

УДК 576.895.42 : 599.323.4

**МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ КИШЕЧНИКА
КЛЕЩЕЙ ИКСОДИН (ACARI: IXODIDAE)
НА ПРОТЯЖЕНИИ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА**

© Л. А. Григорьева

Зоологический институт РАН
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034
E-mail: tick@zin.ru
Поступила 29.04.2009

В результате морфофункциональных исследований иксодин 5 видов (*Ixodes pacificus*, *I. pavlovsky*, *I. persulcatus*, *I. ricinus* и *I. scapularis*) установлено, что смена кишечного эпителия в каждую следующую фазу развития запаздывает и не синхронизирована с общими процессами метаморфогенеза и органогенеза при линьках. Кишечный эпителий предыдущей фазы не только сохраняется, но и функционирует на этапе питания следующей фазы.

Особенности морфофункциональных перестроек эпителиального пласта кишечника иксодин заслуживают особого внимания в связи со способностью последних сохранять и осуществлять трансфазовую передачу возбудителей многих трансмиссивных инфекции, таких как вирус клещевого энцефалита, *Borrelia burgdorferi* s. l. (Балашов и др., 1997, 1998) и *Babesia microti* (Rudzinska et al., 1982; Rundolph, 1998). Циркуляция боррелий и генерализация инфекции в организме клеща приурочены к периодам однократного многодневного питания каждой фазы на прокормителе, во время которых происходят глубокие внутренние морфофункциональные перестройки (Балашов, 1967, 1998; Таежный..., 1985; Григорьева, 2007а).

У иксодин, временных эктопаразитов с длительным питанием, в жизненном цикле периоды личиночного, нимфального и имагинального питания, когда они являются настоящими паразитами, чередуются с разделяющими их периодами непаразитического существования: эмбриональное развитие, метаморфоз напитавшихся личинок и нимф, яйцекладка самок и периоды голодания особей до встречи с хозяевами (Балашов, 1998, 2009). Таким образом, каждая фаза включает периоды свободного и паразитического существования. Метаморфоз и линька личинок и нимф на следующую фазу развития возможна после достижения в течение питания определенной массы тела. Кишечник в отличие от остальных органов, формирующихся после питания на каждой фазе заново, не подвергается гистолизу, сохраняется и продолжает функционировать (Балашов, 1998; Григорьева, 2007).

В результате морфофункциональных исследований кишечника голодных и питающихся личинок, нимф и самок иксодин 5 видов (*Ixodes pacificus* Соо-

ley et Kohls, 1943, *I. pavlovsky* Pom., 1946, *I. persulcatus* Schulze, 1930, *I. ricinus* L., 1758 и *I. scapularis* Say, 1821) мы показали, что во время питания и после его завершения эпителий в кишечнике клеща динамично обновляется, претерпевая циклические изменения. Это проявляется в функционировании нескольких морфофункциональных пластов или поколений клеток. Процессы поглощения крови и ее переваривания не разобщены во времени, а происходят практически одновременно (Григорьева, 2007а). Материалы и методики работы подробно изложены в ранних работах (Григорьева, 2003—2007б; Григорьева, Амосова, 2004).

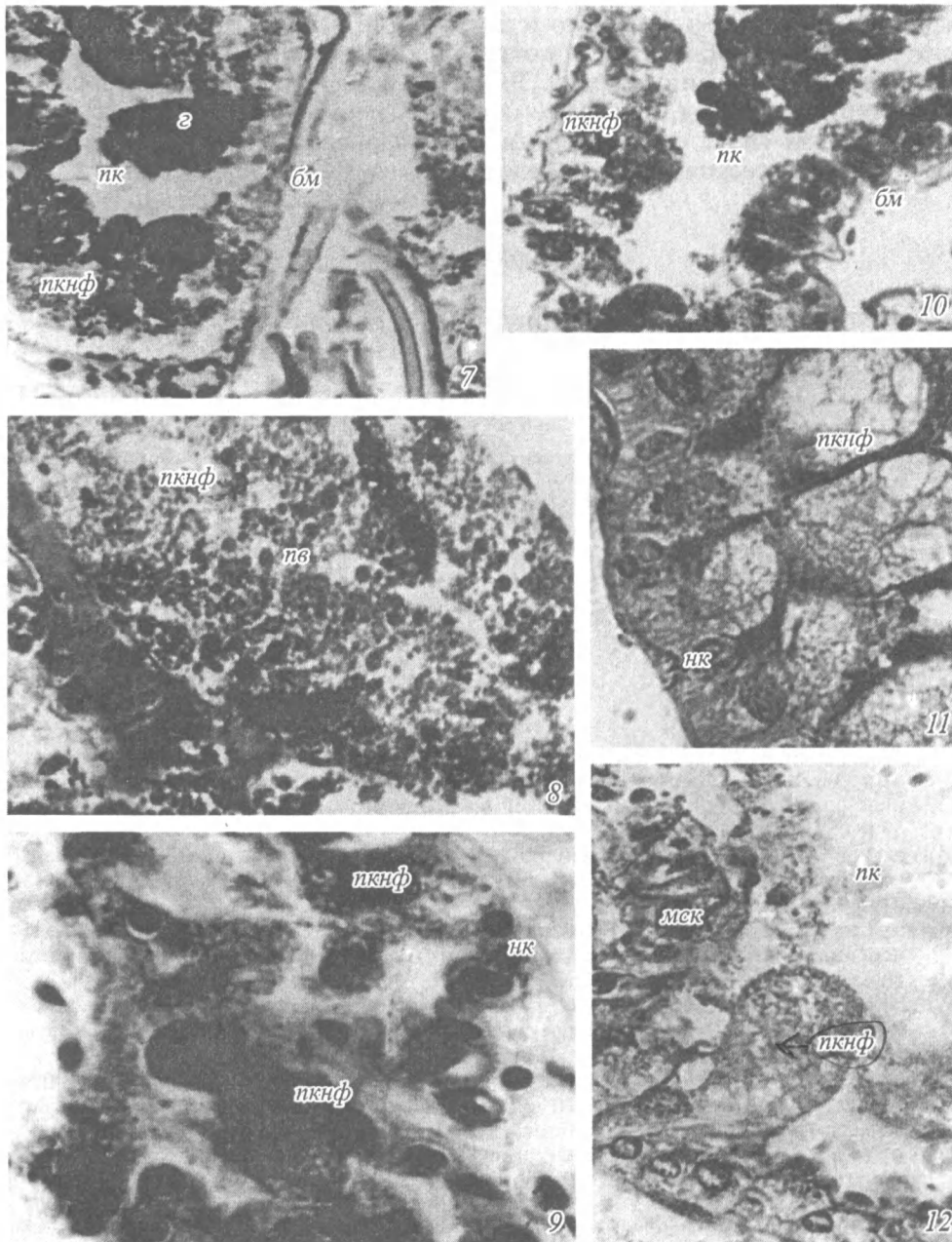
Сравнительное исследование кишечника у диапаузирующих нимф и нимф, развивающихся без диапаузы, показало, что морфофункциональные изменения в кишечнике на протяжении питания и в течение 2 мес. после него происходят одинаково. Кишечный эпителий у нимф, приступивших к питанию, представлен пищеварительными клетками личиночной фазы (см. рисунок, 1), недифференцированные элементы составляют примерно 1/20 часть эпителиального пласта. Секреторные клетки у нимф не обнаружены, пищеварительные вакуоли формируются в пищеварительных клетках личиночной фазы. Все функционирующие клетки образуют на своей апикальной поверхности слой перитрофического матрикса. Заполнение кишечника кровью происходит в последние 1—2 сут питания. Переваривание основного количества пищи у нимф, развивающихся с диапаузой и без нее, в первые сутки питания осуществляют пищеварительные клетки личиночной генерации (см. рисунок, 2—4), а после насыщения и отпадения клеща — единственная генерация (см. рисунок, 5—8) пищеварительных клеток нимфальной фазы (Григорьева, 2004, 2007б). Смена пищеварительных клеток личиночной фазы на клетки нимфальной происходит постепенно в течение 5—10 сут после отпадения клеща. Пищевые включения начинают откладываться в молодых пищеварительных клетках нимфальной фазы на 10—15-е сут после отпадения клеща (см. рисунок, 5). На 40—60 сут после отпадения клеща в полости кишки содержатся лишь скопления гематина, пищеварение заканчивается, пищеварительные клетки заполнены запасными пищевыми включениями (см. рисунок, 6, 8).

У голодных самок и в начале питания кишечный эпителий представлен пищеварительными клетками предыдущей, нимфальной фазы и резервными клетками (см. рисунок, 9). Пищеварительные клетки нимфальной фазы функционируют в течение первых 2—3 сут питания (см. рисунок, 10, 11). На смену этим клеткам приходят секреторные (см. рисунок, 12). В конце 4—4.5 сут после присасывания клеща секреторные клетки выделяют пищеварительные ферменты по голокриновому типу, а выстилающие стенку кишки молодые клетки дифференцируются в пищеварительные клетки первой генерации. Пищеварительные клетки второй генерации появляются на 5.5—6-е сут и после отторжения клеток первой функционируют до 8—8.5 сут. На 8.5—10-е сут после прикрепления клеща приходится потребление последней, наибольшей по массе порции крови. В усвоении этой порции участвуют также пищеварительные клетки двух поколений, третьей и четвертой. Пищеварительные клетки третьей генерации формируются под клетками второй на 6.5—7-е сут после прикрепления клеща, функционируют до 3—5 сут после отпадения клеща. На 8.5—9-е сут после прикрепления или на 1—2-е сут после отпадения клеща под пищеварительными клетками третьей генерации формируются клетки четвертой. Они функционируют до конца жизни самки, не отторгаются, в них формируются резервы, необходимые для завершения оогенеза. В отличие от оплодотворенных неоплодотво-

ренные самки полного насыщения не достигают. В переваривании поступающей в кишечник пищи у девственных самок участвуют пищеварительные клетки нимфальной фазы и два пласта пищеварительных клеток имагинальной фазы. Процесс кровососания у неоплодотворенных самок прерывается. Поскольку оплодотворение отсутствует, кишечник не достигает размеров, позволяющих поглощать количество крови, необходимое для морфофункциональных перестроек самого кишечника, доразвития и функционирования слюнных желез и для развития яиц.

Таким образом, на протяжении 7—12 дневного питания в кишечнике самок и 3—6 дневного питания нимф клещей рода *Ixodes* одновременно с поглощением пищи происходит наращивание тканей кишечника, эпителий обновляется, сменяется несколько морфофункциональных слоев клеток. Поглощение и переваривание крови происходят одновременно. На стадии питающейся нимфы кишечный эпителий представлен пищеварительными клетками личиночной фазы. Смена пищеварительных клеток личиночной фазы на клетки нимфальной происходит на 5—10-е сут после питания клеща. Переваривание основной части пищи осуществляют пищеварительные клетки нимфальной фазы после отпадения клеща, в период метаморфоза, предшествовавший аполизису. Кишечник напитавшейся нимфы накануне линьки на имаго, так же как и кишечник только что перелинявшей самки, содержит пищеварительные клетки нимфальной фазы. Пищеварение у самок осуществляют клетки пяти последовательных морфофункциональных слоев.

Смена кишечного эпителия в каждую следующую фазу развития запаздывает и не синхронизирована с общими процессами метаморфоза и органогенеза при линьках и послелинчного доразвития. Кишечный эпителий предыдущей фазы не только сохраняется, но и функционирует на начальном этапе питания следующей. Эти факты позволяют считать кишечник наиболее стабильной в организме клеща системой, не подвергающейся гистолузу при линьках. В нем поддерживаются пищеварительные процессы с четкой и ритмичной сменой клеточных генераций, происходит полостное и внутриклеточное пищеварение, сохраняется слабощелочная среда кишечной полости, а на периоды между кровососаниями он становится основным депо запасных питательных веществ. В сравнении с остальными, заново формирующимися на каждой фазе онтогенеза органами, кишечник сохраняет монослой пищеварительных клеток предыдущей фазы на периоды свободного и на начальных этапах паразитического существования следующей фазы. Кишечник голодных нимф и имаго, представленный пищеварительным эпителием предыдущей фазы, содержит запас питательных веществ, обеспечивающих клещу активность на периоды доразвития и последующего поиска хозяина, оценка этих запасов дает возможность оценить потенциальную физиологическую активность и физиологический возраст. Целостность кишечника и стабильность пищеварительных процессов в нем на протяжении каждой фазы жизненного цикла клеща и периодов линьки позволяют предполагать относительное постоянство среды кишечника как среды обитания возбудителей инфекций, в частности боррелий и других патогенов, передаваемых клещами. На всех фазах жизненного цикла клеща боррелии обнаруживаются на апикальной поверхности кишечных клеток у голодных особей, продвигаются по межклеточникам, а иногда и через клетки (Амосова, 2000) в область базальной мембраны (Балашов и др., 1997). При условии, что все системы органов, кроме кишечника, при метаморфозе формируются заново, следует признать, что кишечник является органом, депонирующим возбудителя и обеспечивающим его трансфазовую передачу.



Продолжение рисунка.

Мы считаем, что череда последовательных морфофункциональных перестроек кишечника иксодоидных клещей является причиной длительного (многодневного) питания на хозяине-прокормителе. Кишечник клеща на стадии голодания не в состоянии вместить достаточное для продолжения развития количество пищи, ему необходимо «доразвить» пищеварительную систему, покровы, половую систему у имаго. В процессе питания клещ увеличивает свою массу в десятки и сотни раз за счет не только поглощения

огромного количества крови, но и в результате наращивания собственного тела и особенно кишечника и покровов, размеры которых позволили бы вместить всю полученную пищу. Явление доразвития организма в период паразитирующей фазы, или неосомия, позволяет сократить количество паразитирующих фаз в онтогенезе, увеличивая продолжительность паразитирования—кровососания до 1—2 недель.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 08-04-00148а).

Список литературы

- Амосова Л. И. 2000. Электронно-микроскопическое исследование боррелий в организме самок иксодового клеща *Ixodes persulcatus*. Паразитология. 34 (3) : 234—240.
- Балашов Ю. С. 1967. Кровососущие клещи (Ixodoidea) — переносчики болезней человека и животных. Л.: Наука. 320 с.
- Балашов Ю. С. 1985. Кишечник и особенности пищеварения. В кн.: Таежный клещ *Ixodes persulcatus* Schulze. Л.: Наука. 60—65.
- Балашов Ю. С. 1998. Иксодовые клещи — паразиты и переносчики инфекций. СПб.: Наука. 287 с.
- Балашов Ю. С. 2009. Паразитизм клещей и насекомых на наземных позвоночных. СПб.: Наука. 357 с.
- Балашов Ю. С., Григорьева Л. А. 1997. Локализация боррелий в организме клеща *Ixodes persulcatus* (Ixodidae). Докл. Академии наук. 352 (1) : 130—132.
- Григорьева Л. А. 2003. Морфофункциональные изменения средней кишки самок клещей рода *Ixodes* (Acarina: Ixodidae) во время и после питания. Паразитология. 37 (3) : 177—184.
- Григорьева Л. А. 2004. Морфофункциональные изменения кишечника нимф клещей рода *Ixodes* (Acarina: Ixodidae) во время и после питания. Паразитология. 38 (3) : 219—224.
- Григорьева Л. А. 2005. Морфофункциональные изменения средней кишки неоплодотворенных самок клещей рода *Ixodes* (Acarina: Ixodidae) во время и после питания. Паразитология. 39 (4) : 265—269.
- Григорьева Л. А. 2006. Морфофункциональные изменения средней кишки самок клещей рода *Ixodes* (Acarina: Ixodidae) во время иммунизирующих кормлений. Паразитология. 40 (4) : 363—370.
- Григорьева Л. А. 2007а. Морфофизиологические изменения в организме питающихся клещей иксодин (Ixodinae), взаимодействие клещей с организмом хозяина и патогенами: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб. 39 с.
- Григорьева Л. А. 2007б. Морфофункциональные изменения кишечника нимф *Ixodes ricinus* (Acarina: Ixodidae) на стадии диапаузы. Паразитология. 41 (1) : 23—27.
- Григорьева Л. А., Амосова Л. И. 2004. Особенности перитрофического матрикса в кишечнике самок клещей рода *Ixodes* (Acarina: Ixodidae). Паразитология. 38 (1) : 3—11.
- Таежный клещ *Ixodes persulcatus* Schulze (Acarina, Ixodidae): Морфология, систематика, экология, медицинское значение. 1985 / Под ред. Н. А. Филипповой. Л. 416 с.
- Randolph S. E. 1998. Ticks are not insects: consequences of contrasting vector biology for transmission potential. Parasitology Today. 14 (5) : 186—192.
- Rudzinska M. A., Spielman A., Lewengrub S., Pressman J., Karakashian S. 1982. Penetration of the peritrophic membrane of the tick by *Babesia microti*. Cell Tissue Res. 221 : 471—481.

MORPHOFUNCTIONAL CHANGES IN THE MIDGUT OF TICKS
OF THE GENUS IXODES (ACARINA: IXODIDAE) DURING LIFE CYCLE

L. A. Grigoryeva

Key words: ticks, *Ixodes*, anatomy, histology, digestive system, life cycle.

SUMMARY

Morphofunctional investigations of five *Ixodes* species (*Ixodes pacificus*, *I. pavlovsky*, *I. persulcatus*, *I. ricinus* and *I. scapularis*) were carried out. It was established, that the change of midgut epithelium lags at the each next developmental stage, and it is not synchronized with general processes of metamorphosis and organogenesis during molts. The midgut epithelium of a previous phase of the life cycle persists and functions during the feeding stage at the next phase.
