

家兔体内黄艾美耳球虫的发育史观察

王岩^① 赵金凤^① 王强^① 张龙现^{①*} 宁长申^① 林昆华^②

(^① 河南农业大学牧医工程学院 郑州 450002; ^② 中国农业大学动物医学院 北京 100094)

摘要: 为了解家兔 (*Oryctolagus curiculus*) 黄艾美耳球虫 (*Eimeria flavescens*) 的内生发育史,用不同接种剂量感染 20 只无球虫兔,采用常规石蜡切片技术进行研究。共观察到 4 代裂殖生殖和 1 代配子生殖。每一代裂殖生殖阶段都含有 2 种类型的裂殖体:粗型和细型。第 1 代裂殖生殖发生于感染后 60~72 h,主要位于空肠的腺上皮;第 2 代裂殖生殖发生于感染后 84 h,位于盲肠和结肠的腺上皮;第 3 代裂殖生殖发生于感染后 96~120 h,位于盲肠和结肠的绒毛上皮;第 4 代裂殖生殖发生于感染后 144~153 h,位于结肠和盲肠的腺上皮。感染后 167 h,开始配子生殖阶段,成熟卵囊出现于感染后 215 h。本研究中对于裂殖生殖代数划分与文献报道不同,并观察到 2 种形态的裂殖体。

关键词: 家兔;内生发育;组织学;黄艾美耳球虫

中图分类号:Q38 文献标识码:A 文章编号:0250-3263(2010)03-91-07

Endogenous Development of *Eimeria flavescens* in Domestic Rabbit

WANG Yan^① ZHAO Jin-Feng^① WANG Qiang^① ZHANG Long-Xian^{①*}
NING Chang-Shen^① LIN Kun-Hua^②

(^① College of Animal Science and Veterinary Medicine, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002;

^② College of Veterinary Medicine, China Agricultural University, Beijing 100094, China)

Abstract: In order to understand the endogenous development of *Eimeria flavescens*, 20 coccidia-free rabbits (*Oryctolagus curiculus*) were orally inoculated with *E. flavescens* sporulated oocysts and killed under anesthesia at intervals for collecting intestinal tissue samples. The samples were used for conventional paraffin section and H. E staining. Four asexual generations and one sexual generation. Two types of meronts and merozoites were found in each asexual generation: type A meronts gave rise to a smaller number of thick and short merozoites, while the type B meronts produced lots of thin and long merozoites. The first generation meronts were found in the crypts of the jejunum 60–72 h after inoculation (a. i.). The second generation meronts were found in the crypts of the large intestine 84 h after inoculation. The third generation meronts developed in the villi of the large intestine 96–120 h after inoculation. The fourth generation meronts were observed in the crypts of the large intestine 144–153 h after inoculation. The gamogony took place in large intestine 167 h after inoculation. The mature oocysts were found 215 h after inoculation.

Key words: Domestic Rabbit (*Oryctolagus curiculus*); Endogenous development; Histology; *Eimeria flavescens*

黄艾美耳球虫 (*Eimeria flavescens*) 是感染家兔 (*Oryctolagus curiculus*) 的强致病种之一,主要在小肠后部、盲肠及结肠繁殖,能引起宿主生长受阻,甚至引起死亡,对养兔业危害极大^[1]。但该种长期与无残艾美耳球虫 (*E. irresidua*) 混淆, Coudert 1977 年首次基于卵囊形态、宿主的寄生部位和致病性区分出黄艾美耳球虫,但他用了一

个无效种名: *Eimeria pellerdyi*^[2], Norton 等认识

基金项目 河南省重大公益性科研项目 (No. 81100912300), 国家科技部自然资源平台项目 (No. 2005DKA 21104);

* 通讯作者 E-mail: zhanglx8999@yahoo.com.cn;

第一作者介绍 王岩,男,硕士;研究方向:兽医原虫生物学;

E-mail: Wangyanjmyg@yahoo.com.cn.

收稿日期:2009-09-16, 修回日期:2009-12-20

到这个种与最初 Marotel 和 Guilhon^[3]报道的黄艾美耳球虫是同一个种,并对其内生发育史进行了研究^[1]。王维等^[4-5]运用电镜技术研究了黄艾美耳球虫大、小配子体的超微结构。张龙现等^[6]研究了黄艾美耳球虫活虫苗的免疫保护。但黄艾美耳球虫内生发育过程裂殖生殖世代划分仍存在争议,为能更好理解家兔黄艾美耳球虫生活史特点,本研究用大剂量感染,密集采样及组织学技术对其生活史进行了观察和描述。

1 材料与方法

1.1 纯种卵囊收集 采用单卵囊分离技术分离单个卵囊,再经无球虫兔传代增殖。原始卵

囊样本来自中国农业大学动物医学院寄生虫学教研组。

1.2 无球虫兔的培育 购入妊娠后期母兔,饲养于无球虫环境中。饲料中添加自制的抗球虫合剂(主要成分为莫能菌素),连续喂至仔兔断奶。仔兔出生后至断奶,均饲养于产仔箱中,仅在喂奶时与母兔接触,1次/d,产仔箱每天用喷灯喷烧消毒1次。仔兔断奶后,饲养于无球虫兔笼中至40日龄,经3次粪检球虫阴性的选为实验兔。

1.3 动物感染 用孢子化卵囊经口感染22只无球虫兔,感染剂量和剖杀时间见表1,设2只空白对照。

表1 取样时间和感染剂量

Table 1 Sampling times and infective dosages of experimental rabbits

编号 No.	感染剂量(个) Dose of oocysts per rabbit	取样时间(感染时间)(h) Sampling time (Hours after infection)	编号 No.	感染剂量(个) Dose of oocysts per rabbit	取样时间(感染时间)(h) Sampling time (Hours after infection)
1	2×10^7	12	11	1.47×10^6	144
2	2×10^7	24	12	5×10^5	153
3	2×10^7	36	13	2×10^5	167
4	2×10^7	48	14	2×10^5	177
5	2×10^7	60	15	2×10^5	190
6	2×10^7	72	16	2×10^5	201
7	2×10^7	84	17	2×10^5	215
8	2×10^7	96	18	2×10^5	225
9	8.8×10^5	108	19	2×10^5	239
10	2×10^7	120	20	2×10^5	249

1.4 样品制备 按表1时间对感染兔用乌拉托麻醉,取十二指肠、空肠、回肠、盲肠、结肠、盲肠蚓突,分别常规制石蜡切片,H.E染色,光镜观察。

2 结果

本实验中,感染后约215h黄艾美耳球虫完成其内生发育,形成卵囊。各发育阶段及其发生部位见表2。

2.1 裂殖体和裂殖生殖 直到感染后24h,在小肠固有层中方见孢子,也观察到白细胞携带孢子(图版I:1)。

感染后60~72h为第1代裂殖生殖,寄生部位在空肠的绒毛上皮细胞和肠腺上皮细胞中

(图版I:2,3)。裂殖体可分为细型(A型)和粗型(B型)2种。第1代A型裂殖体含8~18个裂殖子,且裂殖子形态呈细长状,大小为 $(10.8 \sim 11.6) \mu\text{m} \times (1.1 \sim 1.9) \mu\text{m}$,平均 $11.1 \mu\text{m} \times 1.5 \mu\text{m}$;B型裂殖体含2~4个裂殖子,且裂殖子形态粗短,大小为 $(4.2 \sim 5.3) \mu\text{m} \times (1.9 \sim 2.4) \mu\text{m}$,平均 $4.7 \mu\text{m} \times 2.1 \mu\text{m}$ (表2)。

感染后84h进入第2代裂殖生殖时期,主要寄生于盲肠和结肠的肠腺上皮细胞中(图版I:4,5)。第2代A型裂殖体含裂殖子12~36个,大小为 $(9.9 \sim 10.7) \mu\text{m} \times (1.1 \sim 2.2) \mu\text{m}$,平均 $10.3 \mu\text{m} \times 1.7 \mu\text{m}$;B型裂殖体含裂殖子2~4个,大小为 $(5.0 \sim 5.7) \mu\text{m} \times (1.5 \sim 2.1) \mu\text{m}$,平均 $5.3 \mu\text{m} \times 1.8 \mu\text{m}$ (表2)。

表 2 黄艾美耳球虫内生发育史
Table 2 The endogenous developmental stages of *Eimeria flavescens*

发育阶段 Developmental stage	部位 Spot	裂殖子大小(μm) Mean merozoite size	感染时间(h) Hours after infection
子孢子 Sporozoite	小肠固有层 Small intestinal lamina propria		24 ~ 48
第 1 代裂殖体 The first generation meront	小肠腺上皮 Crypts epithelium of the small intestine	A 型裂殖子 11.1×1.5 B 型裂殖子 4.7×2.1	60 ~ 72
第 2 代裂殖体 The second generation meront	大肠(盲肠,结肠)腺上皮 Crypt epithelium of the large intestine (caecum and colon)	A 型裂殖子 10.3×1.7 B 型裂殖子 5.3×1.8	84
第 3 代裂殖体 The second generation meront	大肠(盲肠,结肠)黏膜上皮 Mucous membrane epithelium of large intestine (caecum and colon)	A 型裂殖子 10.0×1.4 B 型裂殖子 5.1×1.6	96 ~ 120
第 4 代裂殖体 The fourth generation meront	大肠(盲肠,结肠)腺上皮 Crypt epithelium of the large intestine (caecum and colon)	A 型裂殖子 7.5×1.2 B 型裂殖子 4.2×1.4	144 ~ 153
配子生殖 Gamogony	大肠(盲肠,结肠) Large intestine(caecum and colon)		167
卵囊 Oocysts	大肠(盲肠,结肠) Large intestine(caecum and colon)		215

第 3 代裂殖生殖发生于感染后 96 ~ 120 h, 主要在盲肠和结肠的绒毛上皮细胞内发育(图版 I: 6, 7)。第 3 代 A 型裂殖体则含裂殖子 9 ~ 18 个, 大小为 $(9.6 \sim 10.4) \mu\text{m} \times (1.1 \sim 1.8) \mu\text{m}$, 平均 $10 \mu\text{m} \times 1.4 \mu\text{m}$; B 型裂殖体含裂殖子 2 ~ 4 个, 大小为 $(4.7 \sim 5.4) \mu\text{m} \times (1.3 \sim 1.9) \mu\text{m}$, 平均 $5.1 \mu\text{m} \times 1.6 \mu\text{m}$ (表 2)。

感染后 144 ~ 153 h 是第 4 代裂殖生殖时期, 裂殖体主要集中于盲肠和结肠的肠腺上皮细胞中(图版 I: 8; 图版 II: 9, 10)。第 4 代 A 型裂殖体含 16 ~ 24 个, 大小为 $(7.1 \sim 7.9) \mu\text{m} \times (0.9 \sim 1.4) \mu\text{m}$, 平均 $7.5 \mu\text{m} \times 1.2 \mu\text{m}$; B 型裂殖体含裂殖子 2 ~ 4 个, 大小为 $(4.0 \sim 4.4) \mu\text{m} \times (1.1 \sim 1.6) \mu\text{m}$, 平均 $4.2 \mu\text{m} \times 1.4 \mu\text{m}$ (表 2)。

2.2 配子体和配子生殖 感染后 167 h, 黄艾美耳球虫第 4 代裂殖子侵入新的宿主细胞或在原寄生细胞内开始有性生殖。第 4 代裂殖子中一部分在细胞中发育成小配子体, 另一部分则发育成大配子体。发育早期, 难以从形态结构上将两者区别开来。随着进一步发育, 大配子体细胞逐渐增大, 其胞浆颜色也随之逐渐变淡,

同时出现愈来愈多的界限清晰的嗜酸性脂滴样颗粒(囊壁形成体即成囊颗粒的前体), 这些颗粒先是分散于细胞质中, 随后逐渐向细胞限制膜移动, 至成熟时, 红色的颗粒基本都已经聚集到了限制膜的内层, 细胞内只剩淡红色的颗粒。在发育过程中, 大配子体中始终有一个紫红色的核位于细胞中央, 核中央还有一个暗色的核仁(图版 II: 11)。成熟的大配子体大小为 $(23.0 \sim 23.9) \mu\text{m} \times (23.7 \sim 24.4) \mu\text{m}$, 平均 $23.4 \mu\text{m} \times 24 \mu\text{m}$ 。早期的小配子体细胞质呈紫红色, 随着进一步发育, 小配子体开始增大, 逐渐出现越来越多的界限清晰的紫色核, 早期小配子体不易与裂殖体区别, 当发育成多核体后, 核仁变得不明显, 易于区别。在多数的小配子体中, 这些核逐渐向限制膜移动, 细胞中央只有少量的核及紫红色的絮状残体(图版 II: 12)。大配子体与小配子体的主要区别是前者核大, 核仁明显, 后者核仁不明显, 核小。随着发育的进程, 成熟的小配子从小配子体中游离出来, 成熟小配子呈香蕉形, 游离于带虫空泡内。

2.3 卵囊形成 感染后 201 ~ 215 h, 在盲肠和结肠的上皮细胞中可观察到卵囊, 刚形成的卵

囊(图版 II:13,14),细胞质充满整个卵囊,内有許多细小的淡紫色颗粒和一个带核仁的细胞核。形成的卵囊会从宿主细胞中脱落到肠腔,随粪便排出体外。

3 讨 论

3.1 子孢子进入途径 目前,对艾美耳球虫进入宿主细胞方式存在两种看法:一是主动侵入,子孢子前端伸出细长的突出物进入细胞,其进入细胞的时间很短暂。Rebert 等报道拉里默艾美耳球虫(*E. larimerensis*)的子孢子在 3 s 内完全进入细胞^[7],但有些学者报道是在 1 min 内完全进入的^[8]。因此,在组织切片中很难发现其过程。二是吞噬作用,这是艾美耳球虫侵入宿主细胞的另一种方式^[9-12]。Jensen 等^[13]用抗吞噬物质处理一株牛肾细胞系的细胞,发现子孢子进入细胞并不受限制,认为吞噬作用不是艾美耳球虫进入细胞的方式。本实验中用大剂量(2×10^7)黄艾美耳球虫孢子化卵囊感染无球虫兔,但仍难以在黏膜上皮细胞发现子孢子。从现有证据看,黄艾美耳球虫子孢子需借助白细胞侵入腺上皮,其前端突起较长,表明其顶器在进入白细胞时起了作用,因此为主动过程。索勋等^[14]用电镜和光镜技术相结合研究斯氏艾美耳球虫(*E. stiedai*)的子孢子移行途径,也表明白细胞的吞噬也起到了主要作用。

3.2 裂殖生殖世代划分 Norton 等^[1]运用光镜技术对黄艾美耳球虫的内生发育进行了研究,将其裂殖生殖过程划分为 5 代,认为第 2 代与第 3 代的区别在于第 2 代裂殖体稀疏分布,而第 3 代裂殖体于感染后 108 h 成团分布,第 4 代裂殖体则形成较细长的裂殖子。Pakandl 等^[15]应用电镜技术观察到 5 代裂殖生殖阶段,却没有给出划分依据。本观察结果表明:感染后 108 h 无明显的裂殖体高峰,感染后 120 ~ 177 h(即 Norton 等^[1]划分的第 4 代裂殖体),黏膜上皮中裂殖体内裂殖子的大小与感染后 108 ~ 120 h 黏膜上皮出现的裂殖子大小无显著差异。感染后 84 h 的裂殖体主要集中于盲肠和结肠肠腺上皮细胞中,而感染后 96 ~ 120 h

的寄生部位转移至黏膜上皮细胞中,感染后 144 h 肠腺上皮中再次寄生大量裂殖体。寄生部位特异性是黄艾美耳球虫内生发育过程的重要特征。据此,作者将黄艾美耳球虫的裂殖生殖过程划分为 4 代。兔球虫裂殖生殖世代的划分一直存在争议,李祥瑞等^[16]研究斯氏艾美耳球虫生活史时指出其有 3 代裂殖生殖,Pellerdy 等^[17]曾提出可以划分为 5 代或 6 代的观点,Soulsby 等^[18]认为其裂殖生殖代数不能确定。殷佩云等^[19]报道肠艾美耳球虫(*E. intestinalis*)的裂殖生殖分为 4 代。Pakandl 等^[20]则认为盲肠艾美耳球虫(*E. coecicola*)的无性生殖阶段分为 4 代。Pakandl 等^[21]研究维氏艾美耳球虫(*E. vejdoskyi*)的生活史时指出其裂殖生殖分为 5 代。Shazly 等^[22]借助光镜和电镜技术研究大型艾美耳球虫(*E. magna*)感染兔的无性生殖阶段时把它划分为 5 代。球虫细胞培养技术的应用将对这一问题的澄清有积极作用。通过接种子孢子从而排除卵囊破裂的不均衡性,细胞培养过程中的实时观察,可以避免家兔的个体差异性以及剖检时间的影响。

关于裂殖体的分型问题,作者把黄艾美耳球虫每个裂殖生殖阶段的裂殖体都根据所含裂殖子的数量和裂殖子的形态大小特征划分为粗型和细型裂殖体 2 种。Norton 等^[1]研究黄艾美耳球虫生活史时,并没有提到裂殖体的分型,但他指出在感染后 108 h,观察到了一种小型裂殖体,从他的描述来看更接近于粗型裂殖体。Pakandl 等^[15]用电镜观察时把裂殖体分为 A 型(细型)和 B 型(粗型)。Pellerdy 等^[17]在研究盲肠艾美耳球虫裂殖生殖时提出子孢子型裂殖体、经典型裂殖体和裂殖子型裂殖体 3 型的划分方式。殷佩云等^[19]研究肠艾美耳球虫也把裂殖体分为大型和小型裂殖体 2 种。Pakandl 等^[21]认为维氏艾美耳球虫的裂殖体也可以分为 A 型(细型)和 B 型(粗型) 2 种。Shazly 等^[22]把巨型艾美耳球虫的裂殖体划分为 A 型和 B 型 2 种类型。

参 考 文 献

[1] Norton C. C., Catchpole J., Joyner L. P. Redescriptions of

- Eimeria irresidua* Kessel & Jankiewicz, 1931 and *E. flavescens* Marotel & Guilhon, 1941 from the domestic rabbit. *Parasitology*, 1979, 79: 231 – 248.
- [2] Coudert P. Isolation and description of a new species of *Eimeria* in rabbits (*Oryctolagus cuniculus*): *Eimeria pellerdyi* P. Coudert, 1977 (Sporozoa, Coccidia). *C R Acad Sci Paris Sér D*, 1977, 285(8): 885 – 887.
- [3] Marotel G, Guilhon J. Recherches sur la coccidiose du lapin. *Rec Med Vet*, 1941, 117: 321 – 328.
- [4] 王维, 林昆华, 殷佩云. 黄艾美耳球虫 (*Eimeria flavescens*) 大配子体发育及卵囊壁形成超微结构的研究. *畜牧兽医学报*, 1995, 26(4): 341 – 351.
- [5] 王维, 林昆华, 殷佩云. 黄艾美耳球虫 (*Eimeria flavescens*) 小配子体发育及其超微结构的研究. *北京农业大学学报*, 1994, 20(3): 322 – 326.
- [6] 张龙现, 林昆华. 家兔黄艾美耳球虫 (*Eimeria flavescens*) 活虫苗免疫预防的研究. *北京农业大学学报*, 1994, 20(3): 313 – 320.
- [7] Roberts W L, Speer D A, Hammond D M. Penetration of *Eimeria larimerensis* sporozoites into cultured cells as observed with the light and electron microscope. *J Parasitol*, 1971, 57: 615 – 625.
- [8] Seville R S, Stanton N L. Synonymy of *Eimeria larimerensis* with *Eimeria lateralis*. *J Parasitol*, 1993, 79(6): 970 – 972.
- [9] Strout R G, Salis J, Smith S C, et al. *In vitro* cultivation of *Eimeria acervulina* (Coccidia). *Exp Parasitol*, 1965, 17: 241 – 246.
- [10] Jensen S B, Hammond D M. Penetration of *Eimeria magna* into cultured cells. *J Parasitol*, 1974, 49: 428 – 432.
- [11] Drouet-Viard E, Licois D, Provot F, et al. The invasion of the rabbit intestinal tract by *Eimeria intestinalis* sporozoites. *Parasitol Res*, 1994, 80: 706 – 707.
- [12] Renaux S, Drouet-Viard F, Chanteloup N K, et al. Tissues and cells involved in the invasion of the rabbit intestinal tract by sporozoites of *Eimeria coecicola*. *Parasitol Res* 2001, 87: 98 – 106.
- [13] Jensen S B, Edgar S A. Effects of antiphagocytic agents on penetration of *Eimeria magna* into cultured cells. *J Parasitol*, 1976, 56: 656 – 662.
- [14] 索勋, 孔繁瑶, 李安兴. 斯氏艾美耳球虫孢子体的移行途径. *畜牧兽医学报*, 1994, 25(3): 252 – 255.
- [15] Pakandl M, Cernik F, Coudert P. The rabbit coccidium *Eimeria flavescens* Marotel and Guilhon, 1941: an electron microscopic study of its life cycle. *Parasitol Res* 2003, 91(4): 304 – 311.
- [16] 李祥瑞, 汪志楷. 斯氏艾美耳球虫生活史的研究. *南京农业大学学报*, 1989, 12(2): 97 – 101.
- [17] Pellerdy L. *Coccidia and Coccidiosis* (2nd ed). Berlin and Hamburg: Paul Parey, 1974, 408 – 445.
- [18] Soulsby E J L. *Helminths, Arthropods and Protozoa of Domesticated Animals* (7th ed). London, UK: Bailliere Tindall, 1982, 657 – 661.
- [19] 殷佩云, 林昆华, 张伟薇. 肠艾美耳球虫孢子发育与裂殖生殖研究. *动物学报*, 1993, 39(2): 189 – 198.
- [20] Pakandl M, Coudert P, Licois D. Migration of sporozoites and merogony of *Eimeria coecicola* in gut-associated lymphoid tissue. *Parasitol Res*, 1993, 79: 593 – 598.
- [21] Pakandl M, Coudert P. Life cycle of *Eimeria vejdoskyi* Pakandl, 1988: electron microscopy study. *Parasitol Res*, 1999, 85: 850 – 854.
- [22] Shazly M, Muborak M, Al-Rasheid K A S, et al. Light and electron microscopic studies of *Eimeria magna* infecting the domestic rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) from Saudi Arabia. I. Asexual developmental cycles. *Saudi Journal of Biol Sci* 2005, 12(1): 1 – 10.

图版 I 说明

1. 携带孢子的白细胞; 2. 空肠绒毛上皮细胞中的第 1 代裂殖体、裂殖子(细型); 3. 肠腺中的第 1 代裂殖子(粗型); 4. 盲肠肠腺上皮细胞中的第 2 代裂殖体(细型); 5. 盲肠肠腺上皮细胞中的第 2 代裂殖体(粗型); 6. 盲肠上皮细胞中的第 3 代裂殖体、裂殖子(粗型); 7. 结肠绒毛上皮细胞中的第 3 代裂殖体、裂殖子(细型); 8. 盲肠肠腺上皮细胞中的第 4 代裂殖体、裂殖子(细型)。($\times 1\ 000$)

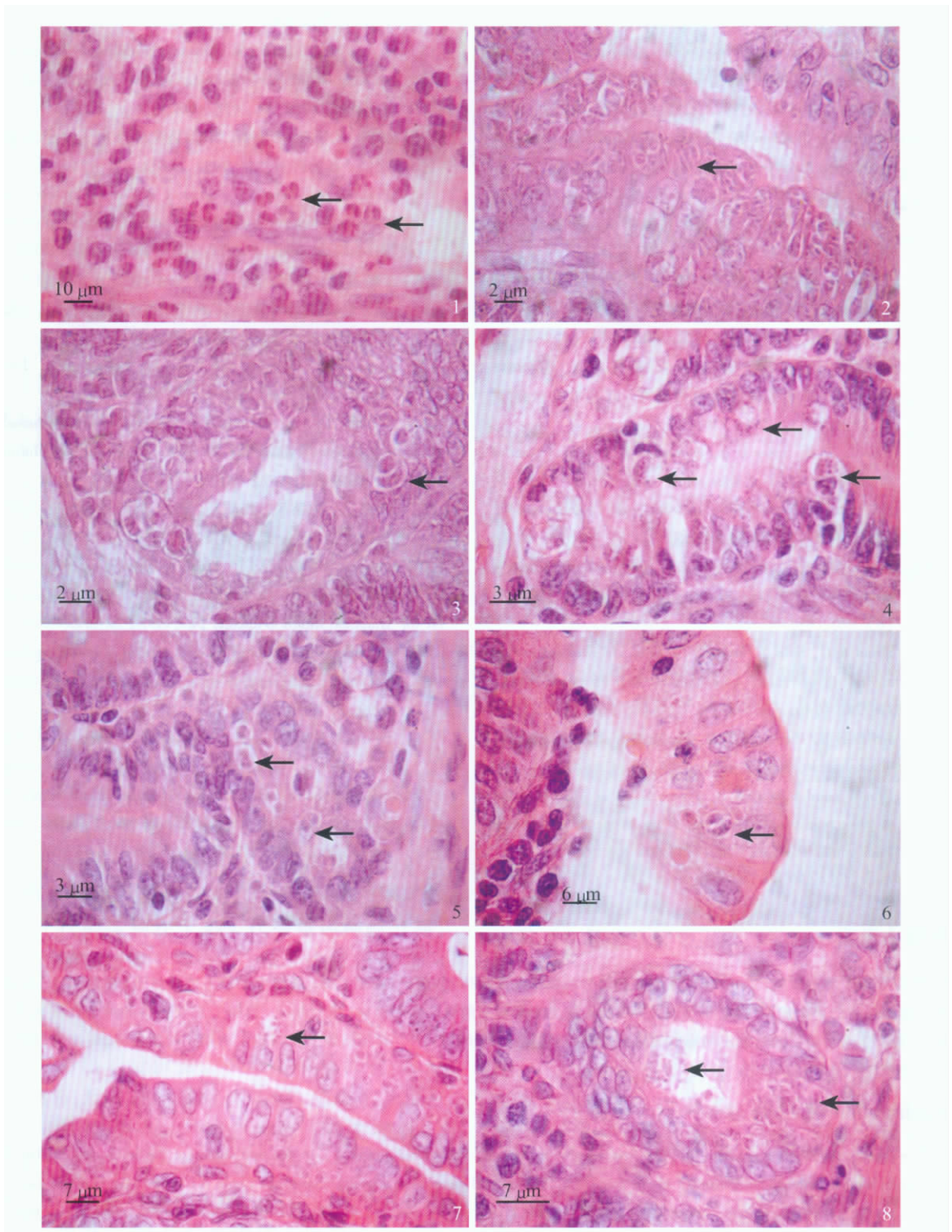
Explanation of Plate I

1. The sporozoites in the leucocyte; 2. The first generation meront, merozoites (tape A) in the epithelium of the jejunum; 3. The first generation meront, merozoites (tape B) in the glands; 4. The second generation meront, merozoites (tape A) in the glands of the caecum; 5. The second generation meront, merozoites (tape B) in the glands of the caecum; 6. The third generation meront, merozoites (tape B) in the glands of the caecum; 7. The second generation meront, merozoites (tape A) in the epithelium of the colon; 8. The second generation meront, merozoites (tape A) in the glands of the caecum. ($\times 1\ 000$)

王 岩等:家兔体内黄艾美耳球虫的发育史观察

图版 I

WANG Yan *et al.*: Endogenous Development of *Eimeria flavescens* in Domestic Rabbit Plate I

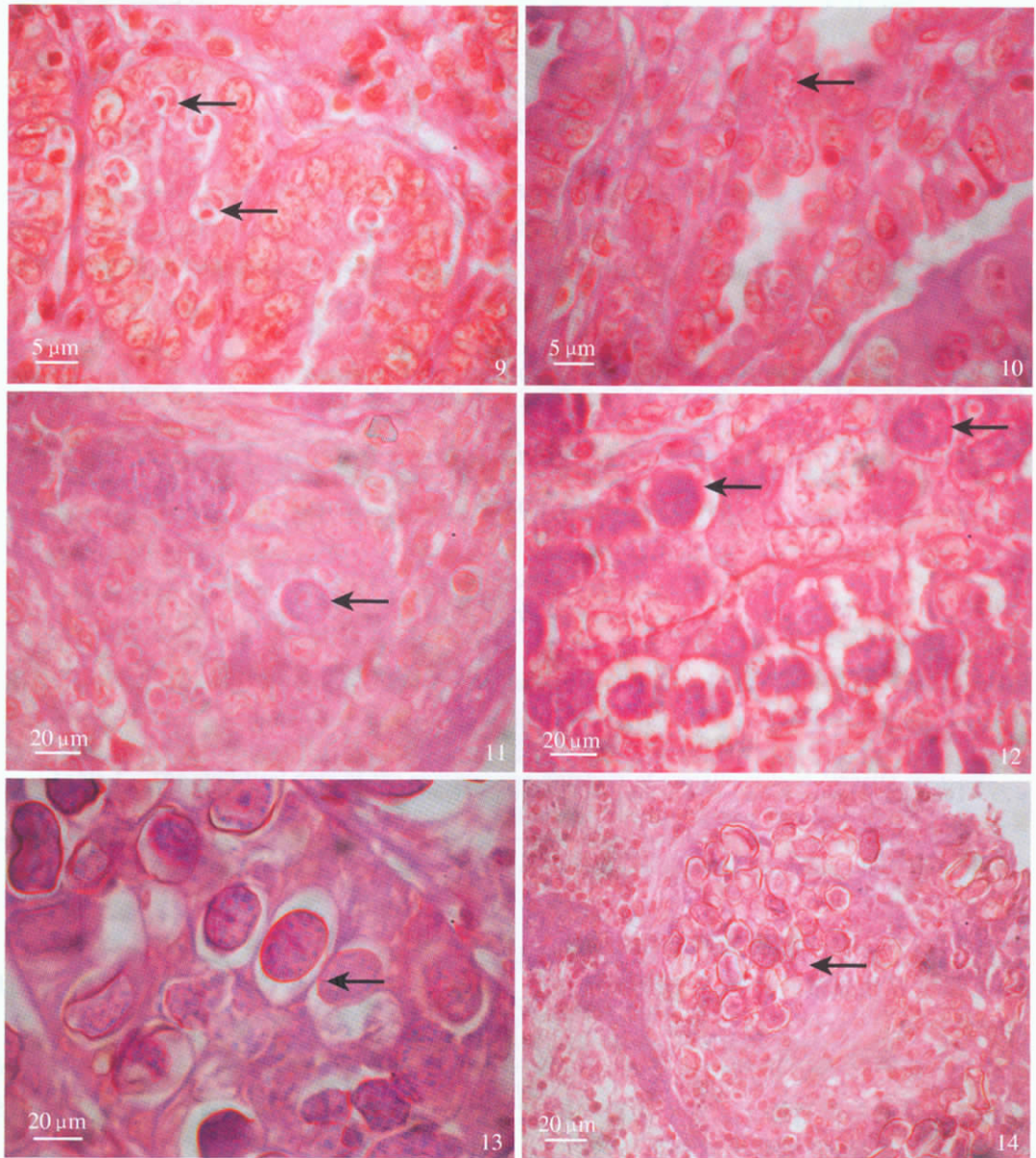


图版说明见文后

王 岩等:黄艾美耳球虫内生发育史观察

图版 II

WANG Yan *et al.* :Endogenous Development of *Eimeria flavescens* in Domestic Rabbit Plate II



9. 结肠肠腺上皮细胞中的第 4 代裂殖体(粗型) (×1 000); 10. 蚓突中的第 4 代裂殖体(细型) (×1 000); 11. 盲肠肠腺上皮细胞中的大配子体 (×1 000); 12. 盲肠腺上皮细胞中的成熟小配子体 (×1 000); 13. 结肠腺上皮细胞中的合子 (×1 000); 14. 结肠肠腺中的卵囊 (×400)。

9. The fourth generation meront (tape B) in the glands of the colon (×1 000); 10. The fourth generation meront (tape A) in the procus vermiformis (×1 000); 11. The macrogametocyte in the glands of the caecum (×1 000); 12. The mature microgametocyte in the glands of the caecum (×1 000); 13. The zygote in the glands of the colon (×1 000); 14. The oocysts in the glands of the colon (×400).