

УДК 576.895.421 + 591.434.1

**МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ СРЕДНЕЙ КИШКИ
НЕОПЛОДОТВОРЕННЫХ САМОК КЛЕЩЕЙ РОДА IXODES
(ACARINA: IXODIDAE) ВО ВРЕМЯ И ПОСЛЕ ПИТАНИЯ**

© Л. А. Григорьева

Кишечный эпителий у неоплодотворенных самок *Ixodes ricinus*, *I. pacificus* и *I. persulcatus* представлен пищеварительными клетками нимфальной фазы и резервными клетками. Переваривание пищи осуществляет 1 генерация пищеварительных клеток нимфальной фазы и 2 генерации пищеварительных клеток самок. Генерация секреторных клеток, а также еще 2 генерации пищеварительных клеток, характерных для оплодотворенных самок, отсутствуют. Питание неоплодотворенных самок не завершается, а прерывается на 2-й фазе, в период медленного питания и подготовки кишечника к 3-й фазе.

У самок клещей рода *Ixodes* с пастбищным типом паразитизма после спаривания за время многодневного питания масса тела увеличивается в 80—120 раз (Балашов, 1998). За этот период в организме клеща происходят значительные морфофункциональные перестройки, в результате смены 5 генераций кишечных клеток поверхность кишечника увеличивается, что позволяет всасывать и переваривать большое количество крови (Григорьева, 2003). Период питания принято делить на 3 фазы (Аков, 1982; Sonenshine, 1991). 1-я продолжается первые 6—24 ч, в течение которых клещ прикрепляется. 2-я, самая продолжительная, занимает последующие 5—6 сут, именно в этот период увеличивается кишечник и происходит смена трех генераций кишечных клеток. Во время последней фазы происходит быстрое насыщение клеща и интенсивное переваривание полученной крови.

Обязательным условием полного насыщения самок клещей рода *Ixodes* является осеменение их до начала или в 1—4-е сут питания. Неосеменные особи останавливаются в росте и могут оставаться прикрепленными к хозяину в течение 2—3 недель (Таежный..., 1985). В естественных условиях на хозяине самцов обычно больше, чем самок, что увеличивает вероятность своевременного спаривания, и, следовательно, длительные задержки в отпадении редки (Diehl et al., 1982; Балашов, 1998).

Спаривание клещей в подсемействах Ixodinae и Amblyomminae различно. У амблиоммин голодные особи не способны к спариванию, и копуляция происходит только спустя несколько суток после начала питания (Sonenshine, 1985). У видов рода *Ixodes* сперматогенез и формирование сперматозоидов происходят еще на стадии напивавшихся нимф (Балашов и др., 1998). Самцы приобретают способность к спариванию уже в первые дни по-

сле линьки без какого-либо дополнительного приема пищи. Самки этого рода также способны к копуляции в голодном состоянии. Партнеры привлекают друг друга с помощью феромонов — половых аттрактантов, выделяемых голодными и питающимися особями. В природе значительная часть самок *Ixodes ricinus* (L., 1758) оказывается осемененной еще до встречи с хозяином (Graf, 1976), что создает благоприятные условия для последующего оплодотворения.

Пищеварение у неоплодотворенных самок до нас не исследовалось, однако этот вопрос заслуживает внимания в связи с тем, что период большого роста ооцитов, связанный с образованием желточных гранул и интенсивным поглощением питательных веществ из кишечника, стимулируется осеменением и без него не наступает (Coons et al., 1989). Вероятно, морфофункциональные перестройки кишечника и пищеварение находятся в прямой зависимости от последовательно протекающих процессов в женской половой системе: копуляция (спаривание) — осеменение — оплодотворение. Выяснить это возможно, исключив копуляцию с последующими осеменением и оплодотворением у питающихся самок.

Исследование девственных особей из природы невозможно в связи с тем, что 95.5—98 % самок *I. persulcatus* Schulze, 1930 содержат в половых путях сперматофоры (наши данные). Девственных самок получали в лабораторных условиях при индивидуальном содержании напитававшихся нимф.

В работе рассматриваются морфофункциональные изменения кишечника неоплодотворенных самок на протяжении процесса питания для установления степени влияния оплодотворения на интенсивность кровососания и уточнения функционального значения фаз питания.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Девственные самки клещей *I. ricinus*, *I. pacificus* Cool et Kohls, 1943 и *I. persulcatus* были получены из культуры клещей лаборатории паразитологии Зоологического института РАН, С.-Петербург. Напитававшихся на белых мышах нимф рассаживали в индивидуальные пробирки, чтобы исключить оплодотворение при групповом содержании. После выплота и завершения периода послелиночного доразвития до 15 активных самок каждого вида кормили на кролике. Для гистологических исследований использовали голодных и питающихся самок на 3—6, 8, 11 и 12-е сут после присасывания. Клещей вскрывали в фосфатном буфере (рН 7.4), фиксировали в 9%-ном формалине и спирт-формалине. Материал заливали в парафин через метилбензоат-целлоидин. Срезы, толщиной 5 мкм, окрашивали азур-эозином, азаном по Гейденгайну, гематоксилин-эозином.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Состояние кишечника у оплодотворенных (Григорьева, 2003) и неоплодотворенных самок исследованных видов клещей накануне питания одинаковое. Эпителиальный пласт представлен пищеварительными клетками нимфальной фазы, они кубической формы с цитоплазмой, загруженной гематином (рис. 1, 1, см. вкл.), а также резервными недифференцированными клетками.

Большинство пищеварительных клеток нимфальной фазы функционирует в начале питания и начинает отторгаться в полость кишки на 3—4-е сут,

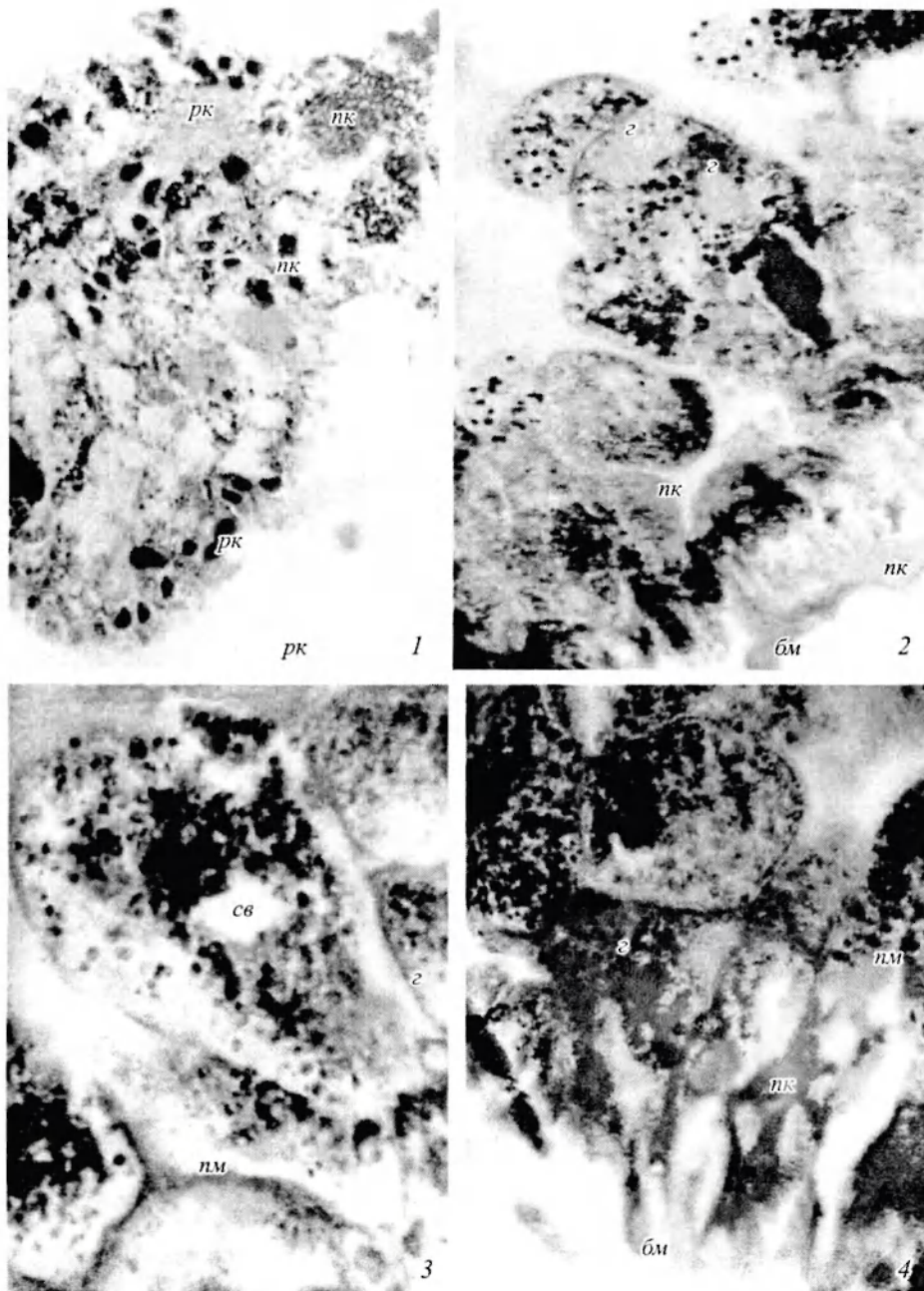


Рис. 1. Изменения кишечника неоплодотворенных самок клещей рода *Ixodes* во время питания.

1 — кишечник голодной неоплодотворенной самки *I. pacificus*. × 945, азур-эозин; 2 — кишечник самки *I. ricinus* на 3-и сут после начала питания, × 945, азур-эозин; 3 — кишечник самки *I. persulcatus* на 5-е сут после начала питания, × 945, гематоксилин-эозин; 4 — кишечник самки *I. persulcatus* на 6-е сут после начала питания, × 945, гематоксилин-эозин; 5 — кишечник самки *I. ricinus* на 8-е сут после начала питания, × 945, азур-эозин; 6 — кишечник самки *I. persulcatus* на 11-е сут после начала питания, × 945, гематоксилин-эозин; 7 — кишечник самки *I. pacificus* на 11-е сут после начала питания, × 945, гематоксилин-эозин; 8 — кишечник самки *I. ricinus* на 11-е сут после начала питания, × 945, азур-эозин. бм — базальная мембрана, г — гематин, пв — пищевые включения, пк — пищеварительные клетки, пм — перитрофический матрикс, рк — резервные клетки, св — секреторные вакуоли.

Fig. 1. The changes in the midgut of virgin tick females of the genus *Ixodes* during feeding.

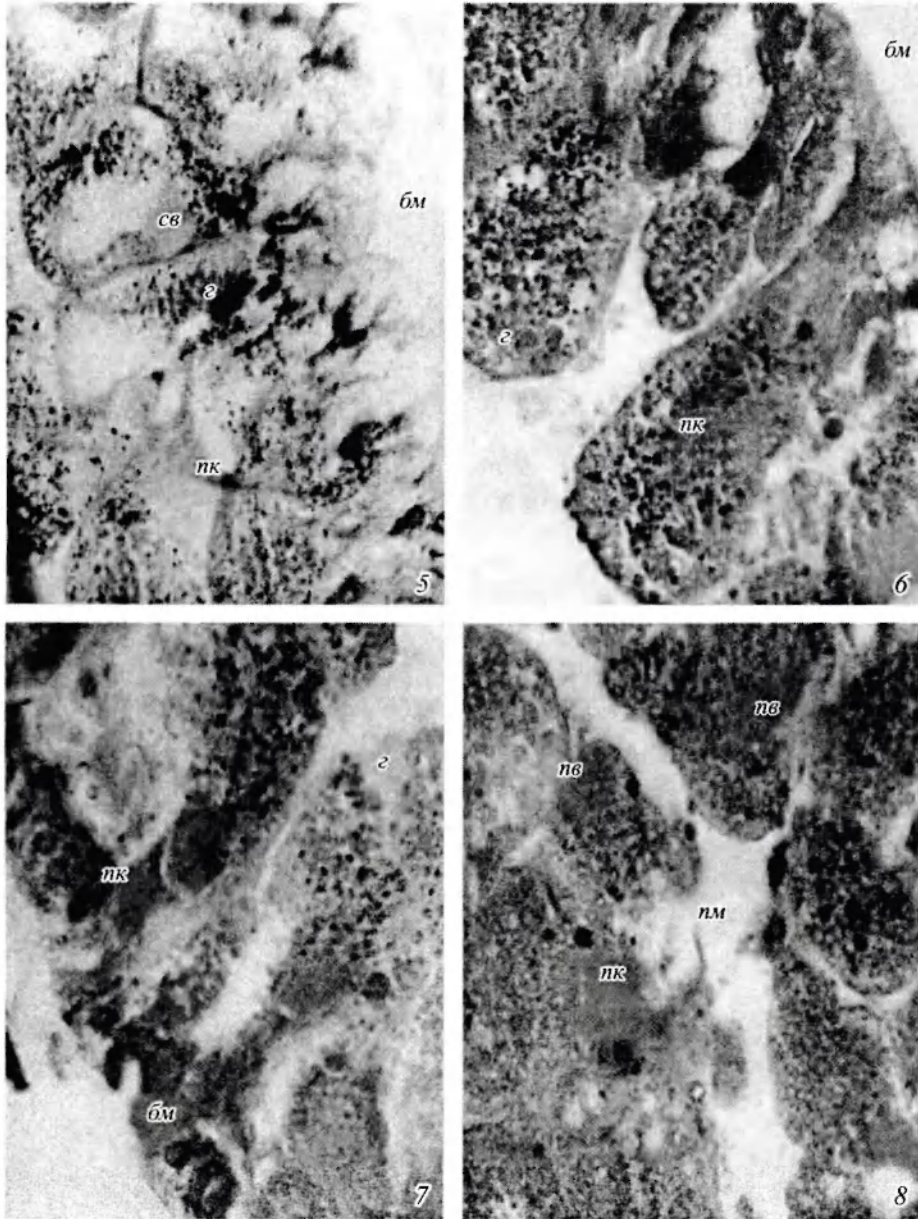


Рис. 1 (продолжение).

они приобретают булавовидную форму, ядро располагается в расширенной апикальной части клетки, цитоплазма содержит кристаллы гематина и пищеварительные вакуоли. К этому времени кишечная стенка сформирована из молодых пищеварительных клеток первой генерации имагинальной фазы. Они имеют четко выраженную столбчатую форму, на апикальной поверхности различим перитрофический матрикс (рис. 1, 2). В полости кишки находится слабо окрашиваемое эозином содержимое с единичными эритроцитами и гранулоцитами. Потребление крови незначительное, пищевые массы состоят в основном из неклеточного экссудата. Пищеварительные клетки первой генерации имагинальной фазы функционируют в кишечном пласте в течение последующих 2–3 сут (рис. 1, 3, 4), а на 6–8-е сут от начала питания замещаются пищеварительными клетками второй генерации, которые формируют эпителиальный пласт до конца питания (рис. 1, 5–8) и до конца жизни клеща (рис. 2). Пищеварительные клетки первой генерации функционируют и опадают в полость кишечника синхронно. В отличие от них клетки второй генерации формируют неравномерный эпителиальный пласт, они находятся на разных этапах функциональной активности (рис. 1, 6, 7), имеют разные размеры, отличаются по содержанию в цитоплазме гематина, секреторных вакуолей и пищевых включений. Кишечник увеличивается в размерах, его базальная поверхность сильно складчата и образует впячивания (рис. 1, 4, 5). Однако потребляемые количества крови малы и не достаточны не только для того чтобы полностью растянуть кишечник (рис. 1, 7), но и для того чтобы обеспечить синхронное функционирование всех пищеварительных клеток второй генерации эпителиального пласта, как это отмечено для оплодотворенных самок (Григорьева, 2003). Генерация секреторных клеток, а также еще 2 генерации пищеварительных клеток, отмеченные нами для оплодотворенных самок, у девственных самок отсутствуют.

Полного насыщения неоплодотворенные самки не достигают, изменения массы тела самок исследованных видов незначительны, за период

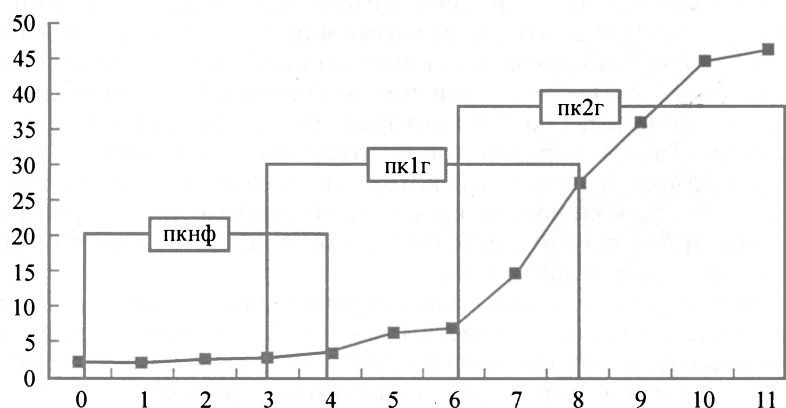


Рис. 2. Изменения массы тела (мг) и смена поколений кишечных клеток у неоплодотворенных самок *Ixodes pacificus* во время питания.

пкнф — пищеварительные клетки нимфальной фазы, пк1г — пищеварительные клетки 1-й генерации имагинальной фазы, пк2г — пищеварительные клетки 2-й генерации имагинальной фазы. По оси абсцисс — время питания, сут; по оси ординат — масса клеща, мг; кривая показывает изменения массы питающейся самки.

Fig. 2. The changes of the body weight (mg) and the change of midgut cells generations in virgin tick females of the species *Ixodes pacificus* during feeding.

Влияние спаривания на питание самок клещей рода *Ixodes*

The effect of coupling on the feeding of *Ixodes* females

Время питания на хозяине, сут	Масса тела самки, мг					
	<i>I. ricinus</i>		<i>I. persulcatus</i>		<i>I. pacificus</i>	
	не копулир.	копулир.	не копулир.	копулир.	не копулир.	копулир.
0 (голодные)	1.8	1.8	2.0	2.0	1.9	1.8
3	3.8	7.8	6.1	9.2	2.7	8.5
4	4.3	11.0	10.5	11.5	3.5	11.8
5	7.4	12.4	11.5	12.8	6.5	16.4
6	8.1	20.2	25.1	43.2	7.1	43.3
8	28.5	34.3	42.7	65.0	28.0	55.0
10	37.3	48.5	48.3	110.0	45.3	199.5
11	48.9	248.0	53.7	480.0	47.0	
12			58.4			

питания их масса увеличивается в 25—29 раз и соответствует весу, который набирают оплодотворенные самки к концу фазы медленного питания на 6—8-е сут (см. таблицу). Следует отметить для сравнения, что масса тела оплодотворенных самок к концу питания увеличивается в 130—240 раз.

Таким образом, в переваривании поступающей в кишечник пищи у девственных самок участвуют 1 генерация пищеварительных клеток нимфальной фазы и 2 генерации пищеварительных клеток имагинальной фазы (рис. 2). Процесс кровососания у неоплодотворенных самок не завершается, а прерывается на 2-й фазе, когда происходит медленное питание и подготовка кишечника к 3-й фазе — фазе быстрого питания. Подготовка к 3-й фазе не заканчивается и полного насыщения не происходит.

2-я фаза питания обеспечивает увеличение размеров кишечника с последующим интенсивным поглощением питательных веществ из кишечника, которые нужны прежде всего для развития яиц. Оплодотворение самок стимулирует начало эмбриогенеза, для которого необходимо поступление питательных веществ. Успешное завершение эмбриогенеза невозможно при потреблении тех количеств крови, которые может вместить кишечник голодной самки. Таким образом, оплодотворение стимулирует доразвитие кишечника у самок, в результате которого он достигает размеров, позволяющих поглощать количества крови, необходимые для морфофункциональных перестроек самого кишечника, доразвития и функционирования слюнных желез и для развития яиц.

У неоплодотворенных самок развитие яиц останавливается, следовательно, потребление больших количеств крови не происходит. Таким образом, в цепи последовательных процессов «оплодотворение с последующим эмбриогенезом — кровососание — рост кишечника» происходит остановка. Исходя из вышеизложенного, следует признать, что оплодотворение стимулирует интенсивный рост кишечника и кровососание.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (инициативный грант № 02-04-48666) и гранта поддержки ведущих научных школ (№ НШ — 1664.2003.4).

Список литературы

- Балашов Ю. С. Иксодовые клещи — паразиты и переносчики инфекций. СПб., 1998. 287 с.
- Балашов Ю. С., Григорьева Л. А., Оливер Дж. Репродуктивная изоляция и межвидовая гибридизация иксодовых клещей группы *Ixodes ricinus* — *I. persulcatus* (ACARINA; IXODIDAE) // Энтомол. обозр. 1998. Т. 77, № 3. С. 713—721.
- Григорьева Л. А. Морфофункциональные изменения средней кишки самок клещей рода *Ixodes* (Acarina: Ixodidae) во время и после питания // Паразитология. 2003. Т. 37, вып. 3. С. 177—184.
- Григорьева Л. А., Амосова Л. И. Особенности перитрофического матрикса в кишечнике самок клещей рода *Ixodes* (Acarina: Ixodidae) // Паразитология. 2004. Т. 38, вып. 1. С. 3—11.
- Таежный клещ *Ixodes persulcatus* Schulze (Acarina, Ixodidae): Морфология, систематика, экология, медицинское значение / Под ред. Н. А. Филипповой. Л., 1985. 416 с.
- Akov S. Blood digestion in ticks // Physiology of ticks / Ed. by F. D. Obenchain, R. Galun. Oxford etc., 1982. P. 197—211.
- Coons L. B., Lamoreaux W. J., Rossel-Davis R., Tarnowski B. Onset of vitellogenin production and vitellogenesis and their relationship to changes in the midgut epithelium and oocytes in the tick, *Dermacentor variabilis* // Exp. Appl. Acarol. 1989. Vol. 6, N 3. P. 291—305.
- Diehl P. A., Aeschlimann A., Obenchain F. D. Tick reproduction: Oogenesis and oviposition // Physiology of ticks / Ed. by F. D. Obenchain, R. Galun. Oxford etc., 1982. P. 277—350.
- Graf J.-F. Ecologie et ethologie d'*Ixodes ricinus* L. en Suisse (Ixodoidea: Ixodidae). Cinquieme note: mice en evidence d'une pheromone sexuelle chez *Ixodes ricinus* // Acarologia. 1976. Vol. 17, N 3. P. 436—441.
- Sonenshine D. E. Biology of ticks. Oxford, 1991. Vol. 1. 472 p.
- Sonenshine D. E. Pheromones and other semiochemicals of the Acari // Ann. Rev. Entomol. 1985. Vol. 30. P. 1—28.
- Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург
- Поступила 11 II 2005

MORPHOFUNCTIONAL CHANGES IN THE MIDGUT OF VIRGIN TICK FEMALES OF THE GENUS IXODES (ACARINA: IXODIDAE) DURING AND AFTER FEEDING

L. A. Grigorieva

Key words: *Ixodes*, virgin females, midgut epithelium, digestive cells.

SUMMARY

The midgut epithelium of the virgin females in *Ixodes ricinus*, *I. pacificus*, and *I. persulcatus* is represented by the digestive cells of nymphal phase and stem cells. Digestion of fed is performed by the one generation of digestive cells of nymphal phase and two generations of digestive cells of adult females. The generation of secretory cells and two generations of digestive cells are absent. The feeding of virgin females is not completed but interrupted in the second phase during the period of slow feeding and preparation of the intestine for the third phase.