

УДК 576.895.42:591.431.6

© 1990

АЛЬВЕОЛЯРНЫЕ СЛЮННЫЕ ЖЕЛЕЗЫ ГОЛОДНЫХ ЛИЧИНОК КРАСНОТЕЛКОВОГО КЛЕЩА *HIRSUTIELLA ZACHVATKINI*

А. Б. Шатров

Рассмотрены основные особенности анатомической и ультраструктурной организации альвеолярных слюнных желез голодных личинок краснотелковых клещей *Hirsutiella zachvatkini* (Schl., 1948). Проведено их сравнение со слюнными железами ранее исследованных питающихся личинок этого же вида, а также голодных личинок *Euschoengastia rotundata*, отличающихся способом паразитирования.

Исследование слюнных желез краснотелковых клещей (сем. Trombiculidae) имеет важное прикладное и теоретическое значение в связи с проблемой передачи, сохранения и циркуляции возбудителей заболеваний (риккетсий) в организме переносчика на протяжении его жизненного цикла. Значительный интерес представляет также феномен внекишечного пищеварения, как у паразитических гетероморфных личинок, так и у свободноживущих последующих фаз (дейтонимфа и имаго), который характерен для краснотелок, а также близких групп из подотряда Trombidiformes (Mitchell, 1970).

Ранее предпринимались неоднократные попытки светооптического изучения слюнных желез краснотелок, их личинок (Jones, 1950; Voigt, 1971; Schramlova, 1978) и взрослых клещей (Brown, 1952; Mitchell, 1964) различных видов. Приведенные этими авторами сведения касаются преимущественно микроскопической анатомии желез и не освещают в достаточной мере структурные и функциональные особенности их организации.

Нами были предприняты электронно-микроскопические исследования альвеолярных слюнных желез питающихся на естественных хозяевах личинок *Hirsutiella zachvatkini* (Schl., 1948) и *Neotrombicula pomeranzevi* (Schl., 1948) (Шатров, 1982), голодных личинок *Euschoengastia rotundata* (Schl., 1955) двух возрастов (Шатров, 1989б).

В настоящем сообщении рассматривается электронно-микроскопическая организация слюнных желез голодных личинок *H. zachvatkini* на 15—25-й дни после вылупления.

Голодные личинки *H. zachvatkini* были получены в культуре от взрослых клещей, выращенных от питающихся личинок, которые были собраны с рыжих полевок (*Clethrionomys glareolus*) в 1982—1983 гг. в Ленинградской и Псковской обл.

Методика электронно-микроскопической обработки материала описана в предыдущих работах (Шатров, 1982, 1989б).

РЕЗУЛЬТАТЫ

У голодных личинок краснотелок *H. zachvatkini*, так же как и у *E. rotundata* (Шатров, 1989б), выражены четыре пары явственно дифференцирующихся простых альвеолярных слюнных желез, обозначаемых как большие, передне-медиальные, дорсолатеральные I и II железы. Все железы расположены довольно компактной группой в передней части идиосомы между средней кишкой, мозгом и фронтальной и боковыми стенками тела. Каждая из желез представлена одной альвеолой, имеющей собственный слюнный проток.

Большие железы вытянуты вдоль главной оси тела и охватывают с боков и спереди мозг. Клетки, достигающие размеров $15\text{--}20 \times 9\text{--}10$ мкм и выше и характеризующиеся ровной базальной цитоплазматической мембраной и нередко извилистыми боковыми границами, заполнены разновеликими преимущественно овальными мембраноограниченными секреторными включениями с содержимым различной консистенции и электронной плотности (рис. 1, 1; см. вкл.). Размеры включений колеблются от 0.8×0.51 до 5.24×3.27 мкм и в среднем составляют 2.27×1.48 мкм. Более мелкие включения, тяготеющие к базальным частям клеток, имеют довольно плотный однородный матрикс, тогда как включения, занимающие срединные и апикальные части клеток, электронно-светлые с рыхлым содержанием (рис. 1, 2). Характерны и переходные формы с локализующимся к периферии включения электронноплотным веществом, формирующим зачатую ободок (рис. 1, 3). Интересно отметить, что у разных личинок соотношение электронно-светлых и плотных включений в клетках больших желез варьирует, что может свидетельствовать об определенной их динамике.

Электронно-светлые включения, которые могут сливаться друг с другом, подходят к объемистой внутриальвеолярной полости, достигающей в поперечнике $18\text{--}21$ мкм, и объединяются с ней, формируя ее боковые лакуны, причем содержимое полости, как правило, не отличается от содержимого включений (рис. 1, 4). В просвете протока большой железы по его ходу почти всегда наблюдается уплотненный субстрат (рис. 1, 5).

Крупные, неправильной формы, нередко вытянутые или лопастные ядра с большим овальным ядрышком и высоким содержанием гетерохроматина расположены в базальных частях клеток (рис. 1, 1, 2). Размеры ядра и ядрышка составляют в среднем соответственно 6.02×3.8 и 2.47×1.8 мкм. Овальные митохондрии (в среднем 0.68×0.43) с плотным матриксом и тесно упакованными кристами в большом числе наблюдаются по всему объему плотной с многочисленными свободными рибосомами цитоплазме. Весьма существенно, что во многих, особенно базальных, частях клеток гранулярный эндоплазматический ретикулум образует крупные скопления плотно упакованных уплощенных со светлым матриксом цистерн (рис. 2, 1; см. вкл.), которые во фронтальных областях желез формируют фигуры плотных колец (рис. 2, 2). Комплексы Гольджи не обнаружены.

Компактные переднемедиальные железы с клетками, достигающими 11×10 мкм, расположены перед большими железами и тесно с ними соприкасаются, не будучи разделенными разграничительной базальной мембраной. Они характеризуются большим количеством мелких электронноплотных либо (реже) со слегка фрагментированным матриксом включений (от 0.44×0.33 до 1.03×0.82 , в среднем 0.7×0.55 мкм), расположенных в клетках произвольно (рис. 2, 3). Угловатые ядра с эксцентрическим овальным ядрышком занимают базальные части клеток. Размеры ядра и ядрышка составляют соответственно 3.64×1.88 и 1.19×0.82 мкм. Митохондрий немного, их размеры в среднем 0.47×0.31 мкм. Гранулярный эндоплазматический ретикулум также организован нередко в виде крупных и протяженных стопок цистерн, ориентированных в основном вдоль границ клеток (рис. 2, 4). Комплексов Гольджи нет. Цитоплазма плотная с большим количеством свободных рибосом. Внутри-

альвеолярная полость незначительных размеров, выведения секрета мы не наблюдали, просвет протока всегда свободен от содержимого.

Дорсолатеральные II железы расположены между большими железами и стенкой тела и слегка уплощены в поперечном сечении. От больших желез они отделены базальной мембраной. Разновеликие (от 0.91×0.65 до 3.78×2.18 , в среднем 1.83×1.25 мкм) овальные включения, часто сливающиеся между собой, имеют, как правило, чрезвычайно рыхлую фрагментированную структуру (рис. 2, 5). Лишь иногда у мелких включений наблюдается более плотный матрикс. Плотная цитоплазма с высоким содержанием свободных рибосом и относительно небольшим числом митохондрий (размерами 0.59×0.42 мкм) содержит неупорядоченно расположенные отдельные цистерны гранулярного эндоплазматического ретикулума. Неправильной конфигурации ядра, но менее лопастные, чем у больших желез, тяготеют к периферийным частям железы (рис. 2, 5) (размеры ядра и ядрышка составляют соответственно 3.96×2.88 и 2.04×1.52 мкм). Комплексы Гольджи не выражены, лишь в одном случае удалось наблюдать структуру, отвечающую организации комплекса Гольджи (рис. 2, 5, врезка). Внутриальвеолярная полость небольшая, а просвет протока всегда пустой.

Дорсолатеральные I железы с очень незначительным по размеру конечным секреторным отделом находятся дорсальнее, фронтальнее и несколько медиальнее дорсолатеральных II желез, над самыми фронтальными областями больших желез. Структура цитоплазмы клеток обеих дорсолатеральных желез сходна. Однако, помимо светлых рыхлых включений (размерами в среднем 1.18×0.98 мкм), в клетках дорсолатеральных I желез наблюдаются также отдельные мелкие электронноплотные включения (0.73×0.57 мкм). Мелкие ядра (в среднем 2.29×1.26 мкм) неправильных очертаний наблюдаются вблизи небольшой (3.42×2.62 мкм) преимущественно свободной от содержимого внутриальвеолярной полости.

ОБСУЖДЕНИЕ

Если анатомическая организация слюнных желез голодных личинок *H. zachvatkini* и *E. rotundata* в целом сходна, то ультраструктура их в основном имеет существенные различия. Это главным образом связано с тем, что у голодных личинок *E. rotundata* в течение определенного времени после вылупления (2—3 недели) все железы претерпевают в большей или меньшей степени выраженный процесс трансформации и окончательного формирования секрета, а также дифференциации железистых клеток. В первую очередь это касается больших и дорсолатеральных желез, у которых как организация цитоплазмы клеток, так и самих включений преобразуются чрезвычайно существенно (Шатров, 1989б). Наоборот, у личинок *H. zachvatkini* значительного изменения структуры клеток и включений, очевидно, не происходит и, в частности, у больших желез, возможно, ограничивается лишь постепенным понижением электронной плотности содержимого включений по мере его созревания.

У больших и переднемедиальных желез личинок *E. rotundata* никогда не наблюдается плотных скоплений цистерн гранулярного эндоплазматического ретикулума, хотя не исключено формирование секреторных включений из цистерн ретикулума у больших желез. Вместе с тем организация цитоплазмы и включений у переднемедиальных желез голодных личинок изученных видов оказывается очень близка и не претерпевает заметной динамики, что говорит о морфологической стабильности этих желез и, как следствие, о возможном сходстве физиологической роли секрета, который представляется уже окончательно сформированным. Приведенные данные указывают на различную динамику секреторной активности и асинхронность в развитии разных пар слюнных желез у личинок изученных видов краснотелок.

Таким образом, у слюнных желез голодных личинок *H. zachvatkini* и *E. rotundata*, которые относятся к разным трибам (Trombiculini и Schoengastiini) подсем. Trombiculinae, реализуются два, во многом различных, пути дифференциации и формирования секреторного продукта, что, по всей вероятности, обусловливается специфическими особенностями их паразитирования. А именно: личинки *H. zachvatkini* формируют обычного вида стилостомы, тогда как *E. rotundata* — капсулы, состоящие из застывшего слюнного секрета (Шатров, 1987а).

Однажды сформировавшись, секрет, очевидно, далее, вплоть до своего выведения с началом питания на хозяине, не синтезируется, на что указывает практическое отсутствие комплексов Гольджи в слюнных железах личинок *H. zachvatkini*, а также инволюция их в процессе дифференциации дорсолатеральных желез у личинок *E. rotundata*. Характер организации как клеток, так и включений (Pinkstaff, 1980) показывает, что секрет у каждой из желез имеет в основном белковую природу.

Поведение секрета с началом питания и степень его участия у различных желез обоих видов по формированию структур стилостома или капсул остаются пока неизвестными. Можно думать, однако, что большая часть секрета из желез все же выводится, и далее по мере питания личинок он синтезируется вновь (Шатров, 1982).

Полученные результаты свидетельствуют о том, что определенный период после вылупления голодные личинки краснотелок не способны питаться, т. е. претерпевают так называемое послелиночное доразвитие, возможно, видоспецифичное по длительности, необходимое для окончательной дифференциации секрета. Это хорошо согласуется с полученными ранее сведениями относительно средней кишки голодных личинок *H. zachvatkini* (Шатров, 1987б), которая еще более явственно, чем слюнные железы, окончательно дифференцируется лишь после вылупления личинок. Процесс послелиночного доразвития в высокой степени свойствен также иксодовым клещам (Балашов, 1967).

Важно отметить, что у личинок *E. rotundata*, так же как и у *H. zachvatkini*, большие и переднемедиальные железы, и дорсолатеральные попарно с каждой из сторон окружены одной (общей для двух желез) базальной мембраной. Кроме того, в составе альвеол слюнных желез отсутствуют камбиальные, а также соединительнотканые интерстициальные клеточные элементы, за исключением тех, которые участвуют в формировании внутриальвеолярной полости и протока. Эти клетки имеют звездчатую форму с длинными отростками, окаймляющими боковые лакуны внутриальвеолярной полости.

В отличие от *H. zachvatkini*, у голодных личинок *E. rotundata* объем центральной полости и зона ее контакта с железистыми клетками у всех желез сильно ограничены, высвобождение секрета не происходит (Шатров, 1989б). Клапанных структур в основании протока, замыкающих центральную полость, что характерно, в частности, для слюнных желез иксодовых клещей (Coops, Roshdy, 1973; Roshdy, Coops, 1975; Атлас . . ., 1979; Krolak e. a., 1982, и др.), у личинок краснотелок обоих видов не наблюдается. Строение центральной полости и протоков желез довольно сложно и в целом идентично как у личинок, так и у последующих фаз развития (Шатров, 1982, 1989а, 1989б), несмотря на различия в размерах. Не останавливаясь на деталях, необходимо отметить, что организация стенки протока, образованного двумя слоями кутикулы, обеспечивает расширение его просвета, а также сужение, вплоть до замыкания.

У питающихся личинок *H. zachvatkini*, исследованных электронно-микроскопически (Шатров, 1982), клетки слюнных желез и их ядра, в отличие от оных у голодных особей, несколько увеличиваются в размерах, а, кроме того, организация желез претерпевает определенные изменения, связанные с их функционированием.

В клетках больших желез появляются многочисленные комплексы Гольджи,

содержание гранулярного эндоплазматического ретикулума, в особенности его плотно упакованных цистерн, на протяжении питания сильно уменьшается, вплоть до полного исчезновения вследствие его резорбции по мере истощения синтетического аппарата. Размеры секреторных включений примерно такие же, как у голодных особей, однако в отличие от последних они не полностью заполняют объем клеток, а их матрикс значительно более гомогенный и электронно-плотный. Можно думать, что секреторный цикл отдельно взятых клеток и всей железы в целом продолжается на протяжении всего акта питания личинки, а не возобновляется периодически, как считали ранее (Schramlova, 1978), причем возможно, что вновь синтезируемый секрет отличен по составу от секрета голодных личинок, который с началом питания, вероятно, большей частью высвобождается из клеток.

Переднемедиальные железы питающихся личинок в сравнении с голодными особями изменяются мало. Отчетливо проявляется лишь некоторое укрупнение секреторных включений, матрикс которых становится менее плотным. Дорсолатеральные железы, наоборот, изменяются в наибольшей степени. В цитоплазме, выглядящей пустой, наблюдаются отдельные электронноплотные включения, фрагменты гранулярного эндоплазматического ретикулума и единичные комплексы Гольджи (Шатров, 1982). Возможно, такое коренное преобразование организации дорсолатеральных желез может объясняться тем, что весь ранее синтезированный секрет выводится из желез в первые периоды питания, далее формирование секрета осуществляется в очень незначительных количествах либо не происходит вовсе, т. е. секреторный цикл дорсолатеральных желез в основном заканчивается уже в начале питания.

Эпителиальные клетки, формирующие внутриальвеолярную полость, а также базальная цитоплазматическая мембрана секреторных клеток слюнных желез личинок на протяжении их питания не претерпевают каких-либо существенных структурных изменений.

Таким образом, каждая из парных альвеолярных гранулосекретирующих слюнных желез личинок краснотелок обладает собственной динамикой секреторной активности, обусловленной, по-видимому, специфической функциональной ролью, связанной с питанием на хозяине.

Список литературы

- А т л а с электронно-микроскопической анатомии иксодовых клещей / ред. Балашов Ю. С. Л.: Наука, 1979. 256 с.
- Б а л а ш о в Ю. С. Кровососущие клещи (Ixodoidea) — переносчики болезней человека и животных. Л.: Наука, 1967. 317 с.
- Ш а т р о в А. Б. Строение и функциональные особенности слюнных желез личинок краснотелковых клещей (Trombiculidae) // Паразитология. 1982. Т. 16, вып. 4. С. 315—326.
- Ш а т р о в А. Б. Поражения кожи красно-серых и рыжих полевков при паразитировании личинок краснотелковых клещей *Euschoengastia rotundata* и *Hirsutiella zachvatkini* // Паразитол. сб. 1987а. Т. 34. С. 97—113.
- Ш а т р о в А. Б. Ультраструктура средней кишки и экскреторного органа голодных личинок *Hirsutiella zachvatkini* (Trombiculidae) // Паразитология. 1987б. Т. 21, вып. 2. С. 101—108.
- Ш а т р о в А. Б. Светооптическая и электронно-микроскопическая организация слюнных желез непитававшихся нимф и взрослых клещей *Hirsutiella zachvatkini* (Acariformes, Trombiculidae) // Паразитол. сб. 1989а. Т. 36. С. 44—55.
- Ш а т р о в А. Б. Ультраструктура слюнных желез голодных личинок *Euschoengastia rotundata* (Acariformes, Trombiculidae) // Паразитология. 1989б. Т. 23, вып. 3. С. 200—207.
- В r o w n G. R. C. The feeding organs of the adult of the common «chigger» // Journ. Morph. 1952. Vol. 91, N 1. P. 15—52.
- С o o n s L. B., R o s h d y M. A. Fine structure of the salivary glands of unfed male *Dermacentor variabilis* (Say) (Ixodoidea: Ixodidae) // J. Parasitol. 1973. Vol. 59, N 5. P. 900—912.
- J o n e s V. M. The penetration of the host tissue by the harvest mite, *Trombicula autumnalis* Shaw // Parasitology. 1950. Vol. 40, N 3, 4. P. 247—260.
- К r o l a k J. M., O w n b y C. L., S a u e r J. R. Alveolar structure of salivary glands of the lone star tick, *Amblyomma americanum* (L.): Unfed females // J. Parasitol. 1982. Vol. 68, N 1. P. 61—82.

- Mitchell R. D. The anatomy of an adult chigger mite *Blankaartia acuscutellaris* (Walch.) // Journ. Morph. 1964. Vol. 114, N 3. P. 373—391.
- Mitchell R. D. The evolution of a blind gut in trombiculid mites // J. Natur. History. 1970. Vol. 4, N 2. P. 221—229.
- Pinkstaff C. A. The cytology of salivary glands // Int. Rev. Cytol. 1980. Vol. 63. P. 141—261.
- Roshdy M. A., Coons L. B. The subgenus *Persicargas* (Ixodoidea: Argasidae: Argas). 23. Fine structure of salivary glands of unfed *A. (P.) arboreus* Kaiser, Hoogstraal and Kohls // J. Parasitol. 1975. Vol. 61, N 94. P. 743—752.
- Schramlova J. Microscopical anatomy of larva of *Cheladonta costulata* (Acarina: Trombiculidae). 1. Glands // Folia parasitol. 1978. Vol. 25, N 1. P. 61—65.
- Voigt B. Anatomie und Histologie der Drüsen bei Trombiculiden-Milbenlarven // Zool. Anz. 1971. Bd 186, Hf. 5/6. S. 403—417.

ЗИН АН СССР, Ленинград

Поступила 13.05.1988

ALVEOLAR SALIVARY GLANDS OF HUNGRY LARVAE OF CHIGGERS *HIRSUTIELLA ZACHVATKINI*

A. B. Shatrov

SUMMARY

Heteromorphic parasitic larvae of *Hirsutiella zachvatkini* have four pairs of simple alveolar salivary glands possessing characteristic peculiarities of electron microscopic organisation. Each of paired granulosecreting salivary glands has its own dynamics of secretory activity, which is stimulated by a specific functional role connected with feeding on the host.

Вклейка к ст. А. Б. Шатрова

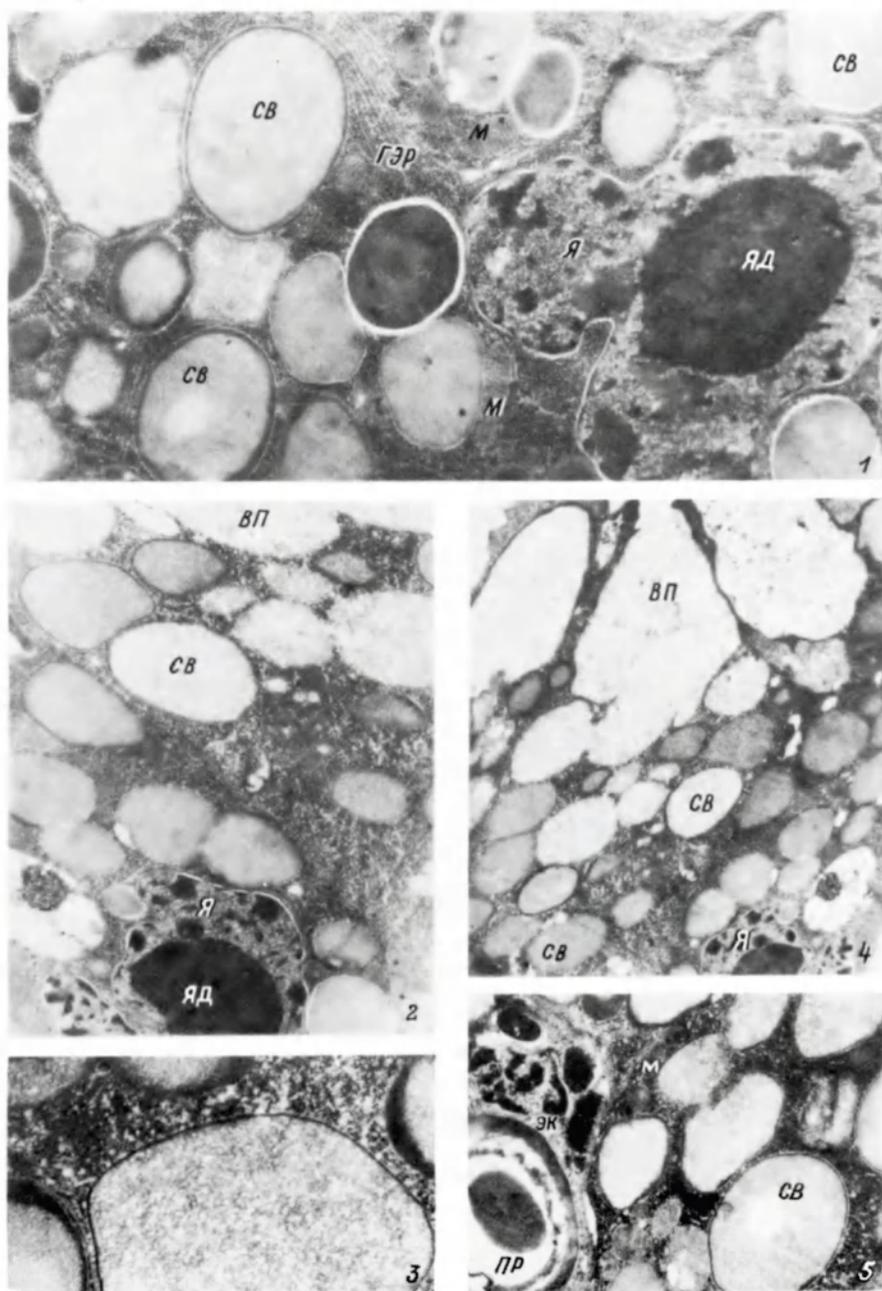


Рис. 1. Электронно-микроскопическая организация больших желез голодных личинок *Hirsutiella zachvatkini* (Schl.) на 15—25-й дни после вылупления.

1 — участок в дорсальной области железы с ядром и секреторными включениями, $\times 13\,750$; 2 — вентролатеральный край железы с ядром и участком внутриальвеолярной полости, $\times 9\,920$; 3 — секреторные включения в цитоплазме, $\times 22\,670$; 4 — срединная область железы с внутриальвеолярной полостью, $\times 5\,680$; 5 — участок железы со сформировавшимся протоком, $\times 12\,750$. ВП — внутриальвеолярная полость; ГЭР — гранулярный эндоплазматический ретикулум; М — митохондрии; ПР — проток; СВ — секреторные включения; ЭК — эпителиальная клетка; Я — ядро; ЯД — ядрышко.

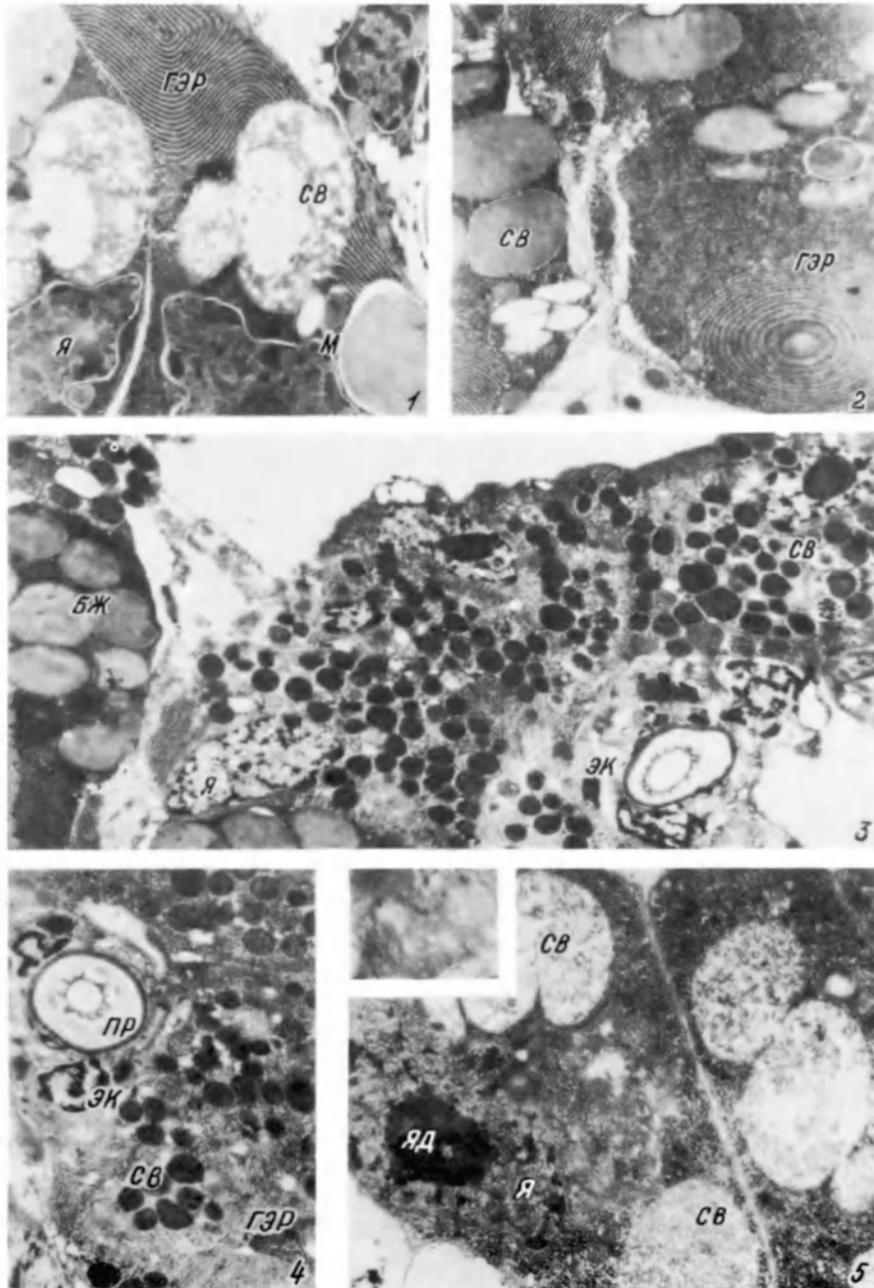


Рис. 2. Электронно-микроскопическая организация слюнных желез голодных личинок *Hirsutiella zachvatkini* (Schl.) на 15—25-й дни после вылупления.

1 — плотное скопление цистерн гранулярного эндоплазматического ретикулума в периферической зоне большой железы, $\times 11\ 000$; 2 — кольцевая фигура ретикулума во фронтальной области большой железы, $\times 9940$; 3 — переднемедиальная железа с протоком, $\times 6520$; 4 — срединный участок переднемедиальной железы с включениями и протоком, $\times 7920$; 5 — участок дорсолатеральной II железы с ядром, $\times 12\ 250$, (на врезке — структура, сходная с комплексом Гольджи в клетке дорсолатеральной II железы, $\times 17\ 330$); БЖ — большая железа. Остальные обозначения такие же, как на рис. 1.