

УДК 595.421/576.7

**УЛЬТРАСТРУКТУРНЫЕ АСПЕКТЫ ОБРАЗОВАНИЯ СЛЮНЫ
ГРАНУЛОСЕКРЕТИРУЮЩИМИ АЛЬВЕОЛАМИ СЛЮННЫХ ЖЕЛЕЗ
САМОК ИКСОДОВОГО КЛЕЩА *IXODES PERSULCATUS***

© Л. И. Амосова

Исследовано ультратонкое строение гранулосекретирующих альвеол II и III типов самок иксодового клеща *I. persulcatus* в период голодания и на различных этапах питания. Показано накопление продуктов секреции у голодных клещей. Прослежено изменение ультраструктурных характеристик секреторных гранул в течение кровососания. Продемонстрирована смена продуктов секреции после начала питания.

Исследование строения слюнных желез представляет значительный интерес как один из аспектов изучения взаимоотношений иксодовых клещей и их хозяев, а также в связи с передачей возбудителей трансмиссивных инфекций от переносчика к позвоночному. Структура желез неоднократно исследовалась на разных представителях иксодовых клещей подсемейств Ixodinae (Балашов, 1979, 1985; Binningtone, Stone, 1981) и Amblyomminae (Binningtone, 1978; Атлас..., 1979; Megaw, Beadle, 1979; Fawcett et al., 1981a, b; Walker et al., 1985) с использованием различных микроскопических методов — световой микроскопии, гистохимии и электронной микроскопии. Показано, что в состав слюнных желез самок всех иксодовых клещей входит 3 типа альвеол, 2 из которых (альвеолы II и III типов) принимают участие в образовании слюны и состоят из клеток, содержащих многочисленные секреторные гранулы. Накопление секрета в клетках альвеол обоих типов происходит как в период голодания клещей, так и во время многодневного питания. Альвеолы II типа продолжают образование секреторных продуктов на протяжении всего периода питания, а альвеолы III типа — только в течение первых двух суток кровососания. Позже основной функцией альвеол III типа становится выведение избыточной жидкости, поступающей в организм клеща при питании. Наряду с морфологическими данными, в литературе накоплены сведения о составе секрета. В слюне иксодид выявлено несколько десятков биологически активных веществ, обеспечивающих процесс питания клеща и подавляющих противоклещевые иммунные реакции. У клещей, обладающих цементным футляром, его компоненты образуются в результате деятельности одного из типов клеток слюнных желез. Вполне вероятно, что многочисленные компоненты слюны синтезируются в разных типах клеток, входят в состав разных секреторных гранул и выводятся из клеток в разное время.

Анализ литературных данных позволяет предположить, что наиболее существенные изменения секреторной активности гранулосекретирующих

альвеол происходят в начале питания. Секрет, накопленный в период голодания, выводится из клеток вскоре после прикрепления клеща к хозяину, а затем начинается новый секреторный цикл. С началом питания происходит увеличение массы слюнных желез за счет роста объема альвеол и отдельных клеток. Учитывая выше сказанное, задачей настоящей работы было исследование ультраструктуры альвеол II и III типов у голодных самок *Ixodes persulcatus* и изучение динамики их секреторной деятельности во время многодневного питания, уделяя особое внимание изменениям в начале кровососания.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Использованы самки *I. persulcatus* из лабораторной культуры, которых кормили на кроликах. Клещей вскрывали в 0.1 М фосфатном буфере (рН 7.2). Материал для исследований брали у голодных клещей, а также через 6—8, 9—12, 15—18, 23—24 ч, 2, 3, 5 и 7 сут после начала питания. Отдельные слюнные железы фиксировали в 2%-ном растворе глутаральдегида с последующей дофиксацией 1%-ным раствором четырехоксида осмия. Дальнейшая обработка материала проводилась по общепринятым методикам. В работе были использованы электронные микроскопы Tesla BS 500 и LEO 900.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Слюнные железы *I. persulcatus* представляют парные гроздьевидные органы, расположенные в латеральных частях идиосомы. Каждая железа состоит из нескольких сотен альвеол. Отдельная альвеола представляет собой полный пузырек, стенка которого образована одним слоем клеток. Полость каждого секреторного пузырька открывается в выстланный кутикулой альвеолярный проток, связанный с главным выводным протоком, или его разветвлениями 1, 2 и 3-го порядков. В месте соединения альвеолярного протока с выводным протоком располагается кутикулярный клапан. В состав грануло-секретирующих альвеол входит несколько типов клеток, которые принято обозначать латинскими буквами от *a* до *f* (Балашов, 1979, 1985).

Альвеолы II типа включают 2 типа секреторных клеток, соответствующие клеткам *a* и *b* по классификации Ю. С. Балашова. Третий тип клеток (клетки *c*) не содержит гранул. Как показывают электронно-микроскопические исследования, 2 типа гранулосодержащих клеток четко различаются по размеру, характеру гранул и их расположению в альвеоле.

Клетки *a* голодных клещей (рис. 1, *1*, см. вкл.) содержат крупные окруженные мембраной гранулы — электронно-плотные гомогенные гранулы диаметром 3.0—3.5 мкм и гранулы более низкой электронной плотности диаметром 4.0—6.0 мкм. Содержимое гранул 2-го типа имеет тонко гранулярную структуру и варьирует по плотности. Хотя гранулы занимают практически всю цитоплазму, в ней содержатся свободные рибосомы и отдельные короткие цистерны гранулярного эндоплазматического ретикулума (ГЭР).

Вся цитоплазма клеток *b* (рис. 1, *1*) занята мелкими гранулами с электронно-плотным гомогенным содержимым диаметром 2.0—2.5 мкм. Кроме того, в периферических частях клеток располагаются немногочисленные удлиненные цистерны ГЭР, свободные рибосомы и иногда комплек-

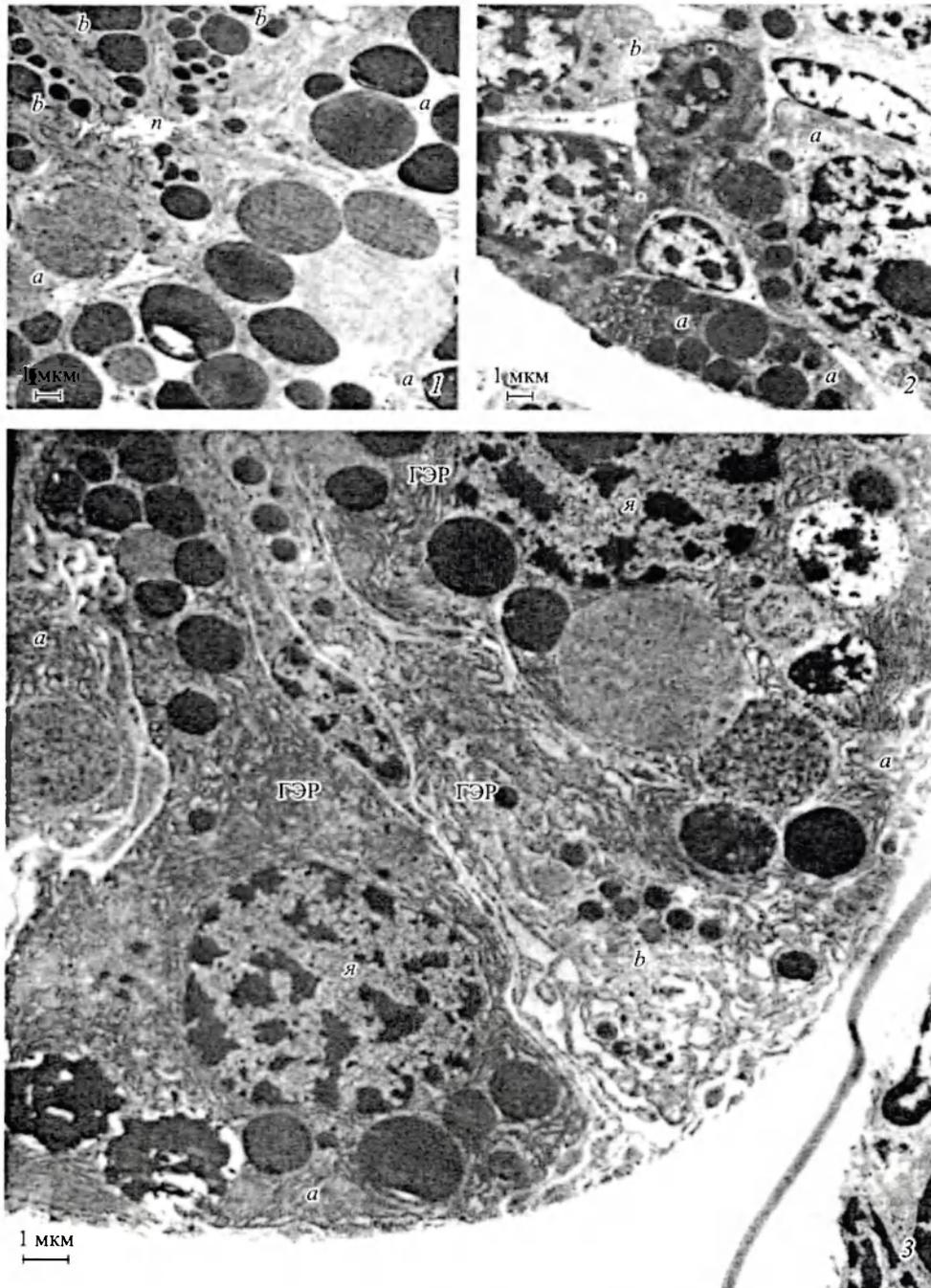


Рис. 1. Гранулосекретирующие альвеолы II типа самки *Ixodes persulcatus* в период голодания и в начале питания.

1 — голодная самка, 2 — через 6 ч после начала питания, 3 — через 24 ч после начала питания. ГЭР — гранулярный эндоплазматический ретикулум, n — просвет альвеолы, я — ядро, a — клетка a, b — клетка b.

Fig. 1. Granule-secreting acini of the type II in the *Ixodes persulcatus* female during starvation and at the beginning of feeding.

сы Гольджи, состоящие из многочисленных гранул и пузырьков различной электронной плотности, а также 2—3 небольших цистерн.

С началом кровососания в клетках альвеол II происходят изменения. Как известно из светооптических исследований (Балашов, 1985), в это время увеличиваются размеры клеток и объем альвеол. Электронно-микроскопические исследования показывают, что через 6—8 ч в клетках обоих типов увеличивается объем свободной цитоплазмы. Цитоплазма клеток *a* и *b* типов различна по электронной плотности. Клетки *a* имеют более плотную цитоплазму, что связано с большим количеством свободных рибосом. Клетки обоих типов имеют развитый секреторный аппарат, включающий многочисленные удлинённые, иногда расширенные цистерны ГЭР и комплексы Гольджи. Структура гранул клеток *a* также изменяется (рис. 1, 2). Помимо электронно-плотных гранул диаметром 3.0—3.5 мкм, в их цитоплазме находятся гранулы того же диаметра с неоднородным гранулярным содержанием различной плотности и немногочисленные гранулы низкой электронной плотности диаметром 4.0—4.5 мкм. Клетки *b* (рис. 1, 2) содержат мелкие электронно-плотные гранулы с однородным содержанием диаметром 1.0—1.2 мкм. Наряду с альвеолами, клетки которых содержат большое количество гранул, в состав слюнных желез в первые часы питания входят альвеолы II типа, состоящие из клеток, имеющих лишь отдельные гранулы описанных ультраструктурных характеристик.

В течение первых суток питания клеща наблюдается усиление синтетической и секреторной активности обоих типов клеток. Об этом позволяют судить изменения в ультраструктуре ГЭР, которая начиная с 12—15 ч после прикрепления к хозяину представлена длинными расширенными цистернами с содержимым умеренной электронной плотности, лежащими параллельно друг другу. В цитоплазме содержатся также комплексы Гольджи. В клетках *a* такое строение цитоплазмы максимально выражено через 24 ч после начала кровососания (рис. 1, 3). Как и в начале питания, клетки этого типа содержат 2 размерных класса гранул — диаметром 3.0—3.5 и 4.0—6.0 мкм. К первому из них относятся гранулы с содержимым разной электронной плотности — от умеренной до высокой. Степень однородности их содержимого также различна, причем гранулы, содержащие гетерогенный материал различной плотности, содержатся в каждой клетке *a*. Более крупные гранулы всегда имеют низкую плотность и иногда достигают размера 8.0—9.0 мкм. Через 2—3 сут после начала питания и вплоть до его окончания продукты секреции в клетках *a* представлены в основном плотными гранулами диаметром 3.0—3.5 мкм с гомогенным содержанием. По мере приближения к концу кровососания гранулы с гетерогенным содержанием встречаются все реже, а в конце периода питания полностью исчезают. Характер и количество элементов эндоплазматической сети в клетках *a* остается неизменным до середины питания (2—5 сут). В конце кровососания (7 сут) ГЭР представлен сильно расширенными цистернами неправильной формы с электронно-прозрачным содержимым. Цитоплазма клеток становится светлой в связи с уменьшением количества свободных рибосом (рис. 2, 1, см. вкл.).

Начиная с 15—18 ч после начала питания до его середины (2—3 сут) в клетках *b* присутствуют немногочисленные мелкие электронно-плотные гранулы размером 0.7—0.9 мкм (рис. 1, 3). В середине питания (2—3 сут) количество гранул уменьшается, а затем постепенно вновь возрастает, достигая своего максимума в конце периода кровососания. Вплоть до окончания питания в этих клетках сохраняется развитый секреторный аппарат

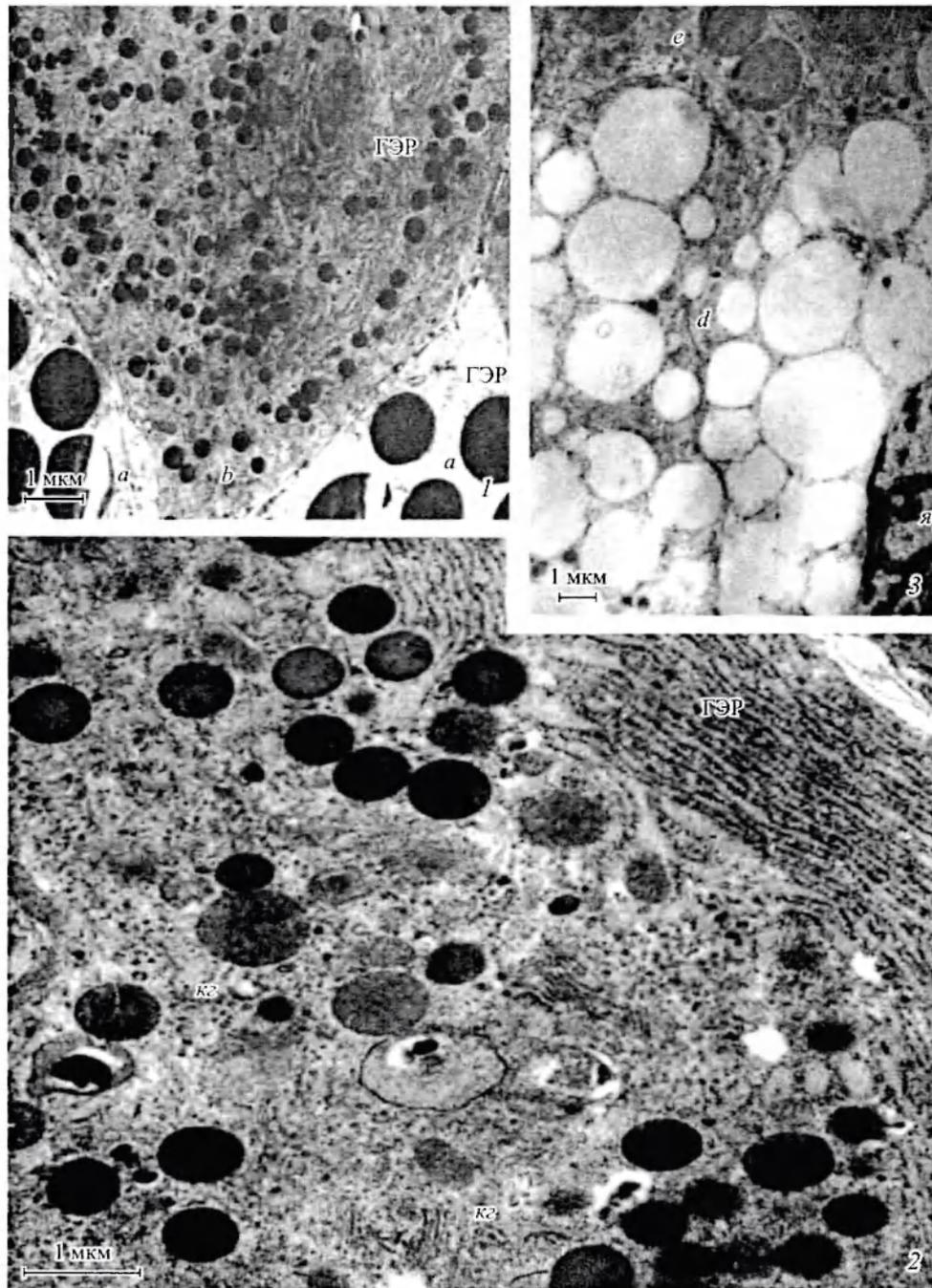


Рис. 2. Альвеолы II и III типов самки *Ixodes persulcatus* в период голодания и в конце питания. 1 — участок альвеолы II типа через 7 сут после начала питания, 2 — цитоплазма клетки *b* через 7 сут после начала питания, 3 — участок альвеолы III типа голодной самки. *кз* — комплекс Гольджи, *d* — клетка *d*, *e* — клетка *e*. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

Fig. 2. Acini of the types II and III in the *Ixodes persulcatus* female during starvation and at the end of feeding.

(рис. 2, 2). В последние сутки питания свободная от гранул цитоплазма заполнена узкими длинными профилями ГЭР, часто расположенными параллельно друг другу, или образующими концентрические фигуры, а также содержит развитые комплексы Гольджи.

У голодных клещей и в первые сутки кровососания альвеолы III типа легко отличимы от альвеол других типов по присутствию в ближайшей к протоку части клеток (клетки типа *d*), содержащих крупные электронно-прозрачные гранулы (рис. 2, 3). Они окружены мембраной и имеют диаметр 3.0—3.6 мкм. Гранулы заполняют практически всю цитоплазму и настолько плотно располагаются в ней, что некоторые из них деформируются и имеют форму неправильного многоугольника. Иногда можно наблюдать крупные, покрытые мембраной светлые массы неправильной формы, образовавшиеся в результате слияния двух или нескольких гранул. Формирование этих гранул происходит в комплексах Гольджи, состоящих из хорошо развитых цистерн и многочисленных ограниченных мембраной секреторных пузырьков и гранул, для наиболее крупных из которых характерно присутствие тонко-фибрилярного материала, лежащего в электронно-прозрачном матриксе. Кроме того, в цитоплазме, свободной от гранул, наблюдаются короткие узкие профили ГЭР, свободные рибосомы и отдельные митохондрии. Включения описанного выше типа представляют не единственный тип гранул в цитоплазме клеток *d*. Другой тип гранул представлен единичными, мелкими электронно-плотными гранулами диаметром 0.7—0.8 мкм (рис. 2, 3). Возможно, что местом их образования также является комплекс Гольджи, так как наряду со светлыми гранулами здесь присутствуют гранулы, покрытые мембраной, центральная часть которых содержит вещество высокой электронной плотности, а на периферии располагается тонко-гранулярный умеренно плотный материал.

Для другого типа клеток (клетки *e*) характерно присутствие относительно крупных электронно-плотных гранул диаметром 2.0—2.3 мкм. В этих клетках значительно больше свободной цитоплазмы, чем в клетках предыдущего типа. В ней содержится незначительное количество коротких цистерн ГЭР, а также свободные рибосомы и митохондрии. Комплексы Гольджи в клетках этого типа не обнаружены.

В первые сутки после начала питания изменяется ультраструктура клеток обоих типов. В клетках *d* сохраняются многочисленные светлые гранулы, а количество мелких плотных гранул возрастает (рис. 3, 1, см. вкл.). Наряду с этим уже через 6—12 ч после прикрепления к хозяину увеличивается площадь цитоплазмы, не занятой гранулами, а ее плотность по сравнению с периодом голодания возрастает за счет свободных рибосом. Возрастает также и количество цистерн ГЭР, содержащих тонко-гранулярный материал умеренной электронной плотности. Ультраструктура комплексов Гольджи (рис. 3, 2) указывает на их участие в формировании плотных гранул, так как плотность содержимого цистерн возрастает в цис-транс-направлении, а формирующиеся гранулы имеют высокую плотность. По мере приближения к концу первых суток усиливается слияние электронно-прозрачных гранул, так что через 24 ч после начала кровососания они образуют светлые массы, занимающие большую часть клетки (рис. 3, 3). Свободная цитоплазма к этому времени представлена узкими полосками на периферии клеток и между секреторными массами. ГЭР развита слабо, комплексы Гольджи и мелкие электронно-плотные гранулы отсутствуют.

В клетках типа *e* в первые сутки питания (6—24 ч) продолжают секреторные процессы, однако характер продуктов секреции изменяется. В них

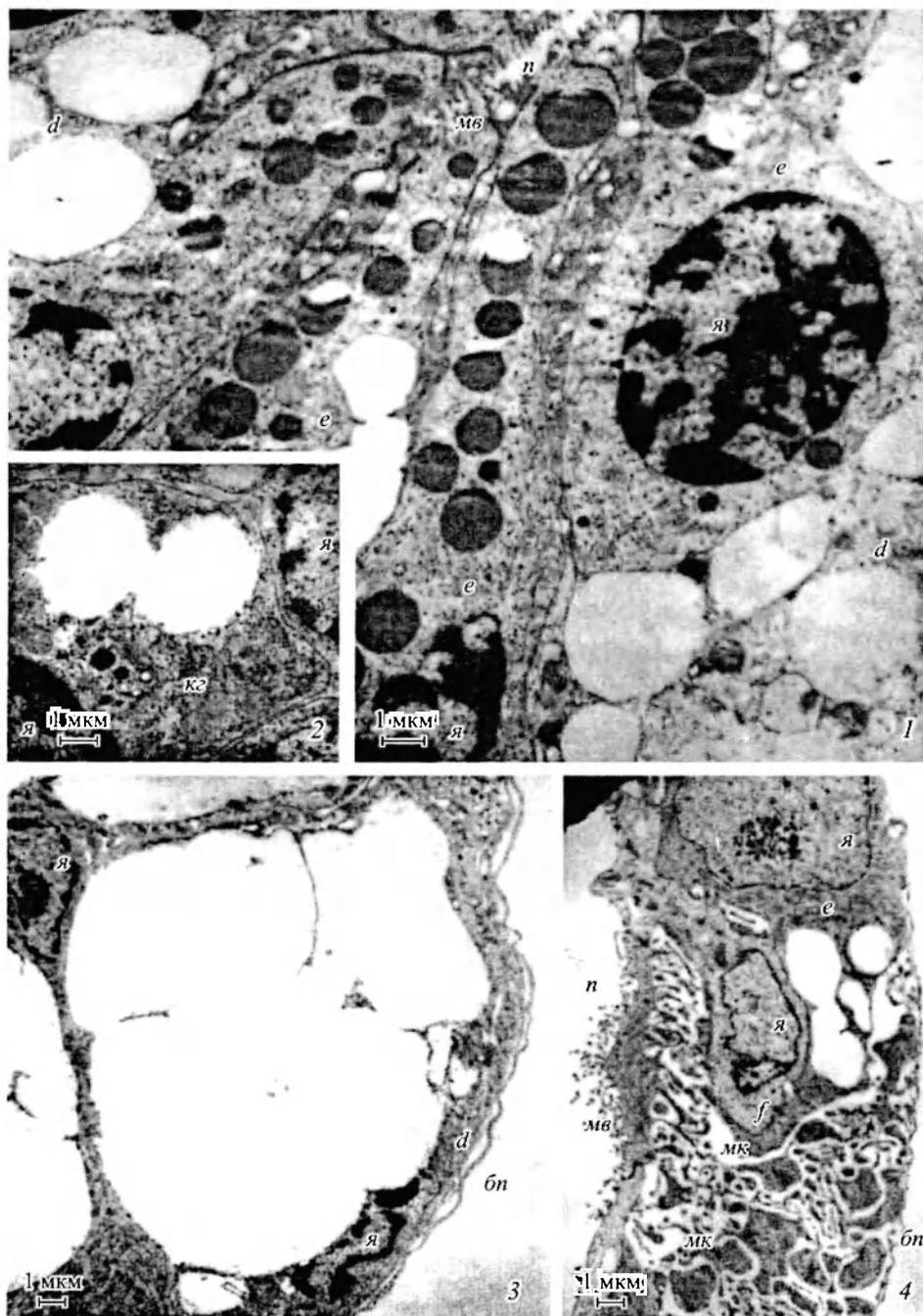


Рис. 3. Альвеолы III типа самки *Ixodes persulcatus* на различных этапах питания. 1 — 12 ч после начала питания, 2 — участок цитоплазмы клетки *d* через 6 ч после начала питания, 3 — участок альвеолы через 24 ч после начала питания, 4 — участок стенки альвеолы через 2 сут после начала питания. *bn* — базальная пластина, *mv* — микроворсинки, *mk* — межклетник, *f* — клетка *f*. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1 и 2.

Fig. 3. Acini of the type III in the *Ixodes persulcatus* female during feeding.

появляются многочисленные окруженные мембраной гранулы диаметром 1.2—1.5 мкм с гомогенным содержимым, плотность которого варьирует от умеренной до высокой (рис. 3, 1). Такие гранулы часто наблюдаются под апикальной поверхностной мембраной. В цитоплазме содержатся короткие цистерны ГЭР, развитые комплексы Гольджи и митохондрии со светлым матриксом и небольшим количеством крист.

В течение следующих суток питания структура клеток альвеол III типа резко изменяется. Через 2 сут после прикрепления к хозяину альвеолы состоят из клеток, в которых отсутствуют включения, характерные для периода голодания и первых суток питания (рис. 3, 4). Наиболее характерной чертой альвеол III типа в это время являются расширенные межклеточные пространства, в которых располагается большое количество беспорядочно расположенных выростов латеральных клеточных поверхностей. Соседние клетки связаны друг с другом только под апикальной поверхностью с помощью плотных соединений. Большую часть стенки альвеолы составляют клетки, имеющие вследствие высокого содержания свободных рибосом цитоплазму повышенной плотности (темные клетки). Кроме того, в них содержатся довольно многочисленные удлиненные узкие цистерны ГЭР, изредка наблюдаются комплексы Гольджи, на зрелой поверхности которых имеются электронно-прозрачные пузырьки диаметром 0.12—0.20 мкм. Обращает на себя внимание значительное количество митохондрий как в апикальной, так и в базальной частях цитоплазмы. В апикальной части клеточного пласта, образующего стенку альвеолы, между клетками с электронно-плотной цитоплазмой располагаются клетки с цитоплазмой более низкой электронной плотности (светлые клетки). В них мало свободных рибосом, элементов ГЭР и митохондрий, комплексы Гольджи не обнаружены. Поверхность, обращенная в полость альвеолы, в клетках обоих типов покрыта микроворсинками.

В период 3—7 сут после начала кровососания различия между темными и светлыми клетками сохраняются, однако цитоплазма темных клеток становится менее плотной. В них возрастает количество элементов ГЭР, имеющих вид удлиненных узких параллельных друг другу профилей (рис. 4, 1, 3, см. вкл.), присутствуют развитые комплексы Гольджи, в состав которых входят цистерны с электронно-плотным материалом и плотные пузырьки и гранулы диаметром 0.3—0.4 мкм (рис. 4, 3). Гранулы того же диаметра и электронной плотности наблюдаются у апикальной поверхности клетки. Помимо гранул, в этой части цитоплазмы содержатся мелкие неокаймленные пузырьки с электронно-прозрачным содержимым, мембрана которых может соединяться с апикальной поверхностной мембраной (рис. 4, 2). Апикальная мембрана образует микроворсинки, а латеральная и базальная поверхность клеток — большое количество выростов, которые на заключительных этапах питания (7 сут) имеют вид типичного базального лабиринта (рис. 4, 4). В области базальной складчатости располагаются многочисленные крупные митохондрии, занимающие все пространство внутри складки. Цитоплазма светлых клеток по-прежнему содержит мало рибосом и мембранных органоидов. Исключение составляют митохондрии со светлым матриксом и немногочисленными кристами. Количество микроворсинок на апикальной поверхности этих клеток несколько меньше по сравнению с остальными клетками альвеолы. Начиная с третьих суток кровососания и до его окончания граница светлых клеток выглядит четко очерченной благодаря присутствию щелевых контактов между их мембраной и мембраной соседних темных клеток (рис. 4, 2).

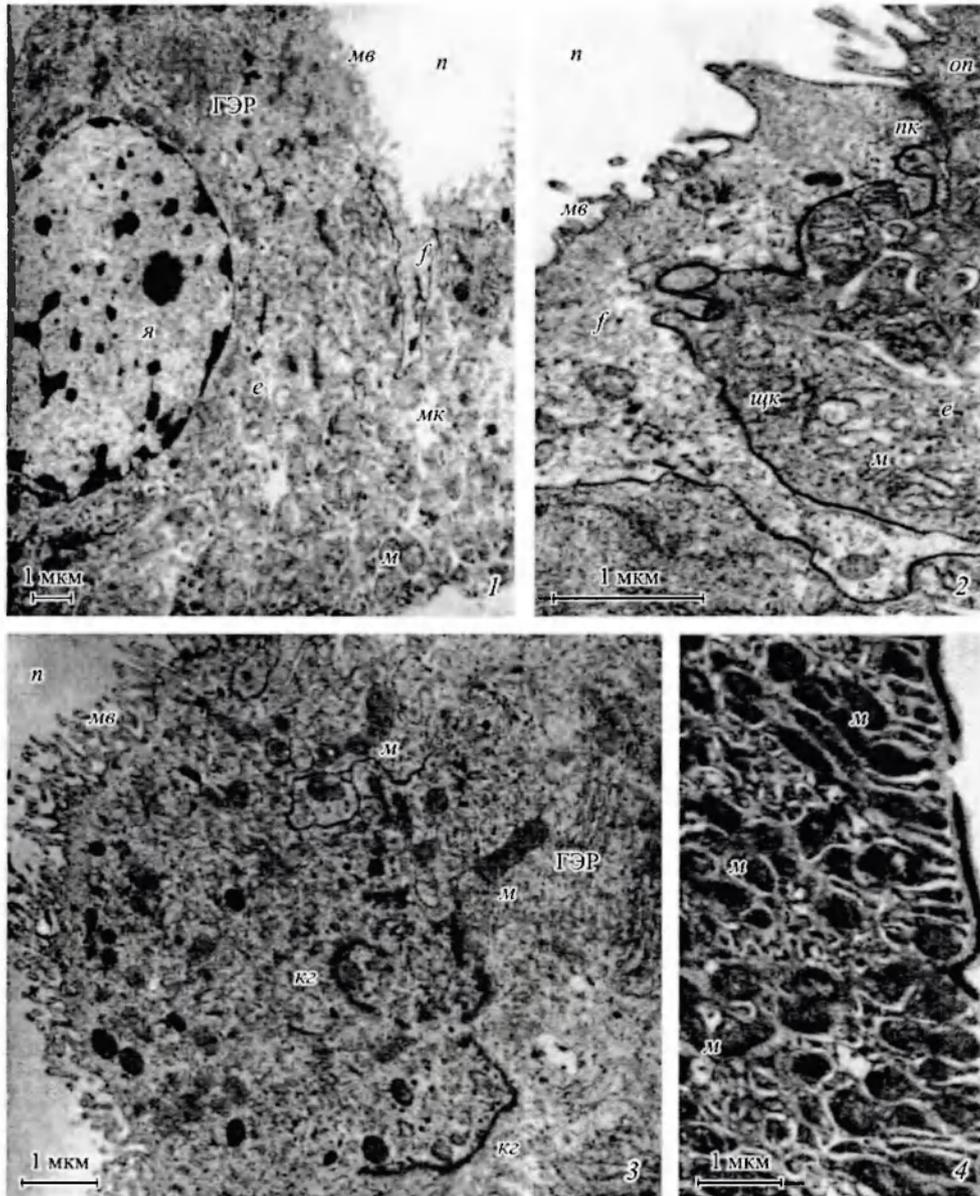


Рис. 4. Альвеолы III типа самки *Ixodes persulcatus* в середине и в конце питания. 1 — участок альвеолы через 3 сут после начала питания, 2 — контакт клеток *e* и *f* через 3 сут после начала питания, 3 — цитоплазма клетки *e* через 3 сут после начала питания, 4 — базальная часть клетки *e* через 7 сут после начала питания. *м* — митохондрия, *оп* — окаймленный пузырек, *пк* — плотный контакт, *щк* — щелевой контакт. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1 и 2.

Fig. 4. Acini of the type III in the *Ixodes persulcatus* female in the middle and at the end of feeding.

ОБСУЖДЕНИЕ

Как показали проведенные электронно-микроскопические исследования, в состав гранулосекретирующих альвеол самок клеща *I. persulcatus* входит 4 типа секреторных клеток. Применение электронной микроскопии и подробный анализ тонкого строения цитоплазмы и ультраструктурных характеристик секреторных гранул позволяет охарактеризовать динамику секреторной активности всех типов клеток, а также возможное разнообразие образующихся продуктов.

Формирование секреторных продуктов в клетках гранулосекретирующих альвеол II и III типов происходит еще до начала питания, поскольку у голодных клещей их цитоплазма заполнена гранулами. За период голодания в клетках альвеол II накапливается 3 типа секреторных гранул. В клетках *a* это электронно-плотные гранулы диаметром 3.5—4.0 мкм и более крупные гранулы с тонко гранулярным содержимым низкой электронной плотности диаметром 4.0—6.0 мкм, а в клетках *b* — электронно-плотные гранулы диаметром 2.0—2.5 мкм. Образование продуктов секреции в клетках *a*, по-видимому, заканчивается задолго до начала кровососания, поскольку у исследованных нами голодных особей в этих клетках отсутствует развитый секреторный аппарат. Формирование электронно-плотных гранул в клетках *b* продолжается вплоть до начала питания. В этих клетках наблюдается более развитый ГЭР и в отличие от клеток *a* присутствуют комплексы Гольджи. Накопленные продукты секреции высвобождаются из клеток обоих типов в первые часы после прикрепления клеща к телу хозяина, так как через 6—8 ч после начала питания многие альвеолы II типа состоят из клеток, лишенных гранул. Возможно, выведение гранул из клеток разных альвеол этого типа происходит асинхронно, поскольку у одной и той же особи наряду с альвеолами, состоящими из клеток без гранул, имеются альвеолы, клетки которых имеют развитый секреторный аппарат и формирующиеся гранулы. После освобождения от гранул клетки обоих типов вступают в новый секреторный цикл, который сопровождается их ростом. На ультраструктурном уровне это проявляется в резком возрастании количества свободных рибосом, в появлении большого количества элементов эндоплазматической сети и комплексов Гольджи. Цистерны ГЭР имеют структуру, характерную для клеток, в которых идут активные синтетические процессы — они слегка расширены и содержат тонко-гранулярный или фиброзный материал умеренной электронной плотности. В первые 3 сут кровососания в клетках *a* сохраняется тот же характер продуктов секреции, что и у голодных клещей. Ранее предполагалось (Балашов, 1979; Таежный..., 1985), что в этих клетках присутствует только 1 тип гранул, по мере созревания которых происходит увеличение размера и снижение электронной плотности содержимого в результате разжижения. Анализ полученных нами данных позволяет предположить, что крупные электронно-плотные и электронно-прозрачные гранулы представляют 2 разных типа секреторных продуктов. Нам представляется, что по крайней мере в первые сутки питания формирование плотных гранул начинается с отделения от цистерн Гольджи секреторных пузырьков с содержимым умеренной электронной плотности. По мере увеличения размеров гранул и накопления секреторных продуктов материал конденсируется в виде электронно-плотных глыбок, постепенно заполняя все пространство внутри гранулы. Конечным этапом этого процесса является формирование гранул размером 3.5—4.0 мкм с гомогенным электронно-плотным содержимым. Такое представление подтверждается тем, что в течение

кровососания количество плотных гранул увеличивается, а гранул с гетерогенным содержимым становится меньше, так что в конце питания они почти отсутствуют, и вся цитоплазма клеток заполнена электронно-плотными гранулами этого типа. Образование крупных гранул (диаметр 4.0—6.0 мкм) с гранулярным содержимым низкой электронной плотности наблюдается только у голодных клещей и в 1-е сут питания, причем к концу этого периода наблюдается их слияние с образованием очень крупных гранул, диаметр которых в 2 раза превышает обычный. Эти гранулы, вероятно, выводятся в просвет альвеолы в течение 1 сут после начала кровососания.

В клетках *b* после выведения из них в начале питания гранул диаметром 2.0—2.5 мкм происходит смена продуктов секреции. Через 6—12 ч после прикрепления в них наблюдаются электронно-плотные гранулы диаметром 1.0—1.2 мкм. Секреция гранул этого типа очень кратковременна, так как через 15—18 ч в цитоплазме их сменяют более мелкие плотные гранулы (диаметр 0.7—0.9 мкм). Эти гранулы являются единственным видом секреторных включений вплоть до окончания питания. Отмеченное нами уменьшение их количества в середине периода кровососания позволяет предположить, что клетки *b* участвуют в нескольких секреторных циклах, периодически освобождаясь от секрета. Ультраструктура цитоплазмы клеток *b* в конце питания указывает на то, что их синтетическая активность продолжается и после его окончания в отличие от клеток *a*, цитоплазма которых в последние сутки питания заполнена сильно раздутыми электронно-прозрачными цистернами ГЭР и почти не содержат свободных рибосом.

Альвеолы III типа у иксодовых клещей наиболее многочисленны и составляют основную массу слюнной железы. В течение большей части периода питания у всех иксодовых клещей они играют роль осморегуляторных органов, откачивая избыток воды, поступающей в организм клеща с кровью (Fawcett et al., 1981b; Балашов, 1985). Однако у голодных клещей и на ранних этапах кровососания клетки альвеол этого типа продуцируют компоненты слюны в виде цитоплазматических гранул. Как и в альвеолах II типа, клетки альвеол III накапливают секрет в период голодания. Большую часть альвеолы занимают клетки *d*, заполненные крупными электронно-прозрачными включениями, ограниченными мембраной. Ультраструктура цитоплазмы позволяет предположить, что образование и накопление продуктов секреции происходит вплоть до прикрепления клеща к хозяину и продолжается в течение первых суток кровососания, к концу которых слившиеся друг с другом гранулы занимают большую часть клетки, почти не оставляя места для других цитоплазматических структур. Помимо электронно-прозрачных включений в клетках *d* нами обнаружены немногочисленные мелкие электронно-плотные гранулы, по размеру и плотности содержимого близкие к гранулам, представляющим основной продукт секреции в клетках *b* в течение всего периода питания, за исключением первых 12—15 ч. В клетках *d* мелкие плотные включения образуются только у голодных клещей и особой недавно начавших кровососание. Секреторные клетки другого типа — клетки *e* — располагаются в удаленной от протока части альвеолы. В них образуется единственный тип гранул — электронно-плотные гранулы, накопление которых происходит у голодных клещей и в первые сутки питания. Выведение секрета из клеток *e*, по-видимому, происходит постоянно, так как гранулы в них никогда не заполняют всю цитоплазму, а располагаются в апикальной части клеток, в том числе и непосредственно под плазматической мембраной, обращенной в просвет альвеолы. Как предполагает Ю. С. Балашов (1985), освобождение клеток *d* от секрета в 1—2 сут пи-

тания сопровождается их дегенерацией. С этим вполне согласуются полученные нами данные. Через 27—30 ч после питания клетки *d* в составе альвеолы отсутствуют, а ближайшая к протоку часть альвеолы состоит из клеток *e*, цитоплазма которых содержит развитый синтетический аппарат и отдельные гранулы различной электронной плотности. В промежутках между клетками в виде тонких прослоек располагаются интерстициальные клетки.

Начиная с конца вторых суток питания и до его окончания альвеолы III типа приобретают ультраструктуру, типичную для эпителиальных тканей, осуществляющих водно-солевой транспорт (Заварзин, 2000), и сходных с тонким строением альвеол этого типа у других иксодовых клещей, принадлежащих как к подсем. Ixodinae, так и к подсем. Amblyomminae (Атлас, 1979; Балашов, 1985; Megaw, Beadle, 1979; Fawcett et al., 1981b). Стенка альвеол состоит из клеток *e* и расположенных между ними интерстициальных клеток, описанных как клетки *f* (Балашов, 1985; Таежный..., 1985). Эти 2 типа клеток хорошо различаются по плотности цитоплазмы. У клеток *e* она более плотная (темные клетки), а у клеток *f* — менее плотная (светлые клетки). Пространства между соседними клетками сильно расширены. Латеральная и базальная поверхности обоих типов клеток образуют многочисленные выросты, за счет которых на заключительных этапах кровососания формируется типичный базальный лабиринт. Контакт между соседними клетками осуществляется только в апикальной части клеточного пласта, где непосредственно под поверхностью они соединены посредством плотных контактов, а глубже — с помощью щелевых соединений. Плотные контакты обеспечивают целостность эпителиального пласта, а щелевые облегчают перемещение низкомолекулярных веществ, в том числе неорганических ионов, между клетками *e* и интерстициальными клетками. Соответствующие светлым клетки обнаружены и в альвеолах III других иксодид. Это эпителиальные клетки *Hyalomma asiaticum* (Атлас..., 1979) и интерстициальные клетки *Rhipicephalus appendiculatus* (Fawcett et al., 1981b).

Как показали наши исследования, в период функционирования альвеол III в качестве органов водно-солевого обмена в клетках *e* продолжается процесс секреции. В них хорошо развиты комплексы Гольджи, в которых происходит формирование мелких электронно-плотных гранул, наблюдающихся также под поверхностной мембраной клетки. Возможно, что некоторые вещества выводятся в полость альвеолы с помощью мелких некаймленных пузырьков, которые часто наблюдаются в поверхностном слое цитоплазмы. Однако происхождение этих пузырьков остается неясным.

Автор выражает благодарность старшему научному сотруднику Лаборатории паразитологии ЗИН РАН Л. А. Григорьевой за помощь в сборе материала.

Исследование выполнено при поддержке гранта НШ-1664.2003.4

Список литературы

- Атлас электронно-микроскопической анатомии иксодовых клещей / Под ред. Ю. С. Балашова. Л., 1979. 256 с.
- Балашов Ю. С. Ультраструктурные особенности слюнных желез таежного клеща *Ixodes persulcatus* (Ixodidae). I. Гранулосодержащие альвеолы голодной самки // Паразитология. 1979. Т. 13, вып. 6. С. 572—581.

- Балашов Ю. С. Ультраструктурные особенности слюнных желез таежного клеща *Ixodes persulcatus*. II. Альвеолы III типа питающейся самки // *Паразитология*. 1985. Т. 19, вып. 5. С. 365—369.
- Заварзин А. А. Сравнительная гистология. СПб., 2000. 520 с.
- Таежный клещ *Ixodes persulcatus* Schulze (Acarina, Ixodidae): Морфология, систематика, экология, медицинское значение / Под ред. Н. А. Филипповой. Л., 1985. 416 с.
- Binnington K. C. Sequential changes in salivary gland structure during attachment and feeding of the cattle tick, *Boophilus microplus* // *Intern. Journ. Parasitol.* 1978. Vol. 8, N 1. P. 97—115.
- Binnington K. C., Stone B. E. Developmental changes in morphology and toxin content of the salivary gland of Australian paralysis tick *Ixodes holocyclus* // *Intern. Journ. Parasitol.* 1981. Vol. 11, N 5. P. 343—351.
- Fawcett D. W., Doxey S., Buscher G. Salivary gland of the tick vector (*Rhipicephalus appendiculatus*) of East coast fever. I. Ultrastructure of the type III acinus // *Tissue and Cell*. 1981a. Vol. 13, N 2. P. 209—230.
- Fawcett D. W., Doxey S., Buscher G. Salivary gland of the tick vector (*Rhipicephalus appendiculatus*) of East coast fever. II. Cellular basis for fluid secretion in the tipe III acinus // *Tissue and Cell*. 1981b. Vol. 13, N 2. P. 231—253.
- Megaw M. W., Beadle D. J. Structure and function of the salivary glands of the tick *Boophilus microplus* // *Intern. Journ. Insect Morphol. Embriol.* 1979. Vol. 8, N 1. P. 67—83.
- Walker A. R., Fletcher J. D., Gill H. S. Structural and histochemical changes in the salivary glands of *Rhipicephalus appendiculatus* during feeding // *Intern. Journ. Parasitol.* 1985. Vol. 15, N 1. P. 81—100.

Зоологический институт РАН
Санкт-Петербург

Поступила 10 IV 2006

ULTRASTRUCTURAL ASPECTS OF SALIVA PRODUCTION
BY THE GRANULE-SECRETING ACINI
OF THE TICK *IXODES PERSULCATUS* FEMALES

L. I. Amosova

Key words: ticks, *Ixodes persulcatus*, salivary glands, ultrastructure, secretory granules.

SUMMARY

Fine structure of salivary glands was investigated in the tick *Ixodes persulcatus* females. Ultrastructure of II and III acini in unfed and feeding females is described. Changes in size and structure of the secretory products during feeding are demonstrated.