

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ СРЕДНЕЙ КИШКИ
НАПИТАВШИХСЯ ВШЕЙ
PEDICULUS HUMANUS CORPORIS (ANOPLURA)

С. Ю. Чайка

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова

У напивавшихся платяных вшей наблюдается дифференцировка клеток средней кишки на секреторные, пищеварительные и регенерационные. Секреторные клетки по своей ультраструктуре делятся на два отдела: апикальный, не имеющий микроворсинок, и дистальный, содержащий основные субклеточные органеллы. Выделение секрета осуществляется по макроапкриновому, микроапкриновому и мерокриновому типам. В пищеварительных клетках хорошо развиты микроворсинки, а в цитоплазме клеток выявляются гранулы липидов и гликогена. Все клетки подстилаются гомогенной базальной мембраной.

У большинства насекомых эпителиальные клетки средней кишки полифункциональны: они участвуют в секреции пищеварительных ферментов и всасывании продуктов внеклеточного гидролиза пищи. Вместе с тем некоторым насекомым свойственна более глубокая дифференцировка среднекишечного эпителия, выражающаяся в наличии в эпителии средней кишки специализированных секреторных клеток. В частности, такие клетки описаны по данным электронной микроскопии в средней кишке гусениц чешуекрылых (Anderson, Harvey, 1966; Smith e. a., 1969) и личинок ручейников (Чайка, Фарафонова, 1980).

У вшей также описаны секреторные клетки в средней кишке. Однако у последних секреторные клетки были исследованы только по данным светооптического метода (Haug, 1952; Norr, 1953). В единственной электронно-микроскопической работе, где рассмотрено строение кишечника вшей (Школьник, 1972), сведения по ультраструктуре клеток средней кишки у напивавшихся вшей отсутствуют.

Целью настоящей работы было детальное исследование ультраструктуры клеток средней кишки у напивавшихся вшей. Морфофизиологический анализ пищеварительной системы кровососущих насекомых на стадии активного переваривания крови представляет интерес по нескольким причинам. Во-первых, активная морфофизиологическая дифференцировка клеток может осуществляться только на стадии переваривания крови, а во-вторых, детальное морфологическое исследование средней кишки напивавшихся вшей может способствовать выяснению возможных путей проникновения возбудителей в клетки средней кишки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для исследований служили имаго *Pediculus humanus corporis* de Geer, взятые из лабораторной культуры. Фиксация средней кишки проводилась спустя 1—10 ч после кровососания. Отпрепарированные отделы средней кишки фиксировали в 2.5%-ном растворе глутарового альдегида на фосфатном буфере, а затем постфиксировали в 2%-ном рас-

творе четырехокси осмия. В процессе обезвоживания материал контрастировали в растворе уранилацетата. После полного обезвоживания в спиртах и ацетоне материал заливали в смесь смол эпон. Ультратонкие срезы окрашивали по Рейнольдсу и изучали в электронном микроскопе JEM-100 В.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

У вшей, зафиксированных вскоре после кровососания, средняя кишка полностью заполнена кровью и ее клетки приобретают уплощенную форму. Высота клеток средней кишки достигает лишь 6—8 мкм, а ядра имеют удлинненную форму. На апикальной поверхности клеток имеются хорошо развитые микроворсинки длиной до 1 мкм (рис. 2, 1, 2; см. вкл.).

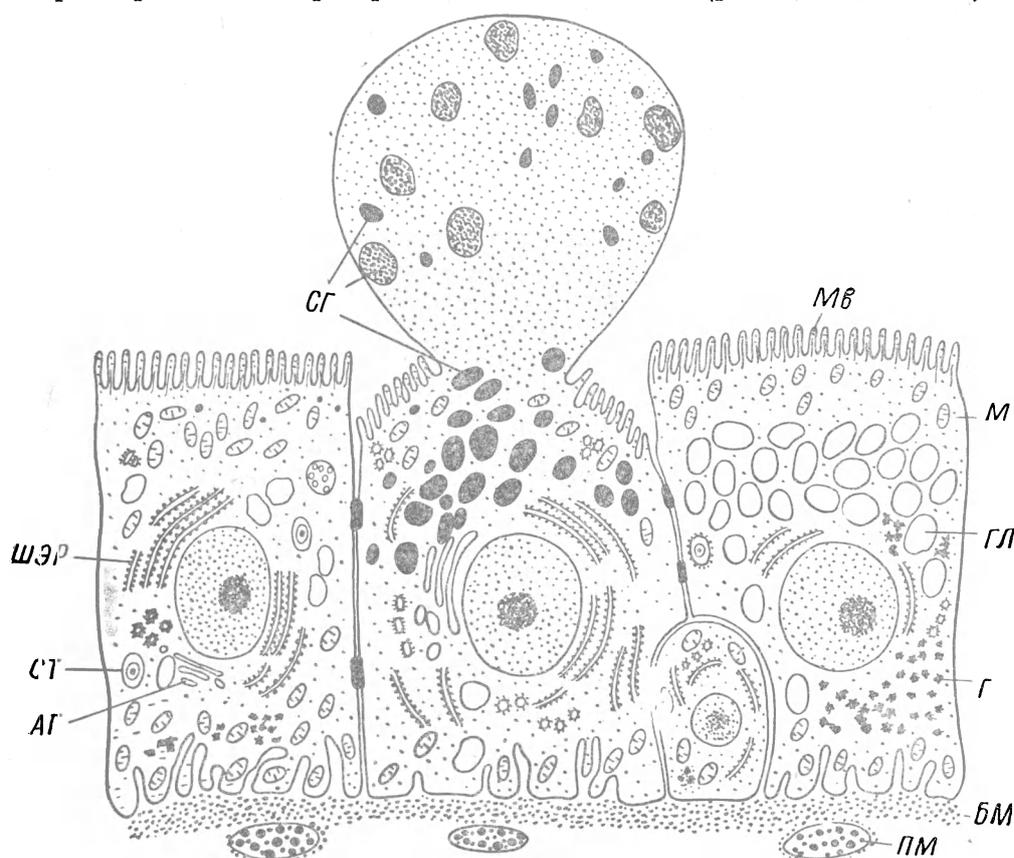


Рис. 1. Схема участка средней кишки напившейся вши.

АГ — аппарат Гольджи, БМ — базальная мембрана, Г — гликоген, ГЛ — гранулы липидов, М — митохондрии, Ме — микроворсинки, ПМ — пучки мышц, СГ — секреторные гранулы, СФ — сферическое тело, ШЭР — шероховатый эндоплазматический ретикулум.

В микроворсинках отчетливо видны тончайшие микрофиламенты, однако микротрубочки отсутствуют. Размещение субклеточных органелл в цитоплазме обычное: имеется значительное число митохондрий, мембран шероховатой эндоплазматической сети, рибосом. Цитоплазма клеток характеризуется довольно высокой электронной плотностью. По всей цитоплазме рассеяны небольшие, диаметром около 0.1—0.3 мкм, секреторные гранулы (рис. 2, 2). В базальной части клеток различается тонкий слой цитоплазматических выростов, формирующих базальный лабиринт (рис. 2.1).

Спустя приблизительно час после кровососания в эпителии средней кишки вшей четко выделяются большие секреторные клетки, высотой до 20 мкм (рис. 1). Секреторные клетки встречаются по всему эпителию,

однако наибольшее их число расположено в переднем отделе средней кишки.

Секреторные клетки имеют булабовидную форму и разделены по своему морфологическому строению на два отдела — апикальный и базальный (рис. 1; 2.3). Базальный отдел клеток содержит основные субклеточные органеллы и ядро. По своей ультраструктуре базальный отдел секреторных клеток не отличается от такового других клеток. Его цитоплазма заполнена обильно развитой системой шероховатой эндоплазматической сети, митохондриями, свободнолежащими рибосомами, небольшими пузырьками. В этом отделе можно видеть у напивавшихся вшей значительное число секреторных включений (рис. 2.3; 2.4; 2.6). Отдел клетки, граничащий с базальной мембраной, представлен базальным лабиринтом, который имеет строение типичное для клеток средней кишки насекомых (рис. 2.6). Боковая поверхность участков клетки, которые не соприкасаются с соседними клетками, покрыта микроворсинками. Их длина также достигает 1 мкм, а диаметр равен 0.25 мкм (рис. 2.3; 2.4).

Место перехода базального отдела в апикальный характеризуется значительным уменьшением диаметра клетки (рис. 1; 2.4). В этой зоне на поверхности клетки заметно уменьшается и количество микроворсинок.

Апикальный отдел секреторных клеток характеризуется полным отсутствием микроворсинок и наличием незначительного числа цитоплазматических органелл (рис. 2.3; 2.5). Цитоплазма этого отдела клетки имеет мелкоструктурированный вид и в ней обнаруживаются отдельные мембрановидные структуры и капли секрета. На поверхности этого отдела клетки часто видны каплевидные или грибовидные выросты (рис. 2.3; 2.5). В процессе пищеварения часть клетки, не содержащая микроворсинок, отрывается от базальной части, которая остается в составе эпителия. Отделившиеся участки секреторных клеток можно наблюдать в полости средней кишки среди ее содержимого. Таким способом осуществляется макроапокриновая секреция пищеварительных ферментов.

Кроме макроапокринового типа секреции, у вшей широко распространена и микроапокриновая секреция, в результате которой происходит отрыв расширенных участков микроворсинок с пищеварительными ферментами (рис. 3.1).

Пищеварительные ферменты могут выделяться и по мерокриновому типу. Как правило, этот тип секреции не удается выявить на электронно-микроскопических снимках, поскольку он не сопровождается какими-либо видимыми нарушениями клеточной мембраны. Однако у напивавшихся вшей о мерокриновой секреции можно судить по значительному лизису кровяного сгустка, соприкасающегося с клеточной поверхностью (рис. 3.2; 3.3). Характерно, что секреция по мерокриновому типу осуществляется и на тех участках клетки, которые вскоре должны отделиться от основной базальной части клетки. Это свидетельствует о том, что свободная диффузия пищеварительных ферментов осуществляется довольно большой поверхностью клетки и что апокриновая секреция всегда сопровождается секрецией мерокринового типа.

У вшей в связи с преобладанием апокринового типа секреции весьма разнообразно строение и расположение микроворсинок. Последние могут иметь разные размеры, им не свойственно правильное размещение. На поверхности микроворсинок слабо развит слой гликокаликса. Даже при весьма больших увеличениях (порядка 80 тыс.) нельзя с достоверностью отличить слой гликокаликса от мембраны клетки. Это является косвенным свидетельством слабого развития пристеночного, или мембранного пищеварения, которое свойственно многим насекомым (Уголев, 1972). Среди кровососущих насекомых хорошо выраженное гликокаликсное покрытие мембраны микроворсинок средней кишки было описано у двукрылых и блох (Чайка, 1977, 1978).

В ядрах клеток средней кишки вшей довольно часто можно наблюдать вакуоли, диаметром в среднем около 0.5 мкм (рис. 3.4). Эти вакуоли огра-

ничены со всех сторон мембраной, поэтому они не могут рассматриваться как следствие артефактов, возникших в результате гистологической обработки материала.

Помимо секреторных клеток, в средней кишке вшей, зафиксированных на стадии активного переваривания крови, имеются типичные пищеварительные клетки, которые выполняют всасывающую функцию. Размеры этих клеток заметно меньше размеров секреторных клеток, их высота равна 10—12 мкм (рис. 1; 3.5).

В цитоплазме пищеварительных клеток имеется большое число включений с высокой и средней электронной плотностью. По внешнему виду эти включения можно классифицировать как липидные (рис. 3.6). Их наличие в средней кишке вшей, полностью еще не переваривших кровь, не вызывает сомнений, поскольку ранее было показано гистохимически наличие жировых включений в клетках средней кишки вшей уже 4 ч спустя после кровососания (Kedzia, 1962). Известно, что процесс переваривания крови длится у вшей 5—6 ч, а полное освобождение кишечника от остатков пищи осуществляется только через 15—16 ч (Бурылова, Грембовская, 1963).

Значительный объем пищеварительных клеток занимают большие вакуоли, диаметром до 1.5—2.0 мкм. В вакуолях не обнаруживается какое-либо содержимое. В цитоплазме этих клеток имеются также сферические тела, диаметром 0.4—1.0 мкм. Эти тела ограничены мембраной и представляют собой скопления неорганических соединений, расположенных правильными концентрическими слоями.

Преимущественно в базальной части клеток выявляются скопления гранул гликогена (рис. 3.7). Митохондрии с плотным матриксом локализованы преимущественно в апикальной части клеток непосредственно под микроворсинками. В пищеварительных клетках имеется значительное количество мембран шероховатой эндоплазматической сети.

В эпителии средней кишки напитавшихся вшей изредка встречаются небольшие клетки с темной цитоплазмой. Эти клетки не имеют характерного базального лабиринта. Отличительной особенностью клеток этого типа является наличие в их цитоплазме округлых электронноплотных гранул, окруженных мембраной. Диаметр таких гранул достигает 0.5 мкм. Такие клетки ранее были обнаружены в средней кишке блох, а гранулы сходной формы рассматривались как нейросекреторные (Reinhardt, 1976).

В базальной части эпителия имеются резервные недифференцированные клетки, отличающиеся весьма электронноплотной цитоплазмой.

Основание всех клеток средней кишки подстилает базальная мембрана. Она имеет мелкогранулированную структуру, а ее ширина равна 0.5—0.8 мкм (рис. 2.1).

ОБСУЖДЕНИЕ

В период переваривания крови у вшей наблюдается значительная морфофункциональная дифференцировка клеток средней кишки. В средней кишке клетки представлены секреторными, всасывающими и недифференцированными резервными клетками. Вместе с тем особенности ультраструктуры секреторных клеток, обнаружение последних только в процессе переваривания крови, сильная вариабельность основных морфологических показателей (размеры, форма) свидетельствуют о том, что эти клетки отличаются от секреторных бокаловидных клеток, описанных в средней кишке некоторых чешуекрылых и ручейников.

Цитофизиологические особенности эпителия средней кишки вшей во многом напоминают таковые кровососущих клещей. Так, у нимфы *Hyalomma asiaticum* дифференцировка эпителиальных клеток на разные типы (резервные, секреторные и пищеварительные) обнаруживается только во время переваривания крови (Балашов, Райхель, 1976). Исследование ультраструктурного строения среднего отдела кишечника голодных нимф не

выявило каких-либо определенных типов клеток (Балашов, Райхель, 1974).

Конечно, нельзя проводить точную гомологию между типами клеток средней кишки клещей и вшей. Известно, что у клещей пищеварительные клетки приспособлены к внутриклеточному перевариванию пищи, в то время как у насекомых внутриклеточное пищеварение отсутствует. К тому же в связи с более длительным процессом пищеварения у клещей продолжительность существования клеток определенных типов также является более длительной. Тем не менее общим признаком этих кровососущих членистоногих (клещей и вшей) является заметная морфофизиологическая дифференцировка клеточного состава кишечника, осуществляющаяся только в период переваривания крови.

У вшей нет устойчивого типа секреторных клеток, сопоставимых с секреторными бокаловидными клетками некоторых насекомых, а в связи с интенсивными процессами макроапокриновой секреции часть клеток средней кишки дифференцируется в секреторные. У голодных платяных вшей специализированные секреторные клетки не были обнаружены (Школьник, 1972).

Известно, что платяная вошь является переносчиком патогенных для человека риккетсий — возбудителей эпидемического сыпного тифа, волынской лихорадки и эндемического тифа. Показано также, что риккетсии, поступившие в среднюю кишку, размножаются в ее клетках (Балашов, Дайтер, 1973). В связи с этим представляется весьма вероятным проникновение риккетсий в клетки средней кишки с поврежденной клеточной оболочкой, т. е. в клетки, находящиеся на стадии активной макроапокриновой секреции.¹

Литература

- Балашов Ю. С., Дайтер А. Б. Кровососущие членистоногие и риккетсии. Л., Наука, 1973. 251 с.
- Балашов Ю. С., Райхель А. С. Ультратонкое строение среднего отдела кишечника голодных нимф *Hyalomma asiaticum* (Acarina, Ixodidae). — Зоол. журн., 1974, т. 53, вып. 8, с. 1161—1168.
- Балашов Ю. С., Райхель А. С. Ультратонкое строение эпителия среднего отдела кишечника нимфы клеща *Hyalomma asiaticum* (Acarina, Ixodidae). — Паразитология, 1976, т. 10, вып. 3, с. 201—209.
- Бурлова А. М., Грембовская А. В. Биология платяных вшей, длительное время культивируемых в лаборатории. — В кн.: Риккетсиозные и вирусные инфекции. Пермь, 1963, с. 110—116.
- Уголев А. М. Мембранное пищеварение. Полисубстратные процессы, организация и регуляция. Л., Наука, 1972. 356 с.
- Чайка С. Ю. Ультраструктура гликокаликса микроворсинок кишечника кровососущих членистоногих. — Цитология, 1977, т. 19, № 11, с. 1221—1224.
- Чайка С. Ю. Сравнительное исследование ультраструктурной организации средней кишки блох (*Siphonaptera*). — В кн.: Тр. ЗИН АН СССР, 1978, т. 77, с. 55—60.
- Чайка С. Ю., Фарафонова Г. В. Ультраструктурная организация средней кишки ручейника *Limnephilus stigma* Curtis (Trichoptera, Limnephilidae). — Энтомол. обозр., 1980, т. 59, № 1, с. 67—72.
- Школьник Л. Я. Субмикроскопическое строение некоторых органов платяной вши. — Паразитология, 1972, т. 6, вып. 3, с. 237—245.
- Anderson E., Nagve W. R. Active transport by the *Cecropia* midgut. II. Fine structure of the midgut epithelium. — J. Cell Biol., 1966, vol. 31, N 1, p. 107—134.
- Haug G. Morphologische und histophysiologische Untersuchungen in den Verdauungsorganen der Mallophagen und Anopluren. — Zool. Jahrb., Abt. Anat., 1952, Bd 72, N 3—4, S. 302—344.
- Hopp N. N. Histologische Veränderungen in den Organen der Kleiderlaus *Pediculus vestimenti* N. unter der Einwirkung von Insecticiden. — Zool. Jahrb., Abt. Allg. Zool., 1953, Bd 64, N 3, S. 267—322.
- Kedzia H. Badania histologiczne i histochemiczne przewodu pokarmowego wszy (*Pediculus humanus*). — Folia morphol., 1962, t. 21, N 4, s. 485—496.
- Reinhardt Ch. A. Ultrastructural comparison of the midgut epithelia of fleas with different feeding behavior patterns (*Xenopsylla cheopis*, *Echidnophaga gallinaria*).

¹ Выражаю благодарность сотруднику ВНИИДиС В. Н. Кирюханцевой за любезно предоставленную культуру вшей.

- cea, *Tunga penetrans*, Siphonaptera, Pulicidae). — *Acta trop.*, 1976, vol. 33, N 2, p. 105—132.
- Smith D. S., Compher K., Jannes M., Lipton C., Wittle W. Cellular organization uptake in the midgut epithelium of a moth *Ephestia kuhniella*. — *J. Morphol.*, 1969, vol. 137, N 1, p. 41—72.
-

FUNCTIONAL MORPHOLOGY OF THE MIDGUT OF THE HUMAN LOUSE
PEDICULUS HUMANUS CORPORIS (ANOPLURA)

S. Yu. Chaika

S U M M A R Y

It has been shown that during feeding the midgut epithelium of the human louse *Pediculus humanus corporis* consists of three types of cells: secretory, digestive, and reserve (regenerative) ones. According to the ultrastructural organization the secretory cells are subdivided into two regions — apical and basal. In the apical region of the secretory cells no microvilli are observed. The basal region contains mitochondria, ribosomes, rough endoplasmatic reticulum, microvesicular bodies and secretory granules. Three types of secretion of digestive enzymes (macroapocrine, microapocrine and merocrine ones) were found. The apical surface of the digestive cells is covered with microvilli; the cytoplasm of the digestive cells is filled with lipids and glycogen granules. Cells are lined with a homogenous basal membrane.

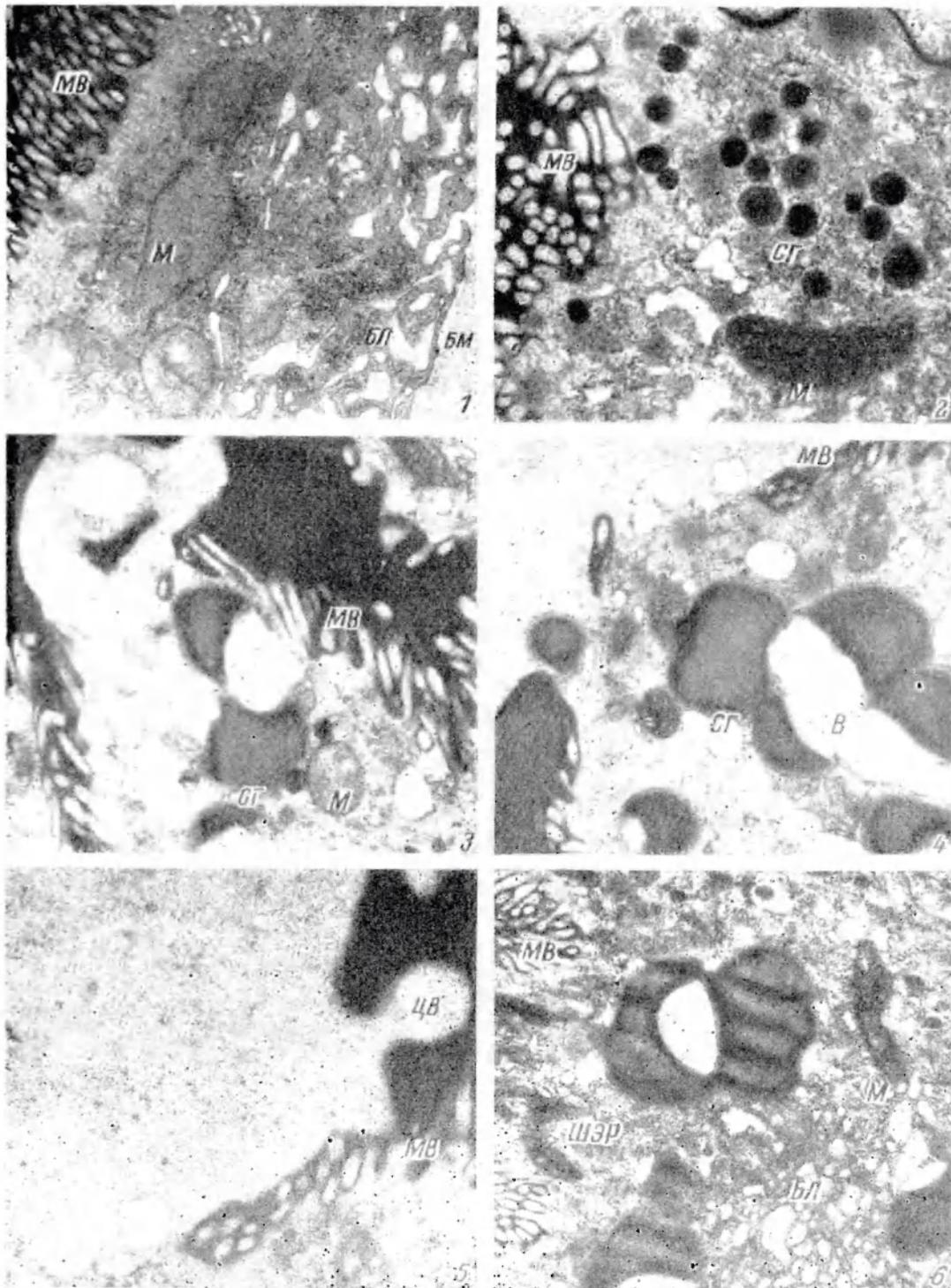


Рис. 2. Ультраструктура клеток средней кишки напивавшихся вшей.

1, 2 — участки клеток средней кишки после кровососания вши; 3 — апикальный отдел секреторной клетки; 4, 5 — средний отдел секреторной клетки; 6 — базальный отдел секреторной клетки. Увел.: 1 — 15 000×, 2 — 20 000×, 3, 4 — 10 000×, 5 — 15 000×, 6 — 10 000×. БЛ — базальный лабиринт, В — вакуоль, ЦВ — цитоплазматический рост. Остальные обозначения такие же, как и на рис. 1.

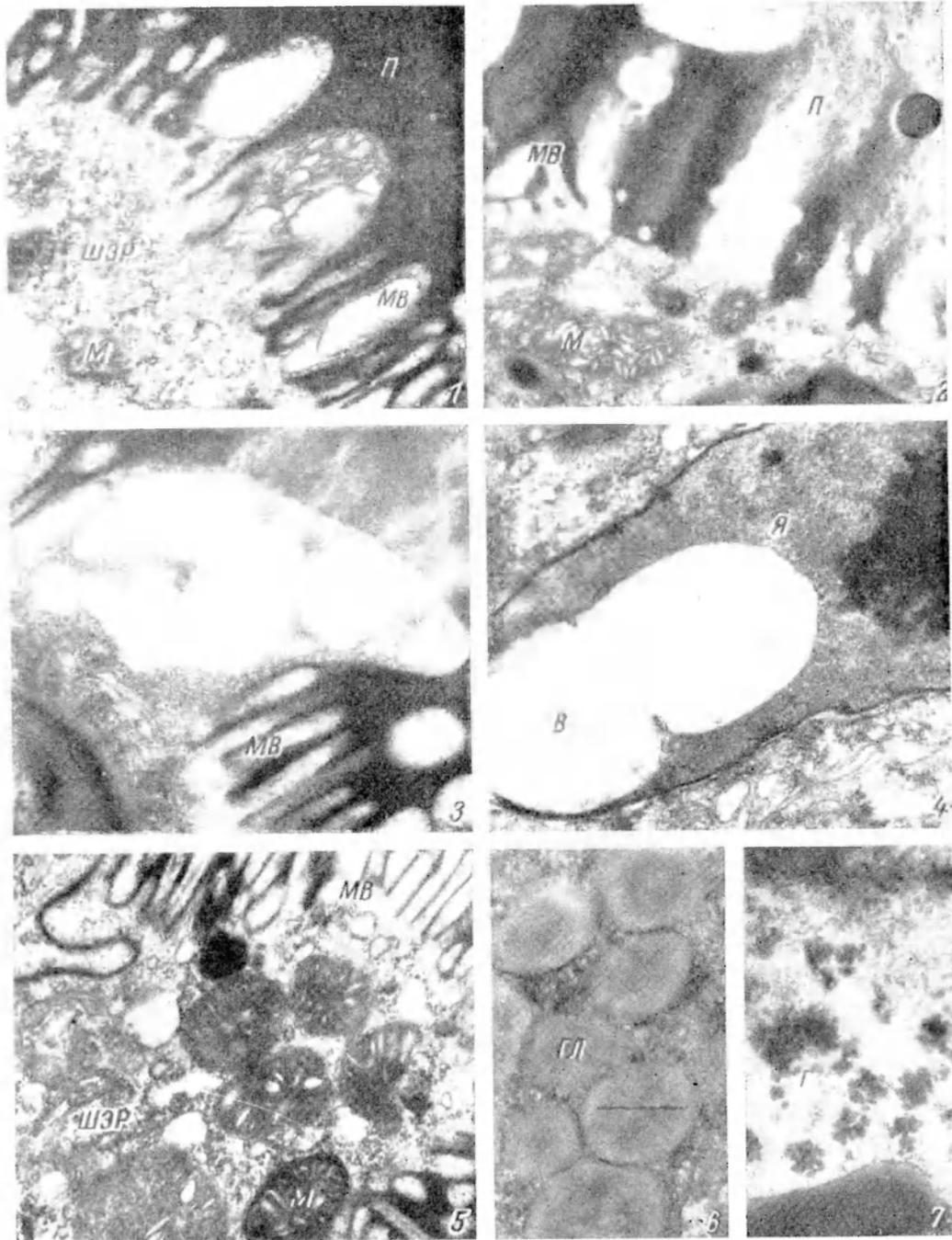


Рис. 3. Ультраструктура клеток средней кишки напитавшихся вшей.

1-3 — апикальные отделы клеток на разных стадиях секреции; 4 — ядро секреторной клетки; 5 — апикальный отдел пищеварительной клетки; 6 — скопление гранул липидов в цитоплазме; 7 — скопление гликогена в цитоплазме. Увел.: 1 — 20 000 \times , 2 — 15 000 \times , 3 — 30 000 \times , 4, 5 — 20 000 \times , 6 — 25 000 \times , 7 — 40 000 \times . П — полость средней кишки, Я — ядро. Остальные обозначения такие же, как и на рис. 1 и 2.