежеслинявшим особям. Они представляют собой те пищеварительные клетки, в которых прошло переваривание гемоглобина еще в период питания нимф (Samson, 1909; Балашов, Райхель, 1976). В период послелинчного доразвития эти клетки полностью разрушаются, и их остатки, нагруженные экскреторными веществами, выводятся из кишечника.

Кишечный эпителий молодых клещей, закончивших послелинчное доразвитие, заметно ниже, чем свежеслинявших особей (см. рисунок, 2). Просвет кишечника большой. В эпителии по-прежнему преобладают пищеварительные клетки. Они значительно меньше размером (до 50 мкм). Включения гемоглобина преимущественно в апикальных частях клеток, отдельные из них заполнены полностью. Клетки более вытянутой столбчатой формы, ясно видны их границы и ядра (7—9 мкм), цитоплазма светлая, прозрачная. В ней многочисленны большие оптически пустые вакуоли, получившиеся в результате переваривания части гемоглобина до жиров и вымывания их при обычных методах гистологической обработки клещей. Кишечный эпителий имеет рыхлый ажурно-ячеистый вид с морщинистыми клетками. У особей немного постарше пищеварительные клетки еще более спавшиеся. Они нередко булавовидной или глыбовидной формы, включений гемоглобина немного. Имеются клетки и без гемоглобина, сильно вакуолизированные (см. рисунок, 5). В кишечном эпителии молодых клещей увеличивается число мелких резервных клеток вблизи

базальной мембраны, местами они составляют целые участки. Клетки по-прежнему светлые, прозрачные с редкими мелкими включениями гематина.

Кишечный эпителий особей зрелого возраста, проживших значительную часть жизни, имеет вид двухъярусного, состоящего из клеток двух типов (рис. 3). Вблизи базальной мембраны расположен ряд мелких клеток, клиновидной или кубической формы с небольшими ядрами (5 мкм). Несомненно, это резервные клетки. Накопления гематина в них более значительные, чем у молодых клещей, но относительно умеренные, дисперсно рассеяны в цитоплазме мелкими черными включениями. Неясно, как попадает гематин в резервные клетки, учитывая, что его переваривание происходит внутриклеточно в пищеварительных клетках (Балашов, 1967). В резервных клетках он обнаруживается сначала в слое цитоплазмы, прилегающей к клеточной оболочке. Наличие гематина в резервных клетках подтверждено и при изучении ультратонкого строения кишечника клещей (Балашов, Райхель, 1974, 1976). Между резервными клетками вклиниваются многочисленные более крупные клетки (до 35 мкм), булавовидной или столбчатой формы, с крупным ядром (9—10 мкм). Светлая цитоплазма их зернистой или мелковакуолизованной структуры, оптически более плотная, чем в пищеварительных клетках молодых особей. Расширенными апикальными частями крупные клетки образуют подобие второго светлого ряда клеток, который четко отделяется от более темного ряда резервных клеток с гематином. Обычно светлые большие клетки свободны от включений гемоглобина и гематина и только изредка встречаются их единичные гранулы. Эти клетки по морфологическим признакам сходны с описанными у иксодид секреторными клетками (Балашов, 1957, 1967) и клетками II типа, обнаруженными при ультраструктурном изучении кишечного эпителия (Балашов, Райхель, 1974). Мы рассматриваем эти клетки как секреторные, хотя свойственные им специфические включения мукопротеиновой природы при данном методе обработки клещей не выявляются.

Кишечник старых особей на поперечных срезах имеет вид тонкого «черного кольца» с большим или сжавшимся просветом (см. рисунок, 4). Кишечный эпителий состоит из четко различающихся 2 типов клеток. Большинство составляют мелкие уплощенные или кубической формы клетки, заполненные черными, плотными скоплениями гематина, часто маскирующими границы клеток и ядра. Несомненно, в основном это бывшие резервные клетки, так как именно в последних наблюдается интенсивное накопление гематина у особей зрелого возраста. Очевидно, что значительная часть резервных клеток специализируется в этом направлении, причем еще до наступления зрелого возраста. Возможно также, что часть уплощенных клеток кишечного эпителия старых особей представляет собой остатки пищеварительных клеток, хотя в них не наблюдается накоплений гематина в более ранний период. Над уплощенными клетками с гематином выступают в виде холмов редкие клетки второго типа, более крупные светлые с большим ядром (до 9 мкм). Они сходны с секреторными клетками особей зрелого возраста, но более сглаженные и с оптически более плотной цитоплазмой. Чем старше особь, тем меньше остается этих клеток в эпителии и тем ниже они. Возможно, у старых особей после использования всех резервных веществ в кишечнике происходит и процесс самопереваривания этих богатых цитоплазмой клеток для продления жизни клещей. Уплощенные клетки окрашиваются анилиновым синим более интенсивно, чем секреторные, что свидетельствует о разных свойствах их цитоплазмы.

Итак, клеточное строение кишечного эпителия голодных иксодид изменяется с возрастом достаточно четко и однонаправленно. Каждый возраст характеризуется определенным соотношением разных типов клеток с преобладанием тех или иных из них.

Вопрос происхождения и самостоятельности секреторного типа клеток у иксодидных клещей остается дискуссионным. Одни авторы считают, что пищеварительные и секреторные клетки необратимо дифференцированы уже у голодных иксодовых клещей (Hughes, 1954). Значительная часть авторов, в том числе и при исследованиях на ультраструктурном уровне,

считает, что одни и те же клетки на разных фазах пищеварения выполняют функции внутриклеточного пищеварения и секреции (Chinery, 1964; Tatchell, 1964; Gurgis, 1971; Khalil, 1971; Grandjean, Aeschlimann, 1973). Согласно третьей точке зрения, подтвержденной исследованиями на ультраструктурном уровне (Балашов, Райхель, 1974, 1976), у голодающих иксодовых клещей невозможно провести резкой границы между тремя типами клеток, и они окончательно дифференцируются во время питания клещей.

При изучении кишечного эпителия голодных имаго *D. pictus* в возрастной динамике мы отмечаем, с одной стороны, что размеры и общий вид ядер в секреторных и пищеварительных клетках мало различаются, за исключением отмеченных ниже моментов. Особенно важно, что нередко встречаются клетки переходного вида от типичных пищеварительных к секреторным, сходные по общему виду с последними, но с единичными включениями гемоглобина (см. рисунок, 5—7). С другой стороны, несомненно, что секреторные клетки в характерном для них состоянии, свойственном особям зрелого возраста, определенно отличаются морфологически от типичных пищеварительных клеток молодых особей. Секреторные клетки значительно меньше размером, булавовидной и столбчатой формы, характеризуются обычно отсутствием включений гемоглобина или иногда с его остатками в виде единичных включений, нередко измененного цвета. Они отличаются заметным увеличением ядерно-плазменного отношения. Их ядра отличаются более центральным или апикальным положением, немного крупнее, часто с ясным ядрышком. Цитоплазма этих клеток тоже иного состояния, более уплотненная оптически, с зернистой или мелко вакуолизированной структурой. Весь комплекс этих признаков характеризует, на наш взгляд, большую зрелость секреторных клеток, как таковых, по сравнению с пищеварительными, и переход их в качественно иное состояние. Из приведенных фактов можно заключить, что секреторные клетки, видимо, происходят из пищеварительных, сохранивших ядра при отторжении апикальных частей после переваривания гемоглобина.

Менее определенно мы допускаем также возможность возникновения части секреторных клеток вторым путем — из некоторых резервных клеток. Это основывается на факте, что секреторные клетки нередко располагаются относительно правильными рядами из часто расположенных клеток, вклинивающихся почти через одну между резервными клетками с гематином. Между тем у молодых особей пищеварительные клетки расположены значительно реже, и нередко целые участки эпителия состоят из одних только резервных клеток. Такая последовательность изменений возможна, видимо, только когда часть секреторных клеток происходит непосредственно из резервных. При этом очевидно, что необратимая специализация резервных клеток в этом направлении, как и специализация в накоплении гематина, происходит еще в молодом возрасте. Тем не менее прямых доказательств возникновения секреторных клеток вторым путем пока что нет. Мы считаем, что основной (или единственный) путь возникновения клеток секреторного типа из пищеварительных.

Согласно литературным данным (Балашов, 1967), уже имеющиеся у голодной особи секреторные клетки начинают функционировать в первую очередь как секреторные клетки питающихся особей. Очевидно, сильно загруженные гемоглобином или гематином пищеварительные и резервные клетки не могут перестроиться на секреторную функцию с началом питания. Для дифференцировки резервных клеток в секреторные, что также имеет место у питающихся особей, необходимо значительно большее время, чем для начала функционирования уже имеющихся у голодных особей секреторных клеток. Если это подтвердится, тогда несомненно, что число имеющихся секреторных клеток у голодных клещей к моменту нападения на хозяина определяет в первую очередь физиологическую готовность особей разного возраста к питанию. Из этого можно предположить, что на протяжении жизни голодных клещей имеются периоды большей и меньшей физиологической готовности к питанию. Периодом максимальной готов-

ности, видимо, является зрелый возраст клещей с развитыми секреторными клетками. Новорожденные и молодые особи еще недостаточно подготовлены к питанию, и в случае присасывания клещей у них еще должна пройти дифференцировка резервных клеток на секреторные. Очевидно, готовность к питанию должна снижаться и в старости, когда остается мало секреторных клеток, а резервные необратимо специализированы в накоплении гематина. Разная готовность к питанию клещей разного возраста, возможно, влияет на их агрессивность и скорость присасывания. Полагаем также, что именно недостаточная готовность к питанию является основной причиной описанного нами ранее явления задержки яйцекладки у молодых клещей р. *Dermacentor* (Разумова, 1960).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Возрастное изменение клеток кишечного эпителия голодных иксодид проявляется в двух направлениях. Первое, главное из них — четкая последовательность замены одного типа клеток другим, изменение их численного соотношения и доминирование тех или иных у клещей разного возраста. Происходит возрастное изменение клеточной структуры кишечного эпителия клещей, проявляющееся в изменении клеточного состава эпителия и численного соотношения разных типов клеток разного функционального назначения. Такое понимание точнее и шире выражает суть возрастного изменения клеток кишечного эпителия клещей. При этом характеристика типа клеток, отражая их морфологические и функциональные различия, более точно выражает различия в форме и размере клеток, их ядер, характере включений, местоположении клеток, состоянии цитоплазмы.¹

Изменение второго порядка, накладывающееся на первое, при старении кишечного эпителия проявляется в тенденции уменьшения размеров и уплощения всех типов клеток. Огромные пищеварительные клетки теряют гипертрофированность и сначала становятся в основном столбчатой формы, затем менее вытянутыми глыбообразными и булавовидными секреторными клетками и, наконец, уплощенными, растянутыми в ширину. Мелкие резервные клетки сначала в основном клиновидной или цилиндрической формы, затем становятся менее вытянутыми кубическими и, наконец, уплощенными. В результате изменения клеточной структуры (уменьшения размеров клеток и их уплощения) уменьшается с возрастом клещей общая высота кишечного эпителия, примерно в 3—4 раза у старых особей по сравнению с молодыми. Но и высота эпителия определяется прежде всего его клеточной структурой, так как очень высокими могут быть только пищеварительные клетки и, напротив, резервные клетки всегда относительно малы.

В целом описанные возрастные изменения клеточного строения кишечного эпителия голодных иксодид являются фактически более точным и развернутым изложением предложенного нами ранее показателя возраста «степень старения кишечного эпителия» (Разумова, 1962). Изменения клеточной структуры кишечного эпителия и его высоты, отражая степень старения эпителия, являются важными показателями возраста голодных иксодид.

Состояние клеточной структуры кишечного эпителия имеет особенно важное значение при дифференцировке особей не очень молодого и не очень старого возраста. В природных популяциях они наиболее разнообразны и многочисленны. Выявление возраста таких особей затруднительно, что уже отмечалось (Репкина, 1971), существующих критериев определения недостаточно. Изучение клеточной структуры кишечного эпителия таких

¹ Терминологически точнее пользоваться для обозначения всех клеток кишечного эпителия в качестве сборного названием «кишечные клетки» (Балашов, Райхель, 1974), поскольку название «пищеварительные клетки» означает только определенный тип клеток.

особей является часто решающим для определения их возраста. Вершиной зрелого возраста нужно считать состояние максимального развития секреторных клеток в кишечном эпителии, образующих подобие второго ряда клеток. Это состояние организма с выраженной подготовленностью к питанию качественно иное, чем у молодых особей с преобладанием пищеварительных клеток с запасами гемоглобина. В свою очередь, значительное преобладание в кишечном эпителии резервных клеток, заполненных гематином, точнее бывших резервных, специализировавшихся в накоплении гематина, отличает особей старого возраста.

Происхождение разных типов клеток кишечного эпителия голодных иксодид двойственное. Пищеварительные и секреторные клетки являются последовательными, качественно различными стадиями одного типа клеток нимфального эпителия. Резервные клетки, в том числе и специализировавшиеся в накоплении гематина, имагинального происхождения. Переход от пищеварительных клеток к секреторным непрерывный, но изменение необратимое, и в типичном состоянии морфологически они ясно различаются. Дозревание прежних пищеварительных клеток до функционально иного состояния и превращение их в секреторные клетки характеризует период зрелости голодных иксодид. В свою очередь, значительное преобладание в кишечном эпителии прежних резервных, т. е. имагинальных клеток, характеризует особей старого возраста. Очевидно, что замена основной части кишечного эпителия нимфального происхождения имагинальным происходит фактически только к началу старости.

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. — Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, 17 : 137—167.
- Б а л а ш о в Ю. С. 1961. Динамика запасных питательных веществ и определение возраста у голодных иксодовых клещей. — Зоол. журн., 40 (9) : 1354—1363.
- Б а л а ш о в Ю. С. 1962. Определение физиологического возраста и возрастной состав голодных самок *Ixodes ricinus* и *Ixodes persulcatus* в Ленинградской области. — Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 31 (4) : 47—55.
- 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., Д а й т е р А. Б. 1973. Кровососущие членистоногие и риккетсии. Л. : 1—250.
- 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. 1976. Ультратонкое строение эпителия среднего отдела кишечника нимф клеща *Hyalomma asiaticum* (Acarina, Ixodidae) во время питания. — Паразитология, 10 (3) : 201—209.
- Р а з у м о в а И. В. 1960. Юный возраст самки как фактор задержки яйцекладки у *Dermacentor pictus* Herm. и *D. marginatus* Sulz. — Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 29 (3) : 300—308.
- Р а з у м о в а И. В. 1962. Определение физиологического возраста и возрастной состав природной популяции *Dermacentor pictus* Herm. — Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 31 (4) : 55—61.
- Р а з у м о в а И. В. 1977. Физиологический возраст имаго иксодовых клещей и ускоренный метод его определения. — Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 46 (5) : 557—566.
- Р е п к и н а Л. В. 1971. Некоторые дополнения к методике определения физиологического возраста иксодовых клещей (на примере *Ixodes persulcatus* P. Sch. Западного Саяна). — Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 40 (1) : 62—67.
- Р е п к и н а Л. В. 1976. Неравномерность старения кишечного эпителия голодных клещей *Ixodes persulcatus*. — Паразитология, 10 (6) : 526—530.
- Х и ж и н с к и й П. Г. 1968. Расходование запасных питательных веществ голодными самками *Ixodes persulcatus* P. Sch. в течение жизни. — Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 37 (3) : 291—297.
- С h i n e r y W. A. 1964. The midgut epithelium of the tick *Haemaphysalis spinigera* Neumann. 1897. — Med. Entomol., 1 (2) : 206—212.
- 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 (3) : 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, Hoogstraal and Kohls. — J. Med. Entomol., 8 (6) : 648—667.

- Hughes T. E. 1954. Some histological changes which occur in the gut epithelium of *Ixodes ricinus* female during gorging and up to oviposition. — Ann. Trop. Med. Parasitol., 48 (4) : 397—404.
- Khalil G. M. 1971. Biochemical and physiological studies of certain ticks (Ixodoidea). Incorporation of tritiated tyrosine in the digestive system of nymphal *Argas (Pericargas) arboreus* (Argasidae). — Ann. Entomol. Soc. Amer., 64 (5) : 1149—1154.
- Roesler R. 1934. Histologische, physiologische und serologische Untersuchungen über die Verdauung bei der Zeckengattung *Ixodes* Latr. — Z. Morphol. Ökol. Tiere, 28 (3) : 297—317.
- Samson K. 1909. Zur Anatomie und Biologie von *Ixodes ricinus* L.—Z. wiss. Zool., 93 (2) : 185—236.
- 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. I. The alimentary system, with notes on the food channel in *Ornithodoros denmarki* Kohls, Sonenshine and Clifford, 1965. — J. Med. Entomol., 7 (1) : 46—64.
- Tatchell R. G. 1964. Digestion in the tick *Argas persicus* Oken. — Parasitology, 54 (3) : 423—440.

CELLULAR STRUCTURE OF THE MIDGUT EPITHELIUM
AS AN INDICATOR OF PHYSIOLOGICAL AGE OF IXODID TICKS
(IXODIDAE)

I. V. Razumova

S U M M A R Y

As histological studies of hungry imago of *Dermacentor pictus* Herm. have shown changes in the cellular structure of the midgut epithelium and the decrease in its height (about 3 times) can serve as indicators of physiological age of the ticks. The structure transformation manifests itself in regular changes of the cells content of the midgut epithelium and numerical ratio between midgut cells of various types in ticks of different age. In new-born and young individuals digestive cells with haemoglobin dominate, new-born ticks are characterized as well by brown digestive cells. Epithelium of adult ticks consists of secretory and reserve cells, that of old individuals—mainly of reserve cells, specialized in accumulation of hematin, and rare secretory ones. Digestive and secretory cells are regarded as morphologically differing consecutive stages of the development of one kind of cells while secretory cells are considered to be their mature stage ready for feeding of an individual. It is assumed that in hungry ticks there are periods of more and less redness for feeding while in adult ticks the best redness for feeding is observed. Maximum development of secretory cells in midgut epithelium is the main indicator of mature age (IIIrd physiological) of hungry ticks.

Dermacentor pictus.

Кишечный эпителий голодных самок разных физиологических возрастов (участки отростков средней кишки), 1—4 — основные физиологические возрасты: 1 — новорожденная самка, 2 — молодая, 3 — зрелого возраста, 4 — старая (задние отростки); 5—7 — переход от пищеварительных клеток к секреторным: 5 — пищеварительные клетки молодой самки, 6 — клетки переходного состояния, 7 — секреторные клетки самки зрелого возраста, $\times 400$.
 Кишечные клетки: ПЩ — пищеварительные, Б — бурые пищеварительные, СК — секреторные, Р — резервные, ПС — клетки переходного состояния от пищеварительных к секреторным, гб — включения гемоглобина, гм — включения гематина.

